



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Padrões de diversidade beta taxonômica, filogenética e funcional de anuros entre  
diferentes formações vegetais do Cerrado

Gabriela Carvalho Santos

Brasília  
Agosto de 2022



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Padrões de diversidade beta taxonômica, filogenética e funcional de anuros entre  
diferentes formações vegetais do Cerrado

Gabriela Carvalho Santos

Dissertação de Mestrado apresentada ao  
Programa de Pós-graduação em Zoologia,  
Instituto de Ciências Biológicas, da  
Universidade de Brasília, como parte dos  
requisitos necessários à obtenção do título de  
Mestre em Zoologia.

Orientador: Reuber Albuquerque Brandão

Brasília  
Agosto de 2022

Padrões de diversidade beta taxonômica, filogenética e funcional de anuros entre  
diferentes formações vegetais do Cerrado

Gabriela Carvalho Santos  
Reuber Albuquerque Brandão

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia,  
Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos  
necessários à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Aprovada por  
Reuber Albuquerque Brandão, Presidente – UnB  
Ricardo Bomfim Machado – UnB  
Priscila Lemes de Azevedo – UFMT

Brasília  
Agosto de 2022

Ficha catalográfica elaborada automaticamente,  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Cp

Carvalho Santos, Gabriela  
Padrões de diversidade beta taxonômica, filogenética e  
funcional de anuros entre diferentes formações vegetais do  
Cerrado / Gabriela Carvalho Santos; orientador Reuber  
Albuquerque Brandão. -- Brasília, 2022.  
95 p.

Dissertação (Mestrado - Mestrado em Zoologia) --  
Universidade de Brasília, 2022.

1. Diversidade Beta. 2. Anura. 3. Biodiversidade. 4.  
Cerrado. I. Albuquerque Brandão, Reuber, orient. II. Título.

“A natureza é nossa maior aliada  
e nossa maior inspiração”

David Attenboroug

## Agradecimentos

Primeiramente a minha família. À minha mãe, Cecy, por sempre me ouvir falando sobre projetos, campos e bichos. O quentinho que dá no coração quando você fala o nome de uma espécie ou lembra de algo que eu te expliquei a tempos atrás é inexplicável. Ao meu pai, Flaubert, por sempre se preocupar e por todo o apoio. Obrigada por me ensinar a lutar pelo que eu quero, mesmo quando não é fácil nem o mais confortável. Aos meus irmãos, Clara, Daniel e Ana Paula pelo apoio e incentivo. Obrigada por compartilhar tantas experiências e me ajudar a construir o caminho. Às minhas sobrinhas, Lina e Elis, que são minha inspiração para dar o meu melhor e me esforçar. Ao meu namorado, Harlen, por toda a atenção, paciência, carinho e incentivo. Obrigada por ser todo olhos e ouvidos sempre quando eu empolgo falando de biologia. Obrigada por se envolver e por estar presente em todos os momentos, bons ou ruins. Obrigada por ser casa quando eu me frusto e preciso renovar as energias. Obrigada por mostrar que o esforço vale muito a pena, mas que o estresse e a ansiedade não.

Aos meus amigos que a biologia me deu. Obrigada por caminharem comigo e compartilharem tantas experiências, conhecimentos e até frustrações. À Marizão, Marizinha e Nadi, obrigada por tantos momentos e pelas diferentes perspectivas. Ao Bruno, Afonso e Wellington, obrigada por serem meu exemplo e minha companhia na Herpetologia. Ao Bernardo por ser aquele amigo para todas as horas.

Aos meus amigos fora da biologia. Obrigada por serem refúgio. A Júlia, Bianca C. e Bianca M. obrigada por todo o companheirismo.

Ao meu orientador, Reuber. Professor não é aquele que apenas ensina, mas aquele que acompanha, incentiva e inspira. Obrigada por todas as conversas, ideias e conselhos. Obrigada por ter me acolhido no laboratório e mostrado que a academia também é gentil. Obrigada por ter sido professor, orientador e amigo.

À família LAFUC. Obrigada por mostrar que ciência não se faz sozinho e que quando nos ajudamos tudo fica mais fácil e mais gostoso.

**Sumário**

Resumo .....	8
Abstract .....	10
Introdução Geral .....	12
Descrição das áreas .....	19
Objetivos .....	21
Hipóteses .....	22
Referências .....	23
Capítulo único .....	30
Abstract .....	31
Introduction .....	33
Materials and methods .....	35
Results .....	38
Discussion .....	42
References .....	51
Tables .....	60
Figures .....	64
Conclusão .....	66
Anexos .....	68
Tabelas .....	68
Figuras .....	71

## **RESUMO**

**Padrões de diversidade beta taxonômica, filogenética e funcional de anuros entre diferentes formações vegetais do Cerrado**

Gabriela Carvalho Santos

Orientador: Reuber Albuquerque Brandão

A biodiversidade é a variabilidade ou complexidade da organização biológica em diferentes escalas, abrangendo desde a diversidade genética à diversidade de ecossistemas, considerando a composição, estrutura e função de cada componente de complexidade. Entender como a biodiversidade se organiza é o primeiro passo para compreender os processos naturais, sendo essenciais para estabelecer prioridades e metas para conservação. Através da diversidade taxonômica, filogenética e funcional podemos comparar a composição da biodiversidade de áreas ou comunidades (diversidade beta) quanto a suas semelhanças e diferenças. A análise dessas três dimensões da diversidade através da diversidade beta permite entender como a diversidade se distribui e se modifica ao longo do espaço. Devido à grande riqueza de espécies, a ordem Anura é um excelente grupo para estudos de diversidade. No entanto, ainda existem muitas lacunas no conhecimento do grupo, o que torna necessário compreender melhor a distribuição e composição das comunidades de anuros, bem como suas relações com o meio. Atualmente são conhecidas 256 espécies de anuros no Cerrado, as quais não estão distribuídas de forma homogênea no bioma. Muitas espécies apresentam distribuição e área de ocorrência influenciadas pela filogenia. Além do aspecto filogenético, características ecológicas também podem determinar a presença das espécies nos habitats disponíveis. Para anuros, características referentes à reprodução podem informar como as espécies ocupam e utilizam o meio. Características ecológicas, bem como relações filogenéticas, são importantes para entender como as espécies se distribuem no bioma. Apesar de o Cerrado ser um bioma predominantemente savânico, sua vegetação está distribuída em um mosaico de fitofisionomias de grande diversidade estrutural e vegetacional. Essas fitofisionomias podem ser agrupadas em três grandes categorias estruturais quanto ao tipo de vegetação. As formações campestres são caracterizadas pela presença única ou dominante de estrato herbáceo-graminoso. As

formações savânicas apresentam, além do estrato graminoso conspícuo, vegetação lenhosa esparsa, na forma de arbustos, arvoretas e árvores, em maior ou menor grau de adensamento. As formações florestais são caracterizadas pela ausência de estrato graminoso, pouca luminosidade no solo e árvores de maior porte. Essa diversidade de habitats proporciona ao bioma elevada heterogeneidade de ambientes. A heterogeneidade ambiental tem sido vista como um dos principais fatores determinantes da diversidade, tanto alfa quanto beta, tanto em micro quanto em macro escalas. De forma geral, ambientes com mais recursos possibilitam a ocorrência de mais espécies, conferindo maior diversidade local. Nesse trabalho investigamos padrões de diversidade beta em comunidades de anuros, considerando os três tipos habitats estruturais do Cerrado (campos, savanas e florestas). Para isso, selecionamos oito unidades de conservação que serviram como base para o levantamento das comunidades. As comunidades das três formações vegetais foram analisadas quanto à diversidade taxonômica (espécies), filogenética (linhagens) e funcional (modo reprodutivo e uso de microhabitat). Descrevemos quais componentes da diversidade (diferença de riqueza ou substituição) são mais marcantes em cada caso. Por fim, analisamos a importância de cada uma das formações para a diversidade beta total.

Palavras-chaves: Amphibia; Aninhamento; Biodiversidade; Formações campestres; Formações florestais; Formações savânicas

Brasília  
Setembro de 2022

## ABSTRACT

Taxonomic, phylogenetic and functional beta diversity patterns of anurans between different Cerrado vegetational formations

Gabriela Carvalho Santos

Reuber Albuquerque Brandão

Biodiversity is the biological variability at different scales, ranging from genetic diversity to ecosystem diversity, considering the composition, structure and function of each level of organization. Understanding biodiversity patterns is the first step to understand what processes maintain the biodiversity itself, allowing the establishment of goals and priorities for biodiversity conservation. Species distribution and area of occurrence are influenced by phylogenetical, physiological, and ecological constrains. Thus, through taxonomic, phylogenetic, and functional diversities we can compare biodiversity composition between different areas or communities (beta diversity) focusing on their similarities and differences. Considering its richness, the order Anura is an excellent group for diversity studies. There are still many knowledge gaps about anurans distribution, communities' composition, and its relationship with the environment, especially in the Cerrado biome. Currently there are 256 known species of anurans in the Cerrado, which aren't homogeneously distributed throughout the biome. Ecological traits are also important to understand how species are distributed on the biome and its habitats. For anurans, traits linked to reproduction may indicate how species use the habitat where they occur. The Cerrado is a savannah biome, and its vegetation is characterized as a mosaic of phytosocieties of great structural and vegetational diversity. This phytosocieties can be grouped into three major formation categories. Grasslands formations are characterized by the dominance of herbaceous-grassy strata. Savannah formations present, in addition to the conspicuous grassy stratum, sparse woody vegetation, in the form of shrubs and small trees, under different degrees of trees density. Forest formations are characterized by the absence of grassy strata, low light on the ground and larger trees. This habitat differentiation promotes high environmental heterogeneity, which is seen as one of the major factors determining alfa and beta diversity, both on micro and macro scales. Herein, we describe beta diversity patterns between anuran communities considering three

structure habitats. We selected eight protected areas for communities sampling. Beta diversity was analyzed through taxonomic (species), phylogenetic (lineages) and functional (reproductive mode and microhabitat use) diversities. We described which component of diversity (richness difference and trait turnover) was prevalent. Finally, we analyzed each vegetational formation local contribution to beta diversity

Keywords: Amphibia; Biodiversity; Forest formations; Nestedness; Open grasslands; Savannah;

Brasília  
September 2022

## INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade é a variação da complexidade biológica em diferentes escalas, desde a diversidade genética à diversidade de ecossistemas, considerando a composição, estrutura e função de cada componente, bem como os processos que ocorrem em cada nível (Noss, 1990; Wilson 1988). Essas escalas estão intrinsecamente interligadas, de forma que o nível inferior influencia a diversidade do nível superior (Whittaker et al., 2001). Estudos de biodiversidade auxiliam no entendimento da sua composição e dos processos que possibilitam a ocorrência de vida no planeta (Brandão et al., 2021; Jankowski et al., 2009; Noss, 1990). Dessa forma, a biodiversidade possui valor intrínseco e sua manutenção é essencial para a manutenção de linhagens evolutivas e das funções ecológicas. Estudos da diversidade biológica são essenciais para a compreensão das relações entre as espécies e o meio ambiente, podendo ser abordados de diferentes formas (Magurran, 2004). No entanto, o principal foco da grande parte dos estudos em biodiversidade tem sido a descrição da diversidade de espécies (Oda et al., 2009), enquanto poucos estudos relacionam esses componentes com suas possíveis causas e consequências (Thomé et al. 2021; Valdujo et al., 2013).

Com base na definição da escala de estudo, podemos abordar diferentes aspectos da biodiversidade (Tuomisto, 2010; Meynard et al., 2011; Legendre & De Cáceres, 2013). Existem principalmente três escalas espaciais da biodiversidade, sendo elas, diversidade alfa, diversidade beta e diversidade gama. A diversidade alfa é entendida como a diversidade local, ou seja, a diversidade de uma área pequena (Whittaker, 1972). A diversidade gama representa a diversidade regional, sendo analisada em uma escala maior que a alfa, geralmente abrangendo várias unidades locais, ou seja, a junção de várias unidades de diversidade alfa (Whittaker, 1972). A diversidade beta é a variação entre diversidades locais. Estudos de diversidade beta comparam duas ou mais comunidades quanto aos seus componentes, identificando aqueles que são diferentes entre cada local (Legendre & Cáceres, 2013). A diversidade beta, ou dissimilaridade, pode ser dividida em substituição e diferença de riqueza (Podani & Schmera, 2011). A diferença de riqueza se refere à perda de táxons entre a comunidade mais rica e a mais pobre. Já a substituição se refere à perda de um táxon com ganho de outro, ou seja, apesar do número de táxons serem iguais nas comunidades, os táxons que as compõem são diferentes. Além da dissimilaridade, um

par de comunidades pode ser comparado quanto à parte semelhante, ou seja, sua similaridade (Podani & Schmera, 2011). Essa, por sua vez, pode ser dividida em aninhamento e similaridade de riqueza (Podani & Schmera, 2011). Aninhamento representa os táxons compartilhados entre as áreas comparadas, enquanto similaridade de riqueza é a quantidade de táxons compartilhada (Ulrich et al., 2009).

Cada uma dessas escalas de diversidade, por sua vez, pode ser estudada de acordo com diferentes dimensões de diversidade (De Bello et al., 2010; Tuomisto, 2010). A diversidade taxonômica representa a listagem básica da quantidade e identificação dos táxons presentes, geralmente ao nível de espécies (Cardoso et al., 2014a) e pode ser acessada através da riqueza e abundância das espécies da área (Colwell et al., 2004). A diversidade taxonômica é a base que nos permite acessar informações mais complexas quanto à traços ecológicos e evolutivos das espécies, auxiliando a determinar a importância desses traços na comunidade.

Diferente da diversidade taxonômica, a diversidade filogenética permite compreender as relações de parentesco entre os táxons de uma área. O reconhecimento das linhagens evolutivas presentes em uma dada área possibilita estudos biogeográficos e evolutivos (Graham & Fine, 2008; Gomez-Mestre et al., 2012). A partir do entendimento da história evolutiva das espécies entre áreas diferentes é possível atribuir importância específica a cada uma delas, de acordo com a singularidade da sua linhagem evolutiva (Posadas et al., 2001). Dessa forma, a diversidade filogenética permite elucidar processos evolutivos associados à formação da diversidade e sua manutenção no meio, bem como a unicidade de cada linhagem para a formação da comunidade.

A diversidade funcional analisa aspectos ecológicos da comunidade (Petchey & Gaston, 2006). Ela permite observar, a partir do conhecimento da ecologia do grupo de interesse e da seleção de traços funcionais, o uso e a ocupação do ambiente, a utilização de recursos disponíveis e as relações ecológicas entre as espécies (Andrade et al., 2004), de forma que possamos estabelecer a relação das espécies com o meio em que se encontram. Assim, podemos acessar a complexidade e qualidade do ambiente estudado, uma vez que a diversidade funcional pode relacionar a presença das espécies aos recursos disponíveis e a manutenção de funções ecológicas (Ospina et al., 2013).

A análise da diversidade beta por meio das três dimensões de diversidade supracitadas permite entender como a diversidade se distribui e se modifica ao longo

da paisagem (Graham & Fine, 2008; Cardoso et al., 2014a). Ao correlacionar fatores bióticos e abióticos com a diversidade beta podemos compreender como a composição da comunidade é influenciada pelo meio ambiente e pelas relações entre as espécies, determinando como a distribuição de cada uma delas está limitada por processos evolutivos e ecológicos (Valdujo et al., 2012; Lourenço-de-Moraes et al., 2019; Fenker et al., 2020).

Os anfíbios anuros ocorrem amplamente no globo, com exceção da região ártica e de algumas ilhas, e apresentam maior riqueza nas regiões tropicais (Pyron & Wiens, 2013). Atualmente são reconhecidas 7476 espécies, com elevada diversidade morfológica e ecológica (Frost, 2022). Devido à grande riqueza de espécies, a ordem Anura é um excelente grupo para estudos de diversidade (Hopkins, 2007; Wiens, 2007). Assim como em diversos outros grupos, ainda existem muitas lacunas nos conhecimentos da ordem anura, o que torna necessário compreender melhor a distribuição e composição das comunidades de anuros, bem como suas relações com o meio em que ocorrem, principalmente nos Neotrópicos (Bee et al., 2013; Dantas et al. 2019).

Os anuros geralmente apresentam modo de vida bifásico, com estágio larval aquático e estágio adulto terrestre (Duellman & Trueb, 1994). Possuem pele altamente permeável, responsável por parte da troca gasosa e absorção de água necessária ao seu metabolismo (Vitt & Caldwell, 2008; Wells, 2007). Ambos os fatores tornam o grupo altamente dependente de ambientes úmidos, fazendo com que estejam geralmente associados a corpos d'água ou climas de elevada pluviosidade (Walls et al., 2013).

Características referentes à reprodução dos anuros podem informar como as espécies ocupam e utilizam o meio ambiente em que se encontram (Eterovick, 1998; Santoro & Brandão, 2014). Os modos reprodutivos reúnem informações sobre o tipo de ovos e girinos, o tipo de desenvolvimentos do estágio larval e o micro hábitat de postura de ovos e desenvolvimento dos girinos (Haddad & Prado, 2005). De forma complementar, a atividade de vocalização também contribui para o entendimento da reprodução, informando os locais utilizados pelos machos para a atração de fêmeas (Martins et al., 2006; Protazio et al., 2019). Dessa forma, aspectos reprodutivos são importantes traços funcionais, que permitem avaliar como as comunidades se distribuem no ambiente e como elas podem se relacionar entre si (Andrade et al., 2004; Oda et al., 2016). Assim, podemos compreender como as características do

ambiente podem permitir ou limitar a ocorrências das espécies e a composição da comunidade.

Anuros apresentam relevante papel na dinâmica das comunidades naturais (Duellman & Trueb, 1994; Hocking & Babbitt, 2014). Eles estão presentes em diferentes níveis da cadeia trófica, atuando como predadores importantes e presas para diferentes tipos de predadores (Wells, 2007). Muitas espécies são consideradas ótimas bioindicadoras de qualidade do ambiente, devido à forte associação com ambientes aquáticos e a sensibilidade às mudanças em características ambientais (Duellman & Trueb, 1994; Ospina et al., 2013). Por isso, muitos estudos têm focado na interação da diversidade de anuros e seu uso do espaço ecológico, visando acessar a composição de comunidades como ferramenta para a conservação de espécies e ecossistemas, bem como de recursos importantes para a qualidade de vida humana (Diniz-Filho et al., 2005; Bastazini et al., 2007).

O bioma Cerrado, localizado na região central do Brasil, é a maior savana do mundo. Apresenta clima sazonal dividido em duas estações, uma fria e seca e outra quente e chuvosa (Coutinho, 2006). O relevo é composto por um mosaico de platôs e depressões (Ab'Saber, 1983; Valdujo et al., 2013). A vegetação também se apresenta em mosaico, com inúmeras fitofisionomias que vão desde formações predominantemente campestres até formações florestais com dossel fechado (Bueno et al, 2018). A vegetação pode ser dividida em três principais tipos de formações estruturais, as formações campestres, savânicas e florestais (Coutinho, 2006). Esses três tipos de formação vegetal agrupam várias fitofisionomias que compõem o bioma (Coutinho, 2006). Predominantemente formado por formações savânicas, o Cerrado apresenta composição florística com diversas espécies endêmicas e tantas outras compartilhadas com os biomas adjacentes (Françoso et al. 2020).

A heterogeneidade ambiental tem sido apontada como um dos principais fatores determinantes da diversidade, tanto alfa, quanto beta (da Silva & Bates, 2002). Atuando tanto em macro quanto em microescala, a heterogeneidade molda a composição de comunidades, influenciando padrões de riqueza e endemismo das áreas. Considerada em macro escala, a heterogeneidade ambiental do Cerrado, ou seja, a grande diversidade de fitofisionomias dispostas em mosaico, geram maior substituição de espécies (Stein et al. 2014). Já em microescala, a heterogeneidade de microhabitats leva a maior variabilidade e disponibilidade de recursos e nichos para

as espécies. Como consequência, ambientes mais heterogêneos podem suportar maior diversidade (Stein et al. 2014).

De forma geral, ambientes com mais recursos possibilitam a ocorrência de mais espécies (Silva et al., 2011). Fitofisionomias abertas são vistas como menos heterogêneas e complexas, enquanto ambientes florestais são muito heterogêneos e apresentam alta disponibilidade e diversidade de recursos e microhabitats. No entanto, estudos no Cerrado têm mostrado que, em escala menores, as fitofisionomias campestres e savânicas apresentam maior riqueza e diversidade de espécies do que ambientes florestais (Azevedo et al. 2016). Assim, a partir de diferentes enfoques sobre a heterogeneidade e composição de comunidade pode-se observar diferentes padrões de diversidade.

Apesar de possuir grande diversidade e riqueza de espécies, associado a alta endemicidade, o Cerrado apresenta altas taxas de degradação e perda de áreas nativas (Strassburg et al. 2017; Oliveira et al. 2019; Ribeiro et al. 2020). Isso leva o bioma a ser considerado um hotspot mundial, ou seja, um ambiente que representa alta prioridade de conservação para sua biodiversidade (Myers et al. 2010). Sua extensão original contava com mais de 2 milhões de Km<sup>2</sup>. No entanto, atualmente, restam menos de 50% de sua vegetação original, sendo que menos de 3% estão protegidas em Unidades de Conservação de Proteção Integral (Françoso et al., 2015). Além disso, muitas lacunas de conhecimento levam à necessidade de estudos para conhecer melhor a fauna e a flora e como elas estão distribuídas nas fitofisionomias do Cerrado.

Atualmente são conhecidas 256 espécies de anuros no Cerrado (Guedes, dados não publicados). Essas espécies não se encontram distribuídas igualmente pelo bioma. As comunidades de anuros do Cerrado são fortemente influenciadas pelos biomas vizinhos, de forma que muitas espécies ou linhagens ocorrem apenas em regiões próximas a esses biomas (Valdujo et al., 2012). Isso demonstra o forte efeito do tipo de vegetação e da história evolutiva na composição das comunidades. Por outro lado, aproximadamente 50% das espécies de anuros que ocorrem no Cerrado são endêmicas, sugerindo forte relação desses organismos com os ecossistemas do bioma (Ribeiro et al., 2020).

Dessa forma, a diversidade de uma região ou de uma comunidade é determinada tanto por fatores históricos (evolutivos) quanto contemporâneos (ecológicos) (Andrade et al. 2004; Graham & Fine 2008; Pyron & Wiens 2011; Azevedo

et al. 2016). As diversidades filogenética e funcional estão interligadas de forma complexa, demonstrando a história evolutiva única de cada área (Gomez-Mestre et al. 2012; Cardoso et al., 2014a). Considerando a alta heterogeneidade do Cerrado e a elevada diversidade de anuros, cada formação estrutural (campestre, savântica e florestal) deve apresentar uma história única, com comunidades diferentes. Relacionar diferentes tipos de diversidade com o uso de habitats pode evidenciar padrões de distribuição e relações das espécies alvo com as fitofisionomias. O mosaico heterogêneo composto por diferentes formações vegetais pode atuar como filtro, selecionando espécies que vão compor a comunidade de cada habitat.

Estudos com anuros no Cerrado focam principalmente na diversidade taxonômica, seja alfa ou beta, geralmente na forma de levantamentos de espécies de acordo com sua ocorrência numa área ou ambiente (Andrade et al., 2004). Por outro lado, estudos com diversidade filogenética têm se tornado mais comuns, à medida que filogenias se tornam cada vez mais detalhadas, robustas e acessíveis (Leprieur et al., 2012; Mendoza & Arita, 2014). No entanto, poucos estudos utilizam a diversidade funcional, e discutem sobre sua eficiência em retratar a diversidade de um ambiente ou táxon (Ribeiro et al., 2017).

Ainda que em poucos, estudos de diversidade funcional de anuros no Cerrado têm mostrado a importância de englobar aspectos ecológicos em estudos de diversidade (Ouchi-Melo et al, 2018). Em sua maioria, eles focam principalmente em dois aspectos ecológicos, o modo reprodutivo e o uso de microhabitat. Atualmente são conhecidos 41 modos reprodutivos em anuros (Haddad & Prado, 2005; Crump, 2015; Malagoli et al. 2021). A classificação por modos reprodutivos é um bom descritor da ecologia dos anuros, permitindo observar a utilização dos ambientes pelas espécies da comunidade (Vasconcelos & Rossa-Feres 2008; Oda et al. 2009; Kopp et al. 2010). Os modos reprodutivos de anuros são geralmente relacionados com a filogenia, o que pode levar a uma relação entre diversidade filogenética e funcional (Gomez-Mestre et al. 2012). Dessa forma, onde há menor diversidade filogenética, também deve haver menor diversidade funcional. O ambiente também é fator determinante na ocorrência de modos reprodutivos. Fatores ambientais, como estrutura vegetal e variáveis climáticas, podem servir como filtros para alguns modos enquanto favorece outros (Vasconcelos et al., 2009; Vasconcelos et al., 2010). Assim, classificação de modos reprodutivos é um traço funcional complexo tanto na perspectiva evolutiva quanto ecológica.

Tão importante quando determinar a relação entre as espécies de anuros e as formações vegetais é relacionar as dimensões da diversidade. Alguns estudos colocam uma como substituta da outra, quando não é possível medir todas (Leão-Pires et al., 2018). Algumas associações lógicas podem ser feitas como, por exemplo, entre diversidade taxonômica e filogenética. Um ambiente com alta diversidade taxonômica possivelmente também apresentará alta diversidade filogenética, uma vez que espécies filogeneticamente próximas tendem a se excluir do ambiente (Hacala et al. 2021). Por outro lado, se a diversidade funcional é baseada em uma característica conservada, a tendência é comunidades com baixa diversidade funcional também apresentem baixa diversidade filogenética (Petchey & Gaston, 2006). No entanto, estudos que relacionam as três dimensões de diversidade em anuros têm encontrado que nem sempre elas se comportam da mesma forma, por isso, há limitações no seu uso direto como substitutas (Mazel et al., 2018; Ribeiro et al, 2017).

Assim como a diversidade, a qualidade do ambiente e dos recursos presentes é fator determinante para a conservação (Boyer & Grue 1995; Halme et al. 2013). A identificação de espécies bioindicadoras, por exemplo, auxilia na escolha de áreas mais eficientes na manutenção das funções ecológicas e, por sua vez, das espécies como um todo. Uma vez que a decisão de escolha de áreas prioritárias se baseia na complementariedade entre áreas, estudos da diversidade de anuros servem como ferramenta direta para sua conservação. Com isso, as diversidades filogenética e funcional fornecem mais informações sobre a composição da comunidade, ressaltando a relevância de espécies raras, endêmicas e de linhagens evolutivas da área. Dessa forma, ao investigarmos outras dimensões da diversidade obtemos mais informações sobre a importância de cada área, o que permite alocar esforços de conservação com mais eficiência (Socolar et al, 2016).

No presente trabalho, nós investigamos a diversidade beta de comunidades de anuros entre os três tipos de formações vegetais do Cerrado. A diversidade beta é analisada através da diversidade taxonômica, diversidade filogenética e diversidade funcional, sendo essa última dividida em diversidade de modos reprodutivos, de microhabitat de canto e de microhabitat de postura de ovos. As fitofisionomias foram divididas em três grupos - formações campestres, savânicas e florestais - e comparadas par a par.

## **Descrição das áreas**

Foram selecionadas oito áreas de estudo, visando abranger a representatividade das diversas fitofisionomias, bem como diferentes condições ambientais do bioma, evitando a exclusão de espécies restritas a determinadas regiões. As áreas foram selecionadas de forma que fossem incluídas tanto áreas na região central do bioma quanto áreas próximas a regiões de transição. Essa escolha foi feita com base em outros estudos que mostram a influência dos biomas adjacentes na composição da anurofauna em zonas de ecótonos (Valdujo et al. 2013).

O Parque Nacional (PN) Chapada dos Veadeiros foi criado em 1961. Atualmente, após diversas mudanças na sua área original, o parque possui aproximadamente 240 mil hectares (Decreto Nº 49.875, 1961). O parque engloba um mosaico de fitofisionomias, incluindo, campos secos, campos úmidos, cerrado sentido restrito, cerradão, veredas e matas de galeria (Loebmann, 2008). Dentre essas, a fitofisionomia que predomina na área é o cerrado sentido restrito. Além das áreas naturais, áreas de pasto e plantio também ocorrem nos limites do parque. O clima é do tipo Aw (tropical com estação seca no inverno) de acordo com a classificação de Köppen (Cardoso et al., 2014b).

A Área de Proteção Ambiental (APA) das Bacias do Gama e Cabeça de Veados está localizada no Distrito Federal, abrangendo cinco regiões administrativas (Brasília, Núcleo Bandeirante, Santa Maria, Lago Sul e Candangolândia). A área foi criada em 1986 e conta com aproximadamente 25000 hectares (Felfili & Santos, 2004), sendo aproximadamente 10 mil ha correspondentes à área voltada para a proteção de biodiversidade (Jardim Botânico de Brasília, Reserva Ecológica do Roncador e Fazenda Água Limpa). A APA inclui a maioria das fitofisionomias características do Cerrado, sendo a de cerrado sentido restrito a que predomina na região. Apresenta clima do tipo Aw (Cardoso et al., 2014b).

O Parque Estadual (PES) de Paracatu localizado no Noroeste de Minas Gerais, está inserido na área da bacia São Francisco e sub bacia do rio Paracatu. Foi criado em 2011, com o objetivo de preservar e restaurar as áreas naturais e conectar os vários fragmentos de Cerrado presentes na região. O parque possui cerca de 6 mil hectares e apresenta clima Aw e Cwa (temperado úmido com inverno seco e verão quente), de acordo com a classificação de Köppen-Geiger. O parque apresenta campos, cerrado sentido restrito, cerradão e formações florestais (IEF, 2018).

O PN das Emas possui 132.000 ha e está localizado nos municípios de Chapadão do Céu e Mineiros, em Goiás, e Costa Rica, em Mato Grosso do Sul (Decreto Nº 49.874, 1961). No parque há grande diversidade de fitofisionomias do Bioma Cerrado, com predominância de formações campestres. O parque se localiza em um planalto que divide as bacias do Pantanal, Araguaia e Paraná e apresenta clima do tipo Aw de acordo com a classificação de Köppen (Cardoso et al., 2014b).

O PN Grande Sertão Veredas, criado em 1980, se situa entre os estados de Minas Gerais e Bahia, sendo sua sede no município de Chapada Gaúcha, MG (Decreto Nº 97.658, 1989). Possui aproximadamente 230 ha, com vegetação predominantemente savânica e, apesar da grande extensão do parque, seu limite sul encontra-se sobre forte pressão de degradação devido às monoculturas. O clima é Aw de acordo com a classificação de Köppen (Recoder & Nogueira 2007).

O Parque Nacional da Serra do Cipó está situado na Cadeia do Espinhaço, região de ecótono entre o Bioma Cerrado e Mata Atlântica, fator que influencia a grande diversidade e endemismo de espécies da região (Decreto Nº 90.223, 1984). O parque conta com aproximadamente 31.600 ha de extensão onde há predomínio de formações de campo rupestre, sendo, de forma geral, uma área bem preservada (Eterovick, 1998). O parque está localizado em Santana do Riacho, Minas Gerais, e apresenta clima do tipo Cwb (clima temperado) (Ribeiro & Figueira, 2011).

A Estação Ecológica de Uruçuí-Una está localizada no platô da bacia do Rio Parnaíba (Decreto Nº 86.061, 1981), com sede em Bom Jesus, Piauí. Conta com área superior a 135 mil ha. A região é formada principalmente por fitofisionomias de cerrado sentido restrito, em sua maioria formações campestres. Apresenta clima do tipo Aw de acordo com a classificação de Köppen (Medeiros et al., 2020).

O Parque Nacional da Serra da Canastra, criado em 1972, está situado na região sudoeste do estado de Minas Gerais, com sede em São Roque de Minas (Decreto Nº 70.355, 1972). Compreende 200 mil ha de área, sendo apenas 72 mil ha em situação regularizada (Hemsing & Romero 2010). No parque há o predomínio de formações savânicas e campestres (Santana et al., 2015). Apresenta clima Aw de acordo com a classificação de Köppen (Martins et al., 2018).

## **Objetivo geral**

Caracterizar a diversidade beta taxonômica (espécies), filogenética (linhagens) e funcional (modo reprodutivo e uso de microhabitat) de comunidades de anuros de acordo com a similaridade e dissimilaridade, com base na seleção de habitats estruturais (formações campestres, savânicas e florestais)

## **Objetivos específicos**

Identificar quais componentes da similaridade (similaridade de riqueza e aninhamento) e da dissimilaridade (substituição e diferença de riqueza) são mais relevantes para a diversidade beta entre formações campestre, savânica e florestal;

Identificar quais componentes da similaridade e da dissimilaridade são mais relevantes para a diversidade beta entre as diferentes áreas de proteção e identificar se unidades mais próximas apresentam maior similaridade;

Determinar o padrão de distribuição de riqueza das espécies nas formações vegetais do Cerrado, identificando espécies estritamente relacionadas aos diferentes tipos de formação vegetal e de distribuição ampla entre elas, observando se alguma formação se destaca por apresentar maior riqueza de espécies;

Avaliar como a diversidade taxonômica, filogenética e funcional se distribui entre formações campestres, savânicas e florestais nas diferentes localidades selecionadas e todas em conjunto, analisando se alguma linhagem ou traço funcional estão restritos a uma das formações;

Mensurar a proporção de formações vegetais campestres, savânicas e florestais dentro de cada unidade de conservação e identificar qual das três formações apresentam maior contribuição para a diversidade beta.

## Hipóteses

O aninhamento é o principal componente da similaridade, enquanto a substituição é o principal componente da dissimilaridade. Uma vez que diversos estudos têm mostrado que formações abertas de Cerrado são mais ricas (Thomé et al. 2021), parte da diversidade das formações florestais deve estar aninhada nelas. Quanto à dissimilaridade, a substituição deve atuar de forma mais acentuada, demonstrando que cada tipo de formação possui comunidade característica;

Unidades de Conservação mais próximas devem apresentar maior similaridade, explicada principalmente pelo aninhamento. Unidades mais distantes apresentaram maior dissimilaridade, explicada principalmente pela substituição de espécies;

A riqueza de espécies será maior em formações campestres e savânicas. Esperamos encontrar linhagens restritas aos tipos de vegetação devido à sua história evolutiva (Valdujo et al. 2012). Linhagens relacionadas à Mata Atlântica e à Amazônia devem estar restritas a ambientes florestais no Cerrado, enquanto linhagens, cuja história evolutiva está relacionada à diagonal da América do Sul seca, devem ser encontradas com mais frequência em ambientes de formação campestre e savânica;

Formações campestres e savânicas quando comparadas com formações florestais devem apresentar maior diversidade filogenética e funcional. Esperamos encontrar maior riqueza e diversidade de modos reprodutivos e uso do ambiente nos habitats abertos (Brandão and Araujo 2001; Brasileiro et al. 2005; Santoro & Brandão 2014);

Formações savânicas e florestais são mais representativas dentro das unidades de conservação selecionadas. Formações savânicas são as que predominam no Cerrado, consequentemente podem ser mais facilmente alocadas para unidades de conservação. Já formações florestais devem ser favorecidas por serem menos visadas para implementação de áreas de agricultura e áreas urbanas e pela visão mais tradicional de que áreas florestais são mais ricas e diversas. Dentre as três formações florestais, as formações campestres devem apresentar maior contribuição para a diversidade beta, uma vez que apresenta maior riqueza.

## REFERÊNCIAS

- Ab'Saber A.N. 1983. O domínio dos cerrados: introdução ao conhecimento. Revista do Serviço Publico 111:41–55
- Andrade E.B., Leite J.R.S.A., Weber L.N. 2004. Composition, phenology and habitat use of anurans in Cerrado remnant in northeastern Brazil. Herpetological Conservation and Biology 14(2):546–559
- Azevedo J.A.R., Valdujo P.H., Nogueira C.C. 2016 Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: Coincident endemism pattern in the richest and most impacted savanna on the globe. Journal of Biogeography 43:2454–2465. doi:10.1111/jbi.12803
- Bastazini C.V., Munduruca J.F.V., Rocha P.L.B., Napoli M.F. 2007 Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. Herpetologica 63(4):459–471. doi:10.1655/0018-0831(2007)63[459:wevbec]2.0.co;2
- Bee M.A., Schwartz J.J., Summers K. 2013. All's well that begins Wells: Celebrating 60 years of animal behaviour and 36 years of research on anuran social behaviour. Animal Behaviour 85:5–18. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.10.031
- Boyer R. Grue C.E. 1995. The need for water quality criteria for frogs. Environmental Health Perspectives 103(4):352–357. doi:10.1289/ehp.95103352
- Brandão R.A., Araujo A.F.B. 2001. A herpetofauna associada às matas de galeria no Distrito Federal. Pp. 561–604, in Ribeiro J.F., Fonseca C.E.L., Souza-Silva J.C. (Eds.), Cerrado Caracterização e recuperação de matas de galeria, Embrapa Cerrados, Planaltina, DF
- Brandão R.A., Zanatta M.R.V., de Souza E.D.N. 2021. Biodiversity as a complex clockwork/A biodiversidade como uma engrenagem complexa/La biodiversidad como un engranaje complejo. Heringeriana 15(1):1–16. doi:10.17648/heringeriana.v15i1.917957
- Brasileiro C.A., Sawaya R.J., Kiefer M.C., Martins M. 2005. Amphibians of an open cerrado fragment in southeastern Brazil. Biota Neotropica 5(2):93–109. doi:10.1590/s1676-06032005000300006
- Bueno M.L., Dexter K.G., Pennington R.T., Pontara V., Neves D.M., Ratter J.A., Oliveira-Filho A.T. 2018. The environmental triangle of the Cerrado domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. Journal of Ecology 106(5):2109–2120. doi:10.1111/1365-2745.12969
- Cardoso P., Rigal F., Carvalho J.C., Fortelius M., Borges P.A.V., Podani J., Schmerra D. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. Journal of Biogeography 41(4):749–761. doi:10.1111/jbi.12239
- Cardoso M.R.D., Marcuzzo F.F.N., Barros J.R. 2014. Climatic classification of Köppen-Geiger for the state of Goiás and Federal District. Acta Geográfica 8(16):40–55. doi:10.5654/actageo2014.0004.0016

Colwell R.K., Chang X.M., Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10):2717–2727. doi:10.1890/03-0557

Coutinho L.M. 2006. O conceito de bioma. *Acta Botanica Brasilica* 20(1):13–23. doi:10.1590/s0102-33062006000100002

Crump M.L. 2015. Anuran reproductive modes: Evolving perspectives. *Journal of Herpetology* 49(1):1–16. doi:10.1670/14-097

Da Silva J.M.C., Bates J.M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South America Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52(3):225–233. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0225:bpacit]2.0.co;2

Dantas S.P., Tavares H.D., Pascoal W., Saviato M.J., Ávila R.W., Vasconcelos T.S., Oda F.H. 2019. New distribution records from the Brazilian Cerrado and species distribution modelling of *Boana crepitans*, *Lithobates palmipes*, *Pipa pipa* and *Micrurus h. hemprichii*. *Biodiversity* 20(4):149–160. doi: 10.1080/14888386.2019.1664931

De Bello F., Lavergne S., Meynard C.N. Lepš J. Thuiller W. 2010. The partitioning of diversity: Showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21(5):992–1000. doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x

Decreto Nº 49.875, de 11 de Janeiro de 1961. Cria o “Parque Nacional do Tocantins”, no Estado de Goiás e dá outras providências. Acessado em: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/decreto/antigos/d49875.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/decreto/antigos/d49875.htm), 25 de setembro de 2022

Decreto Nº 49.874, de 11 de Janeiro de 1961. Cria o “Parque Nacionla das Emas”, no Estado de Goiás, abrangendo parte menor, do Estado de Mato Grosso. Acessado em: <https://www2.camara.leg.br/legin/fed/decret/1960-1969/decreto-49874-11-janeiro-1961-389179-publicacaooriginal-1-pe.html>, 25 de setembro de 2022

Decreto Nº 70.355, de 3 de Abril de 1972. Cria o Parque Nacional da Serra da Canastra, no Estado de Minas Gerais, com os limites que especifica, e dá outras providências. Acessado em: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/decreto/1970-1979/D70355.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/decreto/1970-1979/D70355.htm), 25 de setembro de 2022

Decreto Nº 86.061, de 02 de Julho de 1981. Cria Estações Ecológicas, e dá outras providências. Acessado em: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-biomas/cerrado/lista-de-ucs/esec-de-urucui-una/arquivos/esec-urucui-unadecreto.pdf>, 25 de setembro de 2022

Decreto Nº 90.223, de 23 de setembro de 1984. Cria, no Estado de Minas Gerais, o Parque Nacional da Serra do Cipó e dá outras providências. Acessado em: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/Atos/decretos/1984/D90223.html](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/Atos/decretos/1984/D90223.html), 25 de setembro de 2022

Decreto Nº 97.658, de 12 de Abril de 1989. Cria nos Estados da Bahia e Minas Gerais, o Parque nacional Grande Sertão Veredas, com limites que especifica e dá outras providências. Acessado em: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/Decreto/Antigos/D97658.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/Decreto/Antigos/D97658.htm), 25 de setembro de 2022

Diniz-Filho J.A.F., Bastos R.P., Rangel T.F.L.V.B., Bini L.M., Carvalho P., Silva R.J. 2005. Macroecological correlates and spatial patterns of anuran description dates in

the Brazilian Cerrado. *Global Ecology and Biogeography* 14(5):469–477. doi:10.1111/j.1466-822X.2005.00165.x

Duellman W.E., Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London

Eterovick P.C. 1998. Estruturação especial e temporal de uma comunidade de anuros (Amphibia) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Master's degree Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Brazil

Felfili J.M., Santos A.A.B. 2004. Diretrizes para o plano de manejo da APA Gama e Cabeça de Veados. Flora e diretrizes para o plano de manejo da APA Gama e Cabeça de Veados. Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília, Brasília

Fenker J., Domingos F.M.C.B., Tedeschi L.G., Rosauer D.F., Werneck F.P., Colli G.R., Ledo R.M.D., Fonseca E.M., Garda A.A., Tucker D., Sites J.W., Breitman M.F., Soares F., Giugliano L.G., Moritz C. 2020. Evolutionary history of Neotropical savannas geographically concentrates species, phylogenetic and functional diversity of lizards. *Journal of Biogeography* 45(5):1–13. doi: 10.1111/jbi.13800

Françoso R.D., Brandão R., Nogueira C.C., Salmona Y.B., Machado R.B., Colli G.R. 2015. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Natureza e Conservação* 13:35–40. doi: 10.1016/j.ncon.2015.04.001

Françoso R.D., Dexter K.G., Machado R.B., Pennington R.T., Pinto J.R.R., Brandão R.A., Ratter J.A. 2020. Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. *Biodiversity and Conservation* 29(5):1477–1500. doi: 10.1007/s10531-019-01819-3

Frost D. 2020. Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.1 (25 January 2020). Acessado em: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>, 28 de julho de 2021

Gomez-Mestre I., Pyron R.A., Wiens J.J. 2012. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution* 66(12):3687–3700. doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01715.x

Graham C.H., Fine P.V.A. 2008. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11(12):1265–1277. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x

Hacala A., Lafage D., Prinzing A., Sawtschuk J., Pétillon J. 2021. Drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversities in dominant ground-dwelling arthropods of coastal heathlands. *Oecologia* 197:511–522. doi:10.1007/s00442-021-05032-4

Haddad C.F.B., Prado C.P.A. 2005. Reproductive mode in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55(3):207–217. doi:10.1641/0006-3568(2005)055[0207:rmifat]2.0.co;2

Halme P., Ódor P., Christensen M., Piltaver A., Veerkamp M., Walleyn R., Siller I., Heilmann-Clausen J. 2013. The effects of habitat degradation on metacommunity structure of wood-inhabiting fungi in European beech forests. *Biological Conservation* 168:24–30. doi:10.1016/j.biocon.2013.08.034

Hemsing P.K.B., Romero R. 2010. Chrysobalanaceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguesia* 61(2):281–288. doi:10.1590/2175-7860201061210

- Hopkins W.A. 2007. Amphibians as models for studying environmental change. ILAR Journal 48(3):270-277. doi:10.1093/ilar.48.3.270
- Jankowski J.E., Ciecka A.L., Meyer N.Y., Rabenold K.N. 2009. Beta diversity along an environmental gradients: Implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. Journal of Animal Ecology 78(2):315–327. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01487.x
- Kopp K., Signorelli L., Bastos R.P. 2010. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, estado de Goiás, Brasil. Iheringia: Série Zoologia 100(3):192–200. doi:10.1590/s0073-47212010000300002
- Leão-Pires T.A., Luiz A.M., Sawaya R.J. 2018. The complex role of space and environment in structuring functional, taxonomic and phylogenetic beta diversity of frogs in the Atlantic Forest. PlosOne 13(4):e0196066. doi:10.1371/journal.pone.0196066
- Legendre P., De Cáceres M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. Ecology Letters 16(8):951–963. doi:10.1111/ele.12141
- Leprieur F., Albouy C., de Bortoli J., Cowman P.F., Bellwood D.R., Mouillot D. 2012. Quantifying phylogenetic beta diversity: Distinguishing between ‘true’ turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. PloSOne 7(8):e42760. doi:10.1371/journal.pone.0042760
- Lourenço-de-Moraes R., Campos F.S., Ferreira R.B., Solé M., Beard K.H., Bastos R.P. 2019. Back to the future: Conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. Biodiversity and Conservation 28(5):1049–1073. doi:10.1007/s10531-019-01706-x
- Magurran A.E. 2004. Measuring the Biological Diversity. Blackwell, Oxford
- Malagoli L.R., Pezzuti T.L., Bang D.L., Faivovich J., Lyra M.L., Giovanelli J.G.R., Garcia P.C.A., Sawaya R.J., Haddad C.F.B. 2021. A new reproductive mode in anurans: Natural history of *Bokermannohyla astartea* (Anura: Hylidae) with the description of its tadpole and vocal repertoire. PLoS ONE 16(2):e0246401. doi:10.1371/journal.pone.0246401
- Martins I.A., Almeida S.C., Jim J. 2006. Calling sites and acoustic partitioning in species of *Hyla nana* and *rubicundula* groups (Anura, Hylidae). Herpetological Journal 16(3):239–247
- Martins F.B., Gonzaga G., Santos D.F., Reboita M.S. 2018. Classificação climática de Köppen e de Thornthwait para Minas Gerais: Cenário atual e projeções futuras. Revista Brasileira de Climatologia 1. doi: 10.5380/abclima.v1i0.60896
- Mazel F., Pennell M.W., Cadotte M., Diaz S., Riva G.V.D., Grenyer R., Leprieur F., Mooers A.O., Mouillot D., Tucker C.M., Pearse W.D. 2018. Testing the phylogenetic gambit: How much functional diversity can we reliably conserve if we prioritize phylogenetic diversity. Nature Communications 9(1):243923. doi: 10.1038/s41467-018-05126-3
- Medeiros R.M., Cavalcanti E.P., Duarte J.F.M. 2020. Classificação climática de Köppen para o estado do Piauí-Brasil. Equador 9(3):82–99. doi: doi.org/10.26694/equador.v9i3.9845

Mendoza A.M., Arita H.T. 2014. Priority setting by sites and by species using rarity, richness and phylogenetic diversity: The case of neotropical glassfrogs (Anura: Centrolenidae). *Biodiversity and Conservation* 23(4):909–926. doi:10.1007/s10531-014-0642-5

Meynard C.N., Devictor V., Mouillot D., Thuiller W., Jiguet F., Mouquet N. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: How do  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France?. *Global Ecology and Biogeography* 20(6):893–903. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x

Myers N., Mittmermeier R.A., Mittmermeier C.G. Fonseca G.A.B., Kent J. 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. doi:10.1038/35002501

Nogueira C., Colli G.R., Martins M. 2009. Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* 34:83–96. doi:10.1111/j.1442-9993.2008.01887.x

Noss R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Society of Conservation Biology* 4(4):355–364. doi:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x

Oda F.H., Bastos R.P., Lima M.A.C.S. 2009. Taxocenose de anfíbios anuros no cerrado alto de Tocantins, Niquelândia, estado de Goiás: Diversidade, distribuição local e sazonalidade. *Biota Neotropica* 9(4):219–232. doi:10.1590/s1676-06032009000400022

Oda F.H., Batista V.G., Gambale P.G., Mise F.T., de Souza F., Bellay S., Ortega J.C.G., Takemoto R.M. 2016. Anuran species richness, composition, and breeding habitat preference: A comparison between forest remnants and agricultural landscape in Southern Brazil. *Zoological Studies* 55:34. doi:10.6620/ZS.2016.55-34

Oliveira S.R., Lima-Ribeiro M.S., de Souza A.O., dos Santos C.E., Silva K.V. Zórtea M. Guilherme F.A.G., de Melo F.R., Carneiro S.E.S., Vaz-Silva W., Morais A.R. 2019 Are protected areas effective in preserving anurans and promoting biodiversity discoveries in the Brazilian Cerrado?. *Journal for Nature Conservation* 52:125734. doi:10.1016/j.jnc.2019.125734

Ouchi-Melo L.S., Meynard C.N., Gonçalves-Souza T., Rossa-Feres D.C. 2018. Integrating phylogenetic and functional biodiversity facets to guide conservation: A case study using anurans in a global biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 27:3247–3266. doi:10.1007/s10531-018-1600-4

Ospina O.E., Villanueva-Rivera L.J., Corrada-Bravo C.J., Mitchell A.T. 2013. Variable response of anuran calling activity to daily precipitation and temperature: Implications for climate change. *Ecosphere* 4(4):47. doi:10.1890/ES12-00258.1

Petchey O.L., Gaston K.J. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9(6):741–758. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

Podani J., Schmera D. 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos* 120(11):1625–1638. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x

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(5):1325–1334. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.99404.x

Protázio A.S., Protázio A.S., Mesquita D.O. 2019. Niche partitioning between two *Physalaemus* species (Anura, Leptodactylidae) in semiarid Caatinga Northeast Brazil. North-Western Journal of Zoology 15(2):157–167

Pyron R.A., Wiens J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Molecular Phylogenetics and Evolution 61(2):543–583. doi:10.1016/j.ympev.2011.06.012

Pyron R.A., Wiens J.J. 2013. Large-scale phylogenetic analyses reveal the cause of high tropical amphibia diversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Science 280:20131622. doi:10.1098/rspb.2013.1622

Recoder R., Nogueira C. 2007 Composição e diversidade de répteis Squamata na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil central. Biota Neotropica 7(3):267–278. doi:10.1590/s1676-06032007000300029

Ribeiro M.C., Figueira J.E.C. 2011. Uma abordagem histórica do fogo no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais-Brasil. Biodiversidade Brasileira 2:212–227. doi:10.37002/biobrasil.v%25vi%25.96

Ribeiro J., Colli G.R., Batista R., Amadeu S. 2017. Landscape and local correlates with anuran taxonomic, functional and phylogenetic diversity in rice crops. Landscape Ecology 32(8):1599–1612

Ribeiro J., Colli G.R., Soares A.M.V.M. 2020. The anurofauna of a vanishing savanna: The case of the Brazilian Cerrado. Biodiversity and Conservation 29(6):1993–2015. doi:10.1007/s10531-017-1468-8

Santana D.J., Barros A.B., Pontos R., Feio R.N. 2015. A new species of glassfrog genus *Vitreorana* (Anura, Centrolenidae) from the Cerrado Domain, southeastern Brazil. Herpetologica 71(4):289–298. doi:10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00066

Santoro G.R.C.C., Brandão R.A. 2014. Reproductive modes, habitat use, and richness of anurans from Chapada dos Veadeiros, central Brazil. North-Western Journal of Zoology 10(2):365–373

Silva R.A., Martins I.A., Rossa-Feres. 2011. Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. Zoologia 28(5):610–618. doi:10.1590/S1984-46702011000500009

Socolar J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E. Edwards D.P. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation?. Trends in Ecology & Evolution 31(1):67–80. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>

Stein A., Gerstner K., Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecology Letters 17:866–880. doi:10.1111/ele.12277

Strassburg B.B.N., Brooks T., Feltran-Bebieri R., Iribarrem A., Crouzeilles R., Loyola R. Latawiec A.E., Oliveira Filho F.J.B., de Scaramuzza C.A.M., Sacrano F.R., Soares-Filho B., Balmford A. 2017. Moments of truth for the Cerrado hotspot. Nature Ecology and Evolution 1:0099. doi:10.1038/s41559-017-0099

Thomé M.T.C., Martins M., Brasileiro C.A. 2021. Higher diversity in open Cerrado supports the role of regional process in shaping an anuran assemblage in southeastern Brazil. South American Journal of Herpetology 19:1–7. doi:10.2994/SAJH-D-18-00039.1

- Tuomisto H. 2010. A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2–22. doi:0.1111/j.1600-0587.2009.05880.x
- Ulrich W., Almeida-Neto M., Gotelli N.J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oiko* 118:3–17. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x
- Valdujo P.H., Silvano D.L., Colli G., Martins M. 2012. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical Hotspot. *South American Journal of Herpetology* 7(2):63–78. doi:10.2994/057.007.0209
- Valdujo P.H., Carnaval A.C.O.Q., Graham C.H. 2013. Environmental correlates of anuran beta diversity on the Brazilian Cerrado. *Ecography* 36(6):708–717. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07374.x
- Vasconcelos T.S., Rossa-Feres D.C. 2008. Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities on southeastern Brazil. *Phylomedusa* 7(2):127–142. doi:10.11606/issn.2316-9079.v7i2p127-142
- Vasconcelos T.S., Santos T.G., Rossa-Feres D.C., Haddad C.F.B. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87(8):699–707. doi:10.1139/Z09-058
- Vasconcelos T.S., Santos T.G., Haddad C.F.B., Rossa-Feres D.C. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 26(4):423–432. doi:10.1017/S0266467410000167
- Vitt L.J., Caldwell J.P. 2008. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, Massachusetts
- Walls S.C., Barichivich W.J., Brown M.E. 2013. Drought, deluge and declines: the impact of precipitation extremes on amphibians in changing climates. *Biology* 2:399–418. doi:10.3390/biology2010399
- Wells K.D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and Measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3):213–251. doi:10.2307/1218190
- Whittaker R.J., Willis K.J., Grasslands R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biology* 28:453–470. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x
- Wiens J.J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170(S2):S86–S106. doi: 10.1086/519396
- Wilson E.O. 1988. *Biodiversity*. John Wiley & Sons, Nova Iorque

Taxonomic, phylogenetic and functional beta diversity patterns of anurans between  
different Cerrado vegetational formations

Gabriela Carvalho<sup>1,2,\*</sup>, Reuber Albuquerque Brandão<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília. CEP 70910-900, Brasília, Distrito Federal, Brazil

<sup>2</sup> Universidade de Brasília, Faculdade de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal, Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação. CEP 70910-900, Brasília, Distrito Federal, Brazil

\*Corresponding author. Email: carvalhosgh@gmail.com

## ABSTRACT

Diversity dimensions are surrogates of how the environments are structured, that is, what species are in it, how they interact with abiotic factors and how they interact with each other. Although descriptive aspects of the diversity are more commonly studied, recent studies have focused on understanding biodiversity patterns and the processes responsible for the emergence and maintenance of these patterns. Taxonomic diversity has long been the most common diversity metric, but phylogenetic and functional diversities have gained more attention in recent studies. Through beta diversity studies we can identify species, phylogenetic lineages and functional traits that occurs exclusively on a habitat or community. Thus, the use of beta diversity metrics allows for establishing biodiversity conservation priorities and targets. Anurans harbors a high diversity with approximately 7470 species, which makes them an important group for diversity studies. The Cerrado biome has a high diversity of habitats and species, all highly threatened with habitat degradation. The mosaic of habitats that compose the Cerrado landscape creates a high environmental heterogeneity, which is commonly related to species diversity. Herein, we measured anuran beta diversity between three main types of Cerrado structure vegetational formations. We compared grasslands, savannah, and forest formations through taxonomic, functional, and phylogenetic diversity, identifying traits turnover and richness difference, as well as richness similarity and nestedness components. We studied the communities' beta diversity based on eight protected areas. Based on the species list we gathered functional traits for all species (reproductive mode and calling and oviposition microhabitats). Phylogenetic diversity was based on the most recent available phylogeny for the group. We identified local contribution to beta diversity (LCBD) and calculated protected areas percentages of each vegetational formations. Grasslands formations was the richest for species and functional traits in most cases and showed more exclusive traits. It was also the most representative (higher land coverage) in all protected areas. For all three diversities metrics grasslands and savannah formation were more similar. Forest formations showed higher LCBD values, even when it was the poorest habitat and nested within the others. Although all three diversities showed similar patterns, we found slightly different behavior, indicating that taxonomic, functional, and phylogenetic diversities are not always directly correlated for Cerrado anurans.

Keywords: Amphibia; Biodiversity; Forest formations; Grasslands; Nestedness; Savannah; Turnover

## INTRODUCTION

Diversity metrics are useful to indicate how the environment is structured, this is, what species are present in the communities, how they interact with the environment and how they interact within the species and with other species (Noss, 1990). Biodiversity is a natural resource of immeasurable value, acting on a feedback processes that maintain diversity and biodiversity itself (Faith et al., 2010). Every biodiversity component, species, genus, habitat type and so on, have its own function and part on each process that maintains the diversity, providing a unique value for each of them (Posadas et al., 2001; Whittaker et al., 2001; Brandão et al., 2021). Recently many studies have focused not only on descriptive aspects of the diversity, but also on understanding biodiversity distribution patterns and processes responsible for the emergence and maintenance of these patterns. In this aspect, beta diversity has been the focus of many studies since it accesses how different communities are structured, helping to elucidate different processes acting on each community (Valdujo et al., 2012; Lourenço-de-Moraes et al., 2019; Fenker et al., 2020).

Although the use of taxonomic diversity has been more common on biodiversity studies, more recently, phylogenetic and functional diversity have been incorporated into diversity studies (Flynn et al., 2011). Phylogenetic beta diversities can be represented by two main patterns, phylogenetic clustering, when species from the same lineage tend to occur on the same community, or phylogenetic divergence, when close lineages tend to exclude each other from the environment (Gainsbury and Colli, 2019). Functional beta diversity follows similar patterns. Ecological clustering, this is, low functional beta diversity, happens when environment favors a specific type of trait, and competitive exclusion happens when ecologically similar species outcompete each other, promoting high functional beta diversity (Riemann et al., 2017). Species diversity patterns are generated and maintained by historical (evolutive) factors and contemporary (ecological) factors (Andrade et al., 2004; Graham and Fine, 2008; Pyron and Wiens, 2011; Azevedo et al., 2016). These complex interactions of factors are of great importance to know how phylogenetic and ecological aspects are acting on biodiversity. Understanding how evolutive history of species is acting on a specific environment or community composition can help to assign different conservation values to each phylogenetic lineage (Posadas et al., 2001). On the other hand,

functional biodiversity allows us to access how species are using habitat resources and interacting with others (Ospina et al., 2013).

Because of its high diversity, with approximately 7470 species, anurans have been the focus of many diversity studies (Frost, 2020; Hopkins, 2007; Wiens, 2007). Many studies have shown high beta diversity between different environmental habitats (Leão-Pires et al., 2018; Silva et al., 2011; Thomé et al., 2021; Valdujo et al., 2013), showing that different environments harbor specific species, lineages or functional traits. Nonetheless, comparative studies of these three diversities (taxonomic, functional, and phylogenetic) for anurans have found contradictory results, either showing that diversity metrics can be used as surrogates (i.e., these beta diversities metrics behave in similar manner) or that they show marked different patterns (Ribeiro et al., 2017).

Despite its high diversity, richness and endemity rates, the Cerrado biome also presents fast and pervasive rates of natural habitat loss and degradation (Strassburg et al., 2017; Oliveira et al., 2019; Ribeiro et al., 2020). This scenario rends the Cerrado its classification as a hotspot, an environment of great importance for biodiversity conservation (Myers et al., 2000). The Cerrado diversity is expressed not only in its species richness, but also in its environmental characteristics (Coutinho, 2006; Bueno et al, 2018). The biome is composed by a great diversity of phytobiognomies distributed within the main vegetation formations (grasslands, savannas, and forests), forming a mosaic of structural habitats. This generates a high habitat heterogeneity, factor that has been related to the Cerrado's high diversity (da Silva and Bates, 2002). Although habitat heterogeneity is often related to high biodiversity on macroscale, it also produces microscale diversity (Vasconcelos et al., 2009). Habitats, such as forests, that show higher microhabitat heterogeneity harbors higher species diversity (Stein et al., 2014).

Differences on communities' composition are indicative of which environmental and ecological processes are acting on the emergence and maintenance of the area's diversity (Legendre and de Cáceres, 2013). Since each community has its own species composition, beta diversity studies can identify species that represents unique phylogenetic lineages or functional traits on a habitat or community (Ouchi-Melo et al., 2018). Thus, beta diversity metrics are relevant frameworks for establishing biodiversity conservation priorities and targets. Although many anuran studies have focused on descriptive factors of the biodiversity at species level, many others have indicated

lineage composition and ecological functions as important aspects for directing conservation efforts (Lourenço-De-Moraes et al., 2020; Tucker et al., 2017).

To evaluate how the Cerrado vegetational composition affects the anuran diversity, we measured anuran beta diversity between three vegetational habitat formations of the Cerrado (grasslands, savannas, and forests) in eight protected areas. We used taxonomic, phylogenetic, and functional beta diversities. Functional beta diversity was divided into three ecological traits, which were, reproductive mode, calling microhabitat, and oviposition microhabitat. We aim to describe the main differences between anuran communities' composition between the three types of vegetation formations of the Cerrado considering each similarity (nestedness and richness similarity) and dissimilarity (turnover and richness difference). Finally, we identified vegetational formations local contribution for all three beta diversities and measured each vegetational formation proportion inside the selected protected areas to check if their proportions inside the protected areas match their proportion on the Cerrado.

## MATERIALS AND METHODS

### Study areas

We selected eight protected areas: Parque Nacional (PARNA) Chapada dos Veadeiros (Alto Paraiso, GO), Área de Proteção Ambiental (APA) Gama e Cabeça de Veados (Brasília, DF), Parna das Emas (Chapadão do Céu, GO), Parna Grande Sertão Veredas (Chapada Gaúcha, MG), Parque Estadual (PES) de Paracatu (Paracatu, MG), Estação Ecológica (ESEC) Uruçuí-Una (Bom Jesus, PI), Parna da Serra da Canastra (São Roque de Minas, MG), and Parna da Serra do Cipó (Santana do Riacho, MG) (**Table 1; Fig. 1**). Those areas were selected aiming to survey different regions of the Cerrado biome, including communities placed in its core area and in ecotone regions, likely covering different aspects of the Cerrado biome landscape, especially differences in proportion of savannah, grasslands, and forested formations (Werneck, 2011).

The Cerrado vegetation is composed of 11 different phytogeognomies distributed as a mosaic along the biome's extension (Ribeiro and Walter, 1998). We grouped these physiognomies in three main groups of habitats (grassy grasslands, savannas, and forests), following Coutinho (2006). Physiognomy was divided into only

three categories due to the difficulty of finding accurate descriptions of the habitats where species were found.

We obtained the extent of vegetational formations in each selected area and in the areas combined. We used the shapefiles of the protected areas (available at <http://mapas.mma.gov.br/i3geo/datadownload.htm>) and the Brazil coverage and land use from MapBiomas Amazon Project (MapBiomas, 2022). This analysis was conducted in QGIS 3.10 (QGIS Development Team, 2022).

We checked for spatial correlation between the selected areas using Mantel test (Batista et al., 2021). We used mantel function of vegan package (Oksanen, 2022), on R, through RStudio (R Core Team, 2022; RStudio Team, 2022), that uses a distance matrix to check the influence of geographical distance on communities' composition. The geographic coordinates were taken as the centroid of each protected area and the geographic distance matrix was calculated as Euclidian distance. Communities' dissimilarity matrix was obtained from dissimilarity analyses (see "Diversity indexes" herein).

### Species and ecological data

We compiled a list of species occurring inside the selected protected areas. The list was based on previous studies carried out in the areas, new species descriptions and taxonomic reviews (**Table 2**). For each species, we gathered ecological data to be used in the beta diversity analysis, including vegetational formations use, reproductive mode, microhabitat use, and distribution extension.

Habitat use was classified into the structural habitat categories (grasslands, savannah, and forest). Species were classified into these categories according to their occurrence, so that a species could be classified as occurring in one, two or even three habitat types. Reproductive mode classification followed Haddad and Prado (2005). Reproductive modes classify species into approximately 41 types of reproduction that consider the ovum type and local of oviposition, tadpole feeding and development, and parental care, if any (Malagoli et al., 2021). Microhabitat was divided into calling microhabitat and oviposition microhabitat. Microhabitats were based on literature descriptions and were gathered into comprehensive categories due to the difficulty of finding accurate descriptions of the microhabitats for every species. Distribution extension concerned about the species occurrence in other biomes adjacent to the Cerrado.

## Diversity indexes

Beta diversity indexes were based on Jaccard dissimilarity index (Tuomisto, 2010; Gergócs and Hufnagel, 2015; Carvalho et al. 2021) and on Podani and Schmera (2011) similarity index. The dissimilarity index accounts for species or traits turnover and richness difference. The similarity index accounts for nestedness and richness similarity. Analyses were adapted from the script provided by Legendre (2014).

Analyses were based on presence-absence matrixes for taxonomic and phylogenetic beta diversities and presence-absence and frequency matrixes for functional beta diversity. We compared the community's composition of the three habitats, by pairs, for each protected area selected and for all combined.

For the phylogenetic beta diversity, we used a presence-absence matrix for dissimilarity analysis and generated trees. We ran the analysis using the phylo.beta.pair function of Betapart package (Baselga et al., 2021), in RStudio. We cropped a phylogenetic tree for each area and for all areas combined from the tree presented by Jetz and Pyron (2018). The trees were manipulated in RStudio, using ape (Paradis et al., 2022), phytools (Revell, 2022) and geiger packages (Pennell et al., 2014). Species that were not included in Jetz and Pyron original tree were manually inserted according to the latest phylogenetic review. The species included were *Vitreorana franciscana* Santana et al., 2015 (see species description for phylogeny), *Crossodactylus franciscanus* Pimenta et al., 2015 (see species description for phylogeny), *Pseudopaludicola matuta* Andrade et al., 2018 (Andrade et al., 2020), *Odontophrynus juquinha* Rocha et al., 2017, and *Proceratophrys salvatori* (Caramaschi, 1996) (Magalhães et al., 2020), and *Scinax rupestris* Araujo-Vieira et al., 2015 (see species description for phylogeny).

For each diversity index we made a triangular plot, SDR-Simplex. Each plot comprises the similarity and both dissimilarities components or the dissimilarity and both similarities components, summing 100% of the community's composition (Podani and Schmera, 2011).

## Local contribution to beta diversity

We identified the most important habitat to the taxonomic, functional and phylogenetic diversity in each area and in all areas combined. We calculated the local

contribution to beta diversity (LCBD) following Legendre (2014). The analysis was conducted in RStudio.

## RESULTS

For all eight areas together, we listed 115 species, belonging to 13 families and presenting 16 reproductive modes. Microhabitats were grouped into 26 categories of use, of which, 18 occur as calling microhabitat and 17 as oviposition microhabitat (**Table 3**).

The selected protected areas sum up to 9,991 Km<sup>2</sup>, with 8,843 Km<sup>2</sup> (88,51%) covered by the three natural habitats of interest (**Table 4**). The remaining 11,49% are covered mainly by water bodies and anthropogenic areas, such as pasturelands and urban areas. The three formations are not evenly distributed. Grasslands are the main landscape component, occupying 4,213 Km<sup>2</sup> (42,17%) of the total area. The second dominant vegetal formation is savannah, which comprises 4,056 Km<sup>2</sup> (40,60%) of the total area. Forest formation occupies only 537 Km<sup>2</sup> (5,74%) of the total area.

Beta diversity analyses between protected areas showed dissimilarity values ranging from 36% to 92% between pairs of localities (**Fig. 2a**). The most similar pair is Parna da Chapada dos Veadeiros and APA Gama e Cabeça de Veados, whereas the most dissimilar is ESEC Uruiçuí-Una and Parna da Serra da Canastra. Most pairs (18 of 28) ranged from 70% to 89% of dissimilarity. Spatial correlation analyses for geographic distance showed a considerably high correlation between protected areas ( $r = 0.5941$ ;  $p = 0.027$ ).

### Taxonomic and Phylogenetic beta diversity

Considering the species of all the protected areas (115 species), 94 occur on grasslands, 67 on savannah formations and 66 on forest formation (**Table 2**). Of those, 18 (15% of total species and 19% of grasslands formation species) occur only on grasslands formations and 17 (14% of total species and 25% of forest formation species) occur only on forest formation.

Taxonomic beta diversity analyses showed higher dissimilarity between grasslands and forest (hereafter GF, in which C stands for “campestre”, grasslands formations in Portuguese; 60.86%), and savannah and forest (hereafter SF; 62.88%). Dissimilarity principal component, in both cases, is species turnover (**Fig. 2b**).

Grasslands and savannah (hereafter CS) are the least dissimilar (35.71%), and present richness difference as principal component of dissimilarity. The similarity principal component between GF and GS is nestedness, and between SF is richness similarity.

Phylogenetic beta diversity shows greater dissimilarity between SF (48%), followed by GF (43%) and GS (31%). The principal component of dissimilarity for the first two is species turnover, and for the last one is richness difference (**Fig. 2c**), similar to what happens with taxonomic diversity.

## Functional beta diversity

### Reproductive modes

We found that species occurring in the three habitats presented 16 reproductive modes. Grasslands vegetation formation is the richest, with 15 reproductive modes, followed by savannah formation with 13 and forest formation with 11. Grasslands formation and forest formation each have one reproductive mode that doesn't occur on other formations.

Dissimilarity is higher between SF (40.00%) and GF (37.50%). GS presents the lowest dissimilarity value (13.33%). Beta diversity principal component for GF and GS is richness difference and for SF is turnover (**Fig. 2d**). Both savannah and forest reproductive mode composition are nested in grasslands vegetation composition. Beta diversity analysis based on frequency shows higher dissimilarity between GF (42.72%) and GS (28.43%) and lower dissimilarity between SF (36.36%) compared with binary analysis. Richness difference gets more contrasting between GS and less contrasting between SF.

When considering reproductive mode frequency for all three formations, the most common are mode 1 and mode 2, which are the most widespread in anurans. For grasslands formations, modes 11 and 30 are the following most common, each with nine species. For savannah formations, the same reproductive modes are the following richer modes, with seven and eight species respectively. For forest formations, the following richer modes are 4 and 11, with six and five species respectively.

### Calling microhabitat

There are 18 calling microhabitats that are used on all the protected areas. 17 of them are on grasslands formations, 15 on savannah formations, and 14 on forest formations. Grasslands formations have two exclusive microhabitat use, while forest formations have one and savannah formations have none.

Beta diversity analysis demonstrates higher dissimilarity between GF (27.77%), followed by SF (18.75%) and GS (11.76%). Between GS and GF dissimilarity is mostly explained by richness difference, while between SF the principal component is turnover (**Fig. 2e**). Frequency leads to a higher dissimilarity between all pairs, with GF (34.68%) and GS (27.57%) as the most different pairs and SF (25.98%) the least different. Principal component is similar to principal component of binary analysis.

### Oviposition microhabitat

Accounting for all protected areas, there are 17 oviposition microhabitats. Grasslands formations are the richest, with 15 oviposition microhabitats, while savannah and forest formations have the same richness (14 microhabitats). Forest presents two microhabitats that are not used in the other formations.

Dissimilarity is higher between SF (35.29%) and GF (29.41%), followed by GS (6.66%). On the first two the principal component of dissimilarity is turnover, while on the last one the dissimilarity is due only to richness difference (**Fig. 2f**). Beta diversity based on frequency increases dissimilarity between GF (44.71%) and GS (27.82%), on the other hand, dissimilarity between SF (32.63%) decreases. Principal component is similar to principal component of binary analysis.

### Local contribution to beta diversity

Local contribution to beta diversity indicates forest formations as the most important for beta diversity for all types of beta diversity analyzed. Forest formations contribute with an average of 48.29%, while grasslands and savannah formations share the remaining more evenly (25.76% and 25.94% respectively).

### Beta Diversity per protected area

#### Taxonomic and Phylogenetic beta diversity

Total species richness in each protected area varied from 21 (ESEC Uruçuí-Una) to 54 (PARNA da Chapada dos Veadeiros). Grasslands formations are the

richest type in most protected areas, except for PARNA da Serra da Canastra (forest formation) and PARNA Grande Sertão Veredas (grasslands and savannah formation with equal richness). In accordance with taxonomic beta diversity analysis for all areas together, beta diversity per area demonstrates GS as the most similar pair. Only PARNA da Chapada dos Veadeiros, PES de Paracatu and PARNA Grande Sertão Veredas differ as to the most dissimilar pair, which presents GF as the most dissimilar pair while all others present SF.

Considering each protected area for phylogenetic beta diversity, GS is the most similar in all cases. Although SF present the highest dissimilarity considering all areas together, when considered separately, GF present higher dissimilarity in most cases (in APA Gama e Cabeça de Veado, PARNA das Emas, PARNA da Chapada dos Veadeiros, PARNA Grande Sertão Veredas and PES de Paracatu).

### **Functional beta diversity**

Reproductive modes richness varied from six (ESEC Uruçuí-Una) to 14 (PARNA da Chapada dos Veadeiros). Despite being the poorest vegetational type in most of the protected areas, forest formation presents more exclusive reproductive modes than the other formations. GS is the most similar pair, presenting 100% of similarity in two occasions (PES de Paracatu and ESEC Uruçuí-Una). Only two areas (PARNA da Serra do Cipó and PARNA da Serra da Canastra) present the same pattern of dissimilarity of the reproductive mode beta diversity that considers all areas together, which is higher dissimilarity between SF followed by GF.

Calling microhabitat richness varied from nine (ESEC Uruçuí-Una) to 16 (PARNA da Serra do Cipó). In most cases grasslands formations are the richest, followed by savannah and forest formations. Only three areas (PARNA da Chapada dos Veadeiros, PARNA das Emas and PARNA da Serra do Cipó) present the same pattern of calling microhabitat beta diversity of combined areas, with higher dissimilarity of GF followed by SF and CS. The other areas present either SF as the highest dissimilarity (PES de Paracatu) or same dissimilarity value between SF and GF (APA Gama e Cabeça de Veado, ESEC Uruçuí-Una and PARNA Grande Sertão Veredas).

Oviposition microhabitat richness varied from nine (ESEC Uruçuí-Una, PARNA das Emas, PARNA da Serra da Canastra and PARNA Grande Sertão Veredas) to 16

(APA Gama e Cabeça de Veado). In most cases grasslands formations are the richest, followed by savannah formations and forest formations. Oviposition microhabitat is the only diversity dimension analyzed that show GF as the most similar pair, which occurs in PARNA das Emas and PARNA da Serra do Cipó. Most areas present equal dissimilarity between SF and GF (APA Gama e Cabeça de Veado, PARNA da Chapada dos veadeiros, PES de Paracatu and ESEC Uruçui-Una). Most and least dissimilar pairs varied widely.

### **Local contribution to beta diversity**

Separate analysis of local contribution to beta diversity for each protected area shows a pattern of vegetational formations contribution similar to the analysis of all areas together, which is a higher contribution of forest formation to all five beta diversities. Only PARNA da Serra do Cipó and PARNA das Emas showed different results. PARNA da Serra do Cipó presents grasslands vegetational formations as the most important contribution to oviposition microhabitat beta diversity. For the same beta diversity, PARNA das Emas presents both open vegetational formations as the most important. In addition, PARNA das Emas shows grasslands vegetational formations with higher value of contribution to reproductive mode beta diversity.

### **Land coverage**

Protected areas ranged from 63 Km<sup>2</sup> (PES de Paracatu) up to 2405 Km<sup>2</sup> (PARNA da Chapada dos Veadeiros). Six areas have more than 90% of its extension covered by the three vegetational formations. The other two areas have 61.01% (PARNA da Serra da Canastra) and 66.27% (APA Gama e Cabeça de Veado) covered by the main formations and the major remaining area is covered by pastureland and urban areas respectively. In all protected areas forest formation has the smallest extension proportion, varying from 2.01% to 14.48%. Grasslands and savannah occur as the major formations type at four protected areas each.

## **DISCUSSION**

### **Taxonomic and Phylogentic beta diversity**

Spatial correlation analysis show that closer protected areas tend to have more similar species composition. This result is also shown for beta diversity analysis, which

indicates higher similarity values for protected areas that are geographically closer, such as, Parna da Chapada dos Veadeiros and APA Gama e Cabeça de Veados and APA Gama e Cabeça de Veados and PES de Paracatu. This suggests that prioritizing new protected areas far from the ones that are already established may improve protected areas unicity. Although conservation efforts are usually directed to species level, preserving communities' diversity is an essential factor that ensures its functioning and maintenance (Mendonça and Arita, 2014; Márquez et al., 2017; Warren, 2019).

Taxonomic beta diversity analysis, for protected areas individually and combined, indicate grasslands and savannah as the most similar vegetational formations, with savannah communities generally nested in grasslands communities. On the other hand, both formations, when compared to forests, show higher dissimilarity values, mainly characterized by species turnover. This is especially true for SF, which have very similar species richness and differ mostly due to the communities' compositions. Open vegetation formations are richer than forest formations, as found for other localities (Thomé et al., 2021).

Community composition, especially considering grasslands and savannah communities together, may indicate species preference regarding the environment offered by the vegetational formations. Among the 115 species surveyed, 43 are Cerrado endemic, out of which 24 occur only on grasslands, savannas or both. From the remaining species, seven occur only on forest formations, and 12 don't show any habitat preference, occurring in both open and forest formations. This indicates endemic species specialization to occur on more open and savannic habitats (da Silva and Bates, 2002; Nogueira et al., 2011).

Non-endemic species that occur on forest biomes are more frequent on forest habitats within the Cerrado biome, or at least on both open and forest formation. As suggested by Valdujo (2011), there is a tendency of species within forest lineages to maintain forest habitat preferences on biomes with open vegetation predominance. This means that species with distributional range on the Cerrado and Forest biomes, are more likely to occupy forest habitat on the Cerrado (Valdujo, 2011). On the other hand, non-endemic species that occur on other open vegetation biomes, such as Caatinga, are likely associated to open formations on Cerrado (Caramaschi and Jim, 1983; Napoli and Caramaschi, 2000; Silva et al., 2011). Most species with wide

distributional range didn't show any habitat preference and usually occupy both open and forest formations.

Habitat influence on communities' composition and richness have been shown on many studies, for large scale (Silva et al., 2005; Valdujo et al 2012), such as biomes, and small scales (Silva et al., 2011; Martins et al., 2022), such as on habitat gradients. Environmental gradients are one of the main factors contributing to species turnover and richness difference (Jankowski et al., 2009), especially vegetation coverage (Giaretta et al., 2008). On most cases there is a positive correlation, with vegetation coverage increase leading to higher species richness, in agreement with the habitat heterogeneity theory that postulates that forest environments are usually richer due to higher microhabitat availability (Xavier and Napoli, 2011). On the other hand, some studies suggest that while forest formations present high vertical heterogeneity, open formations have high horizontal heterogeneity (Thomé et al., 2021), which would result in higher species richness in this environment. Herein, we observe species richness decreasing from forest to grasslands formations, with grasslands formations presenting higher species richness and endemicity despite its lower vegetational coverage.

When we compare taxonomic ( $T\beta$ ) and phylogenetic beta diversity ( $P\beta$ ) for all Protected Areas combined, dissimilarity values are higher in  $T\beta$ , specially for GF and SF. This may suggest that although species may be habitat specialists, lineages probably aren't. This goes against what Valdujo (2011) suggests, showing that lineages habitat preference isn't always a conserved character, although some genus does show habitat preference maintenance, such as *Hylodes* and *Vitreorana*, which are forest specialists (Eterovick et al., 2020). Thus, phylogenetic beta diversity would be more accurate with a sample that comprises more species within the lineages, which could not be done here, as species are limited to those that occur on the protected areas of interest, leading to a low representation of some lineages. In addition, habitat preference studies comprising all Cerrado's phytobiognomies and phylogenetic signal can help to elucidate lineages association to habitat vegetational formations (Flynn et al., 2011). Unfortunately, species habitat use based on phytobiognomies are rare and most literature use major vegetation formations categories (grasslands, savannah and forest formations).

For protected areas analyzed separately  $T\beta$  also shows higher dissimilarity values than  $P\beta$ . Comparing all three functional beta diversities ( $F\beta$ ) and  $P\beta$ ,  $P\beta$  shows

higher dissimilarity in most cases, indicating that P $\beta$  isn't always a good surrogate for others beta diversity, as shown on other studies (Flynn et al., 2011; Leão-Pires et al., 2018). Lower phylogenetic beta diversity than taxonomic beta diversity can be explained by lineages maintenance between vegetational formations with higher speciation within formations. Nevertheless, phylogenetic beta diversity is an important diversity aspect when comparing communities because it links evolutionary history of lineages and communities with diversity, helping to elucidate what factors generated and maintain current diversity patterns (Swenson, 2011).

Considering an overview of all beta diversities, there is a general concordance between taxonomic, functional and phylogenetic beta diversity. GS is on most cases the most similar pair, followed by GF and SF. Nonetheless, taking into consideration beta diversity components (turnover and richness difference), variation between beta diversities is even more clear once each component has a different weight for each beta diversity component. This means that, although beta diversity patterns are similar, factors that generate those patterns are not. Moreover, beta diversity principal component brings even more information about environmental and ecological process influencing diversity patterns (Buckley and Jetz, 2008; Valdujo et al., 2013). Thus, combining beta diversities in a unified perspective is an essential tool to fully understand diversity patterns and causes (Cardoso et al., 2014; Chao et al., 2014). In a conservation perspective this is clearer, especially considering that conserving is not only conserving species but also its interspecific relations, evolutive histories and ecological and ecosystemic roles (Faith et al., 2010).

### Functional beta diversity

Reproductive modes (RM) that occur in savanna and forest formations are nested in grasslands diversity. Grasslands present 15 out of 16 of the reproductive modes, resulting in high richness difference between GS and GF. When comparing forest and savannah (SF) formations there is more reproductive mode turnover, and lower richness difference. Although forest formations present lower richness, they present more exclusive reproductive modes.

Areas that presented higher richness of species in grasslands formations also showed higher richness of reproductive modes in the same vegetational formation. Due to high conservatism of reproductive modes in the phylogeny, taxonomic and phylogenetic diversity may lead to high functional reproductive mode diversity (Gomez-

Mestre et al., 2012). This leads to a relation between these two diversities, taxonomic beta diversity and functional (reproductive mode) beta diversity, in which, in turn, can be mutually used as a surrogate of each other. Habitat heterogeneity can also contribute to higher reproductive mode richness, due to higher microhabitat availability (Kopp et al., 2010). Thus, different factors can affect functional diversity, such as phylogeny, ecology and both biotic and abiotic factors.

Some reproductive modes are restricted to a certain type of habitat, due to their relation to environmental characteristics (Kopp et al., 2010). Reproductive mode 19 is restricted to grasslands formations, while RM 24, 29, 31 and 32 are restricted to open vegetation formations (savannas and grasslands), whereas RM 5 is restricted to forest formations. Among these, some reproductive modes (29, 31 and 32) are modes with eggs on foam nest. Foam nests can maintain internal temperature and humidity despite of environmental variation (Pereira et al., 2017). They are therefore effective reproductive modes on habitats that have wide thermal variations and lower humidity, such as grasslands and savannas (Prado et al., 2005). Considering reproductive mode frequency in each vegetational formation, the same tend to occur. Grasslands and savannas have higher richness of some reproductive modes with foam nest (RM 11 and 30), implying on open formations species having more specialized reproductive modes. The same happens for forest formations, which show a higher frequency of reproductive modes adapted to higher humidity, such as RM 23 (direct development) (da Silva et al., 2012).

Grasslands formations show greater richness of calling and oviposition microhabitat, for both binary and frequency data. Although we measured microhabitat use based on literature description and species presence on the vegetational formation within the protected area, this shows a tendency that goes against the habitat heterogeneity theory that says that forest habitat has more microhabitat availability (Martins et al., 2022). This is reinforced by the fact that we found forested habitats having only one exclusive microhabitat use while grasslands habitats have two.

Exposed roots are used only as calling microhabitat on forest formations where they can be more easily found, due to higher availability on habitats with vegetation composed mostly by trees (Bueno et al, 2018). On grasslands formations, buried, usually on sandy soils, and perched on murundus are exclusive calling microhabitats. Sandbanks are frequently found on grasslands formations, usually near watercourse, due to soil composition, facilitating its use as calling microhabitat for species that call

buried (Eterovick and Sazima, 1998). Murundus are a characteristic microhabitat of open formations (“Campo de murundu”) and are formed by small elevations covered by vegetation (Ribeiro and Walter, 1998; Toledo et al., 2010). As for vegetation type, we found higher frequency of microhabitats more characteristic of each formation. Shrubby vegetation is the most used vegetation type on savannas, where it is the principal component of vegetation structure (Ribeiro and Walter, 1998). Herbaceous vegetation shows higher frequency of use on grasslands habitats, due to higher availability on this formation (Ribeiro and Walter, 1998). Arboreal vegetation is mostly used as calling perch on forest formations. However, as oviposition microhabitat arboreal vegetation is only used on grasslands and savanna formations.

Vegetational structure can influence functional diversity through calling and oviposition microhabitat availability. Abundance data reinforces that open formations are more heterogeneous once they present more microhabitats with lesser abundance each, while forest formations have fewer microhabitats with greater frequency of use. This indicates that open formations, mainly grasslands formations, are more heterogeneous and have higher microhabitat availability. Not only microhabitat amount but also microhabitat quality can act on microhabitat use choice (Röhr and Juncá, 2013; Leão-Pires et al., 2018). Open formations have shown greater habitat quality (Andrade et al., 2004; Leão-Pires et al., 2018), leading to higher diversity on this type of formations.

Microhabitat use by anurans is influenced by a wide range of factors. Among them, phylogeny, ecology, and microhabitat availability are the main ones (Eterovick et al., 2010). Morphology and reproductive mode are influenced by the species phylogeny. For example, the presence of toe pads and patterns of tadpole development, which can directly influence microhabitat use (Lima and Eterovick, 2013; Pereira et al., 2017)). Ecology aspects, such as reproductive season, thermal tolerance and calling structure influence microhabitat choice (Eterovick and Sazima, 2000). Microhabitat availability can act in two ways. The first way is by filtering species occurrence when they require specific resources that are scarce or absent in the habitat (Meynard et al., 2011). The second is by providing microhabitat choice opportunity and lower competition between species (Vasconcelos and Rossa-Feres, 2008).

### **Local contribution to beta diversity (LCBD)**

Local contribution analysis indicates forest formation as the most important component to beta diversity in most cases. Grasslands and savannah formations show the highest values of similarity, while both compared to forest formation show lower values. Forest formation differs from the other two mostly due to trait turnover. Although forest communities present unique species, reproductive modes and microhabitat use, open vegetation and savannah communities represent most of the total diversity, because of the higher trait richness in these formations. This means that if all forest areas were lost, beta diversity would decrease significantly, but not total diversity. Forest formations are, on most analyzed cases herein, nested in the other formations. In other words, forest communities are subsets of open vegetation and savannah communities but harbor relevant species locally.

Some authors have been using LCDB as an indicative of area importance, this is, the area which contributes most to beta diversity is the most diverse one and requires more urgent protection actions (Andrade et al., 2004; Vasconcelos et al., 2018). Although it can be the case in many situations (Oda et al., 2017; Araujo et al., 2020), results and data must be carefully analyzed. LCDB analysis indicates only which area contributes more to the diversity between the areas, even if it is a result of character loss (Legendre and Cáceres, 2013; Legendre, 2014). As shown here, even when forest formations are the poorest and with fewer unique characters, these areas were selected as having the highest LCDB value. Although in this cases forest formation is responsible for most beta diversity, it can't be considered the most important formation for total diversity in Cerrado landscape.

### **Land coverage**

Comparing all protected areas summed and Cerrado biome, vegetational formations proportion does not agree. For the Cerrado biome savannas cover the major extension (58%), followed by forests (28%) and grasslands (14%). On the other hand, for all protected areas summed, grasslands cover the major extension (48%), followed by savannas (46%) and forests (6%).

Savannah formations are the major formations on the Cerrado, but inside the analyzed protected areas it is the second largest one. Although its contribution in extension, savannah formations contribution to trait diversity is lower, usually being a subset of grasslands formations. Despite being the formation with less coverage extension in the biome, grasslands is the richest formation, and contributes with 81%

of species richness on the study areas herein. This implies a bigger need to protect this group of formations. In general, protecting a grasslands area would lead to the protection of more species than the protection of the same extension of area in another vegetational formation. However, part of grasslands species is more common and generalist, likely occurring on other formations. On the other hand, forest formations, which present lower richness, also present higher unicity, having species that occurs only on these formations. Thus, these formations have a unique value for conservation. When considering all three types of formations there is considerably high beta diversity. This implies that conserving even a small amount of area that comprises all three vegetational formations will lead to conservation of a high diversity and beta diversity (Jankowski et al., 2020).

Nowadays, agriculture expansion is a major threat to the Cerrado (Strassburg, 2017). Areas available for conservation are shrinking due to land conversion, water systems modification and pesticide use (Fisher and Lindenmayer, 2007; Hopkins, 2007; Hunke et al., 2014). In the Cerrado biome, grasslands formations are generally more targeted for crops and cattle farming because of the facility of access and conversion (Rosatti et al, 2015; Brum et al, 2019). Once these formations are less representative in the biome, they should receive special attention during conservation planning (Batalha et al, 2010). Cerrado's forest formations are usually associated with water courses. Although Brazilian Forest Code states that water courses and associated vegetation components are permanent protected areas, these areas are also targeted for many types of activities, which culminates in forests degradation in the Cerrado and in the non-protection of species associated and limited to these formations (Jankowski et al., 2020).

## **Conservation**

Current studies have been showing the importance of basing conservation decisions on different beta diversity dimensions (Ouch-Melo et al., 2018). This is because different dimensions of the diversity can respond in different ways to the same factor (da Silva et al., 2012), leading to a complex relation between diversities and both evolutionary and ecological factors. Therefore, taxonomic, functional, and phylogenetic diversities can be seen as complementary aspects. Although in some cases only one or two dimensions can be accessed, and can be used as surrogates for each other, the ideal is to access all three. Only then, we can estimate the real value of each

diversity dimension for conservation meanings (Ouch-Melo et al., 2018). Based on this approach, it is possible to select conservation areas that act in a complementary way.

Although taxonomic and phylogenetic based conservation approaches are widely used (Mendonza and Arita, 2014; Tucker et al., 2017; Warren, 2019), functional based conservation has only lately been seen as a valid approach. Taxonomic richness is already seen as fundamental to diversity, but functional richness and diversity is essential to ecosystemic functioning (Schuldt et al., 2014). Furthermore, just as we can notice some differences between taxonomic, phylogenetic, and functional diversities, we can observe differences between different ecological traits and their relation to the environment (Ouch-Melo et al., 2018). Thus, many studies have highlighted the importance of using functional beta diversity for selecting species and areas for conservation (Schuldt et al., 2014; Villacampa et al., 2019; Lourenço-de-Moraes et al., 2020).

Herein, we found high beta diversity between Cerrado vegetational formations for all three analyzed beta diversities. More and more studies have shown that open Cerrado formations are rich and diverse and try to elucidate the relationship between the history of Cerrado formation and the evolution of its amphibian diversity (Valdujo et al., 2013; Thomé et al., 2021). Thus, studying beta diversity between Cerrado vegetational formations is of extreme importance for understanding anuran species distribution and its relationship with each vegetational formation type. Future studies should aim to comprise more areas and more species to better understand how the Cerrado anuran species relate to the enormous vegetational diversity of the biome.

Although grasslands formations show higher trait (species, reproductive mode and microhabitat use) richness, forest formation show many exclusive traits. This indicates that the Cerrado anurofauna can only be fulfilled considering both open and forest formations. Targeting only one type of formation will render low beta diversity, and this can be reflected on low conservation of ecosystems processes. Conserving all dimension of diversity (taxonomic, phylogenetic and functional) is the key to maintain biodiversity itself.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the Programa de Pós graduação em Zoologia da Universidade de Brasília (PPGZoo – UnB). We thank CAPES for the fellowships.

## REFERENCES

- Andrade E.B., Leite J.R.S.A., Weber L.N. 2004. Composition, phenology and habitat use of anurans in Cerrado remnant in northeastern Brazil. *Herpetologica Conservation and Biology* 14(2):546–559
- Andrade F.S., Haga I.A., Lyra M.L., Carvalho T.R., Haddad C.F.B., Giaretta A.A., Toledo L.F. 2018. A new species of *Pseudopaludicola* (Anura, *Leptodactylidae*, *Leiuperinae*) from state of Minas Gerais, Brazil. *European Jornal of Taxonomy* 480:1–25. doi:10.5852/ejt.2018.480
- Andrade F.S., Haga I.A., Lyra M.L., Gazoni T., Zaracho V., Haddad C.F.B., Toledo L.F., Giaretta A.A. 2020. Geographic distribution of *Pseudopaludicola boliviana* and congeneric long-legged species (Anura: Leiuperinae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 57(1):66–82. doi:10.1080/01650521.2020.1814619
- Araújo K.C., Andrade E.B., Brasileiro A.C., Benício R.A., Sena F.P., Silva R.A., Santos A.J.S., Costa C.A., Ávila R.W. 2020. Anurans of Sete Cidades National Park, Piauí state, northeastern Brazil. *Biota Neotropica* 20(4): e20201061. doi:10.1590/1676-0611-bn-2020-1061
- Araujo-Vieira K., Brandão R.A., Faria D.C.C. 2015. A new species of Rock-Dwelling *Scinax* Wagler (Anura: Hylidae) from Chapada dos Veadeiros, central Brazil. *Zootaxa* 3915(1):52–66. doi:10.11646/zootaxa.3915.1.2
- Azevedo J.A.R., Valdujo P.H., Nogueira C.C. 2016 Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: Coincident endemism pattern in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography* 43:2454–2465. doi:10.1111/jbi.12803
- Baselga A., Orme D., Villeger S., De Bortoli J., Leprieur F., Logez M. 2022. Betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.6. Accessible at <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>. Accessed: 17 September 2021
- Batalha M.A., Cianciaruso M.V., Motta-Junior J.C. 2010. Consequences of simulated loss of open cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza & Conservação* 8(1):1–5. doi:10.4322/natcon.00801005
- Batista S.F., Sawaya R.J., Marques O.A.V. 2021. The role of spatial heterogeneity in diversity of squamate reptiles in the Atlantic Forest highland of southeastern Brazil. *An Acad Bras Cien* 93(4): e20191522. doi:10.1590/0001-3765202120191522
- Brasil. Lei nº 12.651. Código Florestal Brasileiro. Accessible at [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm). Accessed: 01 May 2022
- Brandão R.A., Françoso R.D., Machado T.H., Santos N.J. 2020. História Natural do Sertão da Trijunção do Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste do Brasil. Perse, Brasília

Brandão R.A., Zanatta M.R.V., de Souza E.D.N. 2021. Biodiversity as a complex clockwork/A biodiversidade como uma engrenagem complexa/La biodiversidad como un engranaje complejo. *Heringeriana* 15(1):1–16. doi:10.17648/heringeriana.v15i1.917957

Brum F.T., Pressey R.L., Bini L.M., Loyola R. 2019. Forecasting conservation impact to pinpoint spatial priorities in the Brazilian Cerrado. *Biological Conservation* 240:108284. doi:10.1016/j.biocon.2019.108283

Buckley L.B., Jetz W. 2008. Linking global turnover of species and environments. *PNAS* 105(48):17836–17841. doi:10.1073/pnas.0803524105

Bueno M.L., Dexter K.G., Pennington R.T., Pontara V., Neves D.M., Ratter J.A., Oliveira-Filho A.T. 2018. The environmental triangle of the Cerrado domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. *Journal of Ecology* 106(5):2109–2120. doi:10.1111/1365-2745.12969

Caramaschi U., Jim J. 1983. Uma nova espécie de *Hyla* do grupo *marmorata* do nordeste brasileiro (Amphibia, Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 43(2):195–198.

Cardoso P., Rigal F., Carvalho J.C., Fortelius M., Borges P.A.V., Podani J., Schmera D. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography* 41(4):749–761. doi:10.1111/jbi.12239

Carvalho W.D., Mustin K., Farneda F.Z., Castro I.J., Hilário R.R., Martins A.C.M., Miguel J.D., Xavier B.S., Toledo J.J. 2021. Taxonomic, functional and phylogenetic bat diversity decrease from more to less complex natural habitat in the Amazon. *Community Ecology* 197:223–239. doi:10.1007/s00442-021-05009-3

Chao A., Chiu C.H., Jost L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity/differentiation measures through hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic* 45:297–324. doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540

Coutinho L.M. 2006. O conceito de bioma. *Acta Botanica Brasilica* 20(1):13–23. doi:10.1590/s0102-33062006000100002

Da Silva J.M.C., Bates J.M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South America Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52(3):225–233. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0225:bpacit]2.0.co;2

Da Silva F.R., Almeida-Neto M., Prado V.H.M., Haddad C.F.B., Rossa-Feres D.C. 2012. Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 39:1720–1732. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02726.x

Dal-Vechio F., Recoder R., Rodrigues M.T., Zaher H. 2012. The herpetofauna of the Estação Ecológica de Uruçuí-Una, state of Piauí, Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia* 53(16):225–243. doi:0.1590/S0031-10492013001600001

Eterovick P.C., Sazima I. 1998. New species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from Southeastern Brazil. *Copeia* 1:159–164. doi:10.2307/1447712

Eterovick P.C., Sazima I. 2000. Structure of anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: Effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* 21:439-461. doi:10.1163/156853800300059331

Eterovick P.C., Rievers C.R., Kopp K., Wachlevski M., Franco B.P., Dias C.J., Barata I.M., Ferreira A.D.M., Afonso L.G. 2010. Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology* 24:1–24. doi:10.1007/s10682-008-9286-9

Eterovick P.C., Souza A.M., Sazima I., 2020. Anfíbios anuros da Serra do Cipó. Belo Horizonte

Faith D.P., Magallón S., Hendry A.P., Conti E., Yahara T., Donoghue M.J. 2010. Ecosystem services: An evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2:66–74. doi:10.1016/j.cosust.2010.04.002

Fenker J., Domingos F.M.C.B., Tedeschi L.G., Rosauer D.F., Werneck F.P., Colli G.R., Ledo R.M.D., Fonseca E.M., Garda A.A., Tucker D., Sites J.W., Breitman M.F., Soares F., Giugliano L.G., Moritz C. 2020. Evolutionary history of Neotropical savannas geographically concentrates species, phylogenetic and functional diversity of lizards. *Journal of Biogeography* 45(5):1–13. doi: 10.1111/jbi.13800

Fischer J., Lindenmayer D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280. doi:10.1111/j.1466–8238.2007.00287

Flynn D.F.B., Mirochnick N., Jain M., Palmer M.I., Naeem S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology* 92(8):1573–1581. doi:10.1890/10-1245.1

Frost D. 2020. Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.1 (25 January 2020). Accessible at: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>. Accessed: 29 July 2020

Gainsbury A.M., Colli G.R. 2019. Phylogenetic community structure as an ecological indicator of anthropogenic disturbance for endemic lizards in a biodiversity hotspot. *Ecological Indicators* 103:766–773. doi:10.1016/j.ecolind.2019.03.008

Gergó V., Hufnagel L. 2015. Global patterns of oribatid mites (Acari: *Oribatida*) revealed by fractions of beta diversity and multivariate analysis. *International Journal of Acarology* 41(7):574–583. doi:10.1080/01647954.2015.1084044

Giaretta A.A., Menin M., Facure K.G., Kokubum M.N.C., De Oliveira Filho J.C. 2008. Species richness, relative abundance, and habitat of reproduction of terrestrial frogs in the Triângulo Mineiro region, Cerrado Biome, southeastern Brazil. *Iheringia Série Zoologia* 98(2):181–188. doi:0.1590/S0073-47212008000200002

Gomez-Mestre I., Pyron R.A., Wiens J.J. 2012. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution* 66(12):3687–3700. doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01715.x

Graham C.H., Fine P.V.A. 2008. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11(12):1265–1277. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x

Haddad C.F.B., Prado C.P.A. 2005. Reproductive mode in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. BioScience 55(3):207–217. doi:10.1641/0006-3568(2005)055[0207:rmifat]2.0.co;2

Hocking D.J., Babbitt K.J. 2014. Amphibian contributions to ecosystem services. Herpetological Conservation and Biology 9(1):1–17

Hopkins W.A. 2007. Amphibians as models for studying environmental change. ILAR Journal 48(3):270–277. doi:10.1093/ilar.48.3.270

Hunke P., Mueller E.N., Schröder B., Zeilhofer P. 2014. The Brazilian Cerrado: Assessment of water and soil degradation in catchments under intensive agricultural use. Ecohydrology 8(6):1154–1180. doi:10.1002/eco.1573

Jankowski J.E., Ciecka A.L., Meye N.Y., Rabenold K.N. 2009. Beta diversity along environmental gradients: Implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. Journal of Animal Ecology 78(2):315–327. doi:10.1111.j.1365-2656.2008.01487.x

Jetz W., Pyron R.A. 2018. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. Natural Ecology and Evolution 2(5):850–858. doi:10.1038/s41559-018-0515-5

Klink C.A., Machado R.B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. Megadiversidade 1(1):147–155.

Kopp K., Singorelli L. Bastos R.P. 2010. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, estado de Goiás, Brasil. Iheringia Série Zoologia 100(3):192–200. doi:10.1590/s0073-47212010000300002

Leão-Pires T.A., Luiz A.M., Sawaya R.J. 2018. The distinct role of space and environment in structuring functional, taxonomic and phylogenetic beta diversity of frogs in the Atlantic Forest. PlosOne 13(4):e0196066. doi:10.1371/journal.pone.0196066

Legendre P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. Macroecological methods 23:1324-1334. doi:10.1111/geb.12207

Legendre P., De Cáceres M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. Ecology Letters 16(8):951–963. doi:10.1111/ele.12141

Lima N.G.S., Eterovick P.C. 2013. Natural history of *Ameerega flavopicta* (Dendrobatidae) on an Island formed by Três Marias hydroelectric Reservoir in Southeastern Brazil. Journal of Herpetology 47(3):480–488. doi:10.1670/11-218

Loebmann D.G.S.W. 2008. Classificação fitofisionômica do cerrado no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO, com aplicação de uma análise combinatória com filtros de imagem TM Landsat. Master's degree, Universidade de Brasília, Brazil.

Lourenço-de-Moraes R., Campos F.S., Ferreira R.B., Solé M., Beard K.H., Bastos R.P. 2019. Back to the future: Conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. Biodiversity and Conservation 28(5):1049–1073. doi:10.1007/s10531-019-01706-x

Lourenço-de-Moraes R., Campos F.S., Ferreira R.B., Solé M., Beard K.H., Solé M., Llorente G.A., Bastos R.P. 2020. Functional traits explain amphibian distribution in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 47:275–287. doi:10.1111/jbi.13727

Magalhães F.M. Lyra M.L., Carvalho T.R., Baldo D., Brusquetti F., Burella P., Colli G.R., Gehara M.C., Giaretta A.A., Haddad C.F.B., Langone J.A., López J.A., Napoli M.F., Santana D.J., Sá R.O., Garda A. 2020. Taxonomic review of South American butter frogs: Phylogeny, geographic patterns, and species delimitation in the *Leptodactylus latrans* species group (Anura: Leptodactylidae). *Herpetological Monographs* 34:131–177. doi:10.1655/0733-1347-31.4.131

Malagoli L.R., Pezzuti T.L., Nag D.L., Faivovich J., Lyra M.L., Giovanelli J.G.R., Garcia P.C.A., Sawaya R.J., Haddad C.F.B. 2021. A new reproductive mode in anurans: Natural history of *Bokermannohyla astartea* (Anura: Hylidae) with the description of its tadpole and vocal repertoire. *PLoS ONE* 16(2): e0246401. doi:10.1371/journal.pone.0246401

MapBiomass Amazon Project Collection 6.0 of annual land use maps. Accessible at <https://mapbiomas.org/>. Accessed: 09 February 2022

Márquez J.R.G., Krueger T., Páez C.A., Ruiz-Agudelo C.A., Bejarano P., Muto T., Arjona F. 2017. Effectiveness of conservation areas for protecting biodiversity and ecosystem services: a multicriteria approach. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* 13(1):1–13. doi:10.1080/21513732.2016.1200672

Martins A.C.M, Oliveira H.F.M., Zimbres B., Sá-Neto R.J., Marinho-filho J. 2022. Environmental heterogeneity and water availability shape the structure of phyllostomid bat assemblages (Mammalia: Chiroptera) in the northeastern Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 504:119863. doi:10.1016/j.foreco.2021.119863

Mendoza A.M., Arita H.T. 2014. Priority setting by sites and by species using rarity, richness and phylogenetic diversity: The case of neotropical glassfrogs (Anura: Centrolenidae). *Biodiversity and Conservation* 23(4):909–926. doi:10.1007/s10531-014-0642-5

Meynard C.N., Devictor V., Mouillot D., Thuiller W., Jiquet F., Mouquet N. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: How  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France?. *Global Ecology and Biogeography* 20(6):893–903. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x

Myers N., Mittmermeier R.A., Mittmermeier C.G. Fonseca G.A.B., Kent J. 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 468:853–858. doi:10.1038/468895a

Napoli M.F., Caramaschi U. 2000. Description and variation of a new Brazilian species of the *Hyla rubicundula* group (Anura, Hylidae). *Alytes* 17(3–4):165–184.

Nogueira C., Ribeiro S., Costa G.C., Colli G.R. 2011. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography* 38:1907–1922. doi:10.1177/1461452919850306

Noss R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Society of Conservation Biology* 4(4):355–364. doi:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x

Oda F.K., Ávila R.W., Drummond L.O., Santos D.L., Gambale P.G., Guerra V., Vieira R.R.S., Vasconcelos T.S., Bastos R.P., Nomura F. 2017. Reptile surveys reveal high species richness in areas recovering from mining activity in the Brazilian Cerrado. *Biologia* 72(10):1194–1210. doi:10.1515/biolog-2017-0174

Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet G.F., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wanger H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., Cáceres M., Durand S., Evangelista H.B.A., Fitzjohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M.O., Lahti L., McGlinn D., Ouellette M.H., Cunha E.R., Smith T., Stier A., Braak C.J.F.T., Weendon J. 2022. Vegan: Community Ecology Package. R Package version 2.6-2.

Oliveira S.R., Lima-Ribeiro M.S., de Souza A.O., dos Santos C.E., Silva K.V. Zórtea M. Guilherme F.A.G., de Melo F.R., Carneiro S.E.S., Vaz-Silva W., Morais A.R. 2019 Are protected areas effective in preserving anurans and promoting biodiversity discoveries in the Brazilian Cerrado?. *Journal for Nature Conservation* 52:125734. doi:10.1016/j.jnc.2019.125734

Ospina O.E., Villanueva-Rivera L.J., Corrada-Bravo C.J., Mitchell A.T. 2013. Variable response of anuran calling activity to daily precipitation and temperature: Implications for climate change. *Ecosphere* 4(4):47. doi:10.1890/ES12-00258.1

Ouchi-Melo L.S., Meynard C.N., Gonçalves-Souza T., Rossa-Feres D.C. 2018. Integrating phylogenetic and functional biodiversity facets to guide conservation: A case study using anurans in a global biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 27:3247–3266. doi:10.1007/s10531-018-1600-4

Paradis E., Schliep K. 2019. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526–528.

Pennell M., Eastman J., Slater G., Brown J., Uyeda J., Fitzjohn R., Alfaro M., Harmon L. 2014. Geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics* 30:2216–2218.

Pereira E.B., Pinto-Ledezma J.N., Freitas C.G., Villalobos F., Collevatti R.G., Maciel N.M 2017. Evolution of the anuran foam nest: Trait conservatism and lineage diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* 122(4):814–823. doi:10.1093/BOLINNEAN/BLX110

Pimenta B.V.S., Caramaschi U. Cruz C.A.G., 2015. Synonymy of *Crossodactylus bokermanni* Caramaschi & Sazima, 1985 with *Crossodactylus trachystomus* (Reinhardt & Lütken, 1862) and description of a new species from Minas Gerais, Brazil (Anura: Hylodidae). *Zootaxa* 3955(1): 65–82. doi:10.11646/zootaxa.3955.1.3

Podani J., Schmera D. 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos* 120(11):1625–1638. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x

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(5):1325–1334. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.99404.x

Prado C.P.A., Uetanabaro M., Haddad C.F.B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in seasonal environment

in the Pantanal, Brazil. Amphibia-Reptilia 26:211–221.  
doi:10.1163/1568538054253375

Pyron R.A., Wiens J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Molecular Phylogenetics and Evolution 61(2):543–583.  
doi:10.1016/j.ympev.2011.06.012

QGIS Development Team. 2022. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Accessible at <http://www.qgis.org>. Accessed: 07 February 2022.

R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Accessible at <https://www.R-project.org/>. Accessed: 02 August 2020.

Revell L. J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). Methods Ecol. Evol. 3:217–223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x

Ribeiro M.L. 2011. Reserva Ecológica do IBGE Volume 1, Biodiversidade Terrestre, Tomo 2. IBGE, Rio de Janeiro

Ribeiro J.F., Walter B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Pp. 89-166, in Scolari D.D.G. (Ed), Cerrado: ambiente e flora. EMBRABA-CPAC, Brasilia, Planaltina

Ribeiro J., Colli G.R., Batista R., Amadeu S. 2017. Landscape and local correlates with anuran taxonomic, functional and phylogenetic diversity in rice crops. Landscape Ecology 32(8):1599–1612

Ribeiro J., Colli G.R., Soares A.M.V.M. 2020. The anurofauna of a vanishing savanna: The case of the Brazilian Cerrado. Biodiversity and Conservation 29(6):1993–2015.  
doi:10.1007/s10531-017-1468-8

Riemann J.C., Ndriantsoa S.H., Rödel M.O., Glos J.2017. Functional diversity in a fragmented landscape – Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. Global Ecology and Conservation 10:173–183.  
doi:10.1016/j.gecco.2017.03.005

RStudio Team. 2022. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA. Accessible at <http://www.rstudio.com/>. Accessed: 02 Augoust 2020

Rocha P.C., Sena L.M.F., Pezzuti T.L., Leite F.S.F., Svartman M., Rosset S.D., Baldo D., Garcia P.C.A. 2017. A new diploid species belonging to the *Odontophrynus americanus* species group (Anura: Odontophryidae) from the Espinhaço range, Brazil. Zootaxa 4329(4):327–350. doi:10.11646/zootaxa.4329.4.2

Röhr D.L., Juncá F.A. 2013. Micro-habitat influence on the advertisement call structure and sound propagation efficiency of *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). Journal of Herpetology 47(4):549–554. doi:10.1670/10-210

Rosatti N.B., Silva D.M., Batalha M.A. 2015. Loss of phylogenetic and functional originalities of woody cerrado species in simulated extinction scenarios. Austral Ecology 40(3):267–274. doi:10.1111/aec.12210

Santana D.J., Barros A.B., Pontes R., Feio R.N. 2015. A new species of glassfrog genus *Vitreorana* (Anura, Centrolenidae) from the Cerrado Domain, southeastern Brazil. *Herpetologica* 71(4):289–298. doi:10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00066

Santoro G.R.C.C., Brandão R.A. 2014. Reproductive modes, habitat use, and richness of anurans from Chapada dos Veadeiros, central Brazil. *North-Western Journal of Zoology* 10(2):365 373

Schuldt A., Bruelheide H., Durka W., Michalski S.G., Purschke O., Assmann T. 2014. Tree diversity promotes functional dissimilarity and maintains functional richness despite species loss in predator assemblages. *Oecologia* 174:533–543. doi: 10.1007/s00442-013-2790-9

Silva R.A., Martins I.A., Rossa-Feres D.C. 2011. Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. *Zoologia* 28(5):610–618. doi:10.1590/S1984-46702011000500009

Stein A., Gerstner K., Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7):866–880. doi:10.1111/ele.12277

Strassburg B.B.N., Brooks T., Feltran-Bebieri R., Iribarrem A., Crouzeilles R., Loyola R. Latawiec A.E., Oliveira Filho F.J.B., de Scaramuzza C.A.M., Sacrano F.R., Soares-Filho B., Balmford A. 2017. Moments of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology and Evolution* 1:0099. doi:10.1038/s41559-017-0099

Swenson N.G. 2011. Phylogenetic beta diversity metrics, traits evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE* 6(6):e21264. doi:10.1371/journal.pone.0021264

Thomé M.T.C., Martins M., Brasileiro C.A. 2021. Higher diversity in open Cerrado supports the role of regional process in shaping an anuran assemblage in southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* 19:1–7. doi:10.2994/SAJH-D-18-00039.1

Toledo L.F., Siqueira S., Duarte T.C., Viega-Menoncello A.C.P., Recco-Pimentel S.M., Haddad C.F.B. 2010. Description of new species of *Pseudopaludicola* Miranda-Ribeiro, 1926 from the state of São Paulo, Southeastern Brazil (Anura: Leiuperidae). *Zootaxa* 2496:38–48.

Tucker D.B., Hedges S.B., Colli G.R., Pyron R.A., Sites J.W. 2017. Genomic timetree and historical biogeography of Caribbean island ameiva lizards (Pholidoscelis: Teiidae). *Ecology and Evolution* 7:7080–7090. doi:10.1002/ece3.3157

Tuomisto H. 2010. A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2–22. doi:0.1111/j.1600-0587.2009.05880.x

Valdujo P.H. 2011. Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: O papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais. Doctor degree, Universidade de São Paulo, Brazil

Valdujo P.H., Silvano D.L., Colli G., Martins M. 2012. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical Hotspot. *South American Journal of Herpetology* 7(2):63–78. doi:10.2994/057.007.0209

Valdujo P.H., Carnaval A.C.O.Q., Graham C.H. 2013. Environmental correlates of anuran beta diversity on the Brazilian Cerrado. *Ecography* 36(6):708–717. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07374.x

Vasconcelos T.S., Rossa-Feres D.C. 2008. Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities in Southeast Brazil. *Phyllomedusa* 7(2):127–142. doi:10.11606/issn.2316-9079.v7i2p127-142

Vasconcelos T.S., Santos T.G., Rossa-Feres D.C., Haddad C.F.B. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87(8):699–707. doi:10.1139/Z09-058

Vasconcelos T.S., Nascimento B.T.M, Prado V.H.M. 2018. Expected impacts of climate change threaten the anuran diversity in the Brazilian hotspot. *Ecology and Evolution* 8:7894-7906. doi:10.1002/ece3.4357

Villacampa J., Whitworth A., Allen L., Malo J.E. 2019. Altitudinal differences in alpha, beta and functional diversity of an amphibian community in a biodiversity hotspot. *Neotropical Biodiversity* 5(1):60–68. doi:10.1080/23766808.2019.1659022

Warren L.M. 2019. Species conservation – the chosen few. *Environmental Law Review* 21(2):79–83. doi:10.1177/1461452919850306

Werneck F.P. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Review* 30(13-14):1630–1648. doi:10.1016/j.quascirev.2011.03.009

Wiens J.J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170(S2):S86–S106. doi: 10.1086/519396

Whittaker R.J., Willis K.J., Grasslands R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biology* 28:453–470. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x

Xavier A.L., Napoli M.F. 2011. Contribution of environmental variables to anuran community structure in the Caatinga Domain of Brazil. *Phyllomedusa* 10(1):45–64. doi:10.11606/issn.2316-9079.v10i1p45-64

## TABLES

Table 1. Protected areas locality and altitude

Protected Area	Locality		Altitudinal range (m)
	Latitude (S)	Longitude (W)	
APA Gama e Cabeça de Veado	-15.958235	-47.930624	1100 (mean)
ESEC Uruçuí-Una	-8.869823	-45.212326	380 – 620
PARNA das Emas	-18.118217	-52.912231	700 – 1000
PARNA da Chapada dos Veadeiros	-14.159149	-47.826699	215 – 1670
PARNA Grande Sertão Veredas	-15.111387	-45.819023	600 – 850
PARNA da Serra da Canastra	-20.370524	-43.543091	800 – 1200
PARNA da Serra do Cipó	-19.381038	-46.601783	602 – 1688
PES de Paracatu	-17.096672	-47.055934	696 – 953

Table 2. Vegetational formations species richness in each protected area (PA) and for all areas combined. PA categories abbreviations: APA: Área de Proteção Ambiental, ESEC= Estação Ecológica, Parna = Parque Nacional, PES = Parque Estadual. Reference column indicates main publication used to survey each area.

Protected areas	Grasslands	Savannah	Forest	Total <sup>1</sup>	Initial survey <sup>2</sup>
All protected areas combined	94	67	66	115	<sup>3</sup>
APA Gama e Cabeça de veado	43	35	30	49	Ribeiro (2011) (37)
ESEC Uruçuí-Una	19	17	13	21	Dal Vechio et al. (2013) (26)
PARNA das Emas	24	21	19	27	Kopp et al (2010) (25)
PARNA da Chapada dos Veadeiros	47	41	31	54	Santoro and Brandão (2014) (54)
PARNA Grande Sertão Veredas	31	31	19	33	Brandão et al. (2020) (47)
PARNA da Serra da Canastra	15	10	16	23	<sup>4</sup>
PARNA da Serra do Cipó	43	27	28	50	Eterovick et al. (2020) (58)
PES de Paracatu	24	19	18	27	IEF 2017 (21)

<sup>1</sup> Total species gathered from the initial survey and other publications

<sup>2</sup> Main reference used as initial survey. Number of species of the publication is in parenthesis

<sup>3</sup> Initial survey based on all publications below

<sup>4</sup> No main publication

Table 3. Descriptions and categories of microhabitat (MH)

Microhabitat	Description	Calling MH	Oviposition MH
Aquatic vegetation	Perched on emerging or floating vegetation	X	
Arboreal vegetation	Perched on arboreal vegetation	X	X
Basins	Natural or constructed basins		X
Bromeliad	Perched on bromeliads	X	
Buried	Partially buried in sandy soil	X	
Decomposing vegetation in the waterbody bottom	Submerged eggs adhered to decomposing vegetation in the waterbody		X
Ground	Exposed on ground without vegetation	X	X
Herbaceous vegetation	Perched on herbaceous vegetation	X	X
Leaf litter	Exposed over leaf litter	X	X
Murundu	Over natural elevations on the ground covered by grass	X	
Rock surfaces	Under or over rocks in horizontal orientation	X	X
Rocky outcrop	Perched on rocks in vertical orientation	X	
Roots	Under or perched on exposed roots	X	
Shallow water	Animal in water, on the edge or in contact with the bottom	X	
Shrubby vegetation	Perched on shrubby vegetation	X	X
Subaquatic chamber	Subaquatic chamber constructed inside waterbody		X
Submerged rocks	Submerged or partially submerged rocks inside waterbody		X
Submerged vegetation	Submerged eggs adhered to aquatic vegetation		X
Subterranean chamber	Natural or constructed subterranean chamber	X	X
Subterranean nest	Nested constructed on vegetation or leaf litter		X
Termite mound	Over or inside termite mound	X	X
Under leaf litter	Under decomposing vegetation	X	
Under vegetation	Hidden in undergrowth	X	
Water	Floating animal or eggs	X	X
Waterbody bottom	Submerged eggs adhered to waterbody bottom or margins		X
Waterbody sediment	Submerged eggs adhered to waterbody sediment		X

Table 4. Protected areas extension and proportion of vegetational formations coverage

Protected Area	Total Area (Km <sup>2</sup> )	Grasslands (Km <sup>2</sup> )	Savannas (Km <sup>2</sup> )	Forests (Km <sup>2</sup> )	Grasslands %	Savannas %	Forests %
All Protected Areas Combined	9990.916	4213.14	4056.22	573.92	47.64	45.87	6.49
APA Gama e Cabeça de Veado	237.414	52.28	90.99	14.07	22.02	38.33	5.93
ESEC Uruçuí-Una	1351.253	152.91	1149.66	32.54	11.32	85.08	2.41
PARNA das Emas	1327.880	1005.86	210.54	26.71	75.75	15.86	2.01
PARNA da Chapada dos Veadeiros	2405.817	834.87	1196.27	263.89	34.70	49.72	10.97
PARNA Grande Sertão Veredas	2308.464	1261.95	900.17	83.26	54.67	38.99	3.61
PARNA da Serra da Canastra	1979.753	709.95	375.32	122.51	35.86	18.96	6.19
PARNA da Serra do Cipó	316.382	176.63	102.77	21.67	55.83	32.48	6.85
PES de Paracatu	63.949	18.69	30.48	9.29	29.22	47.67	14.48

## FIGURES

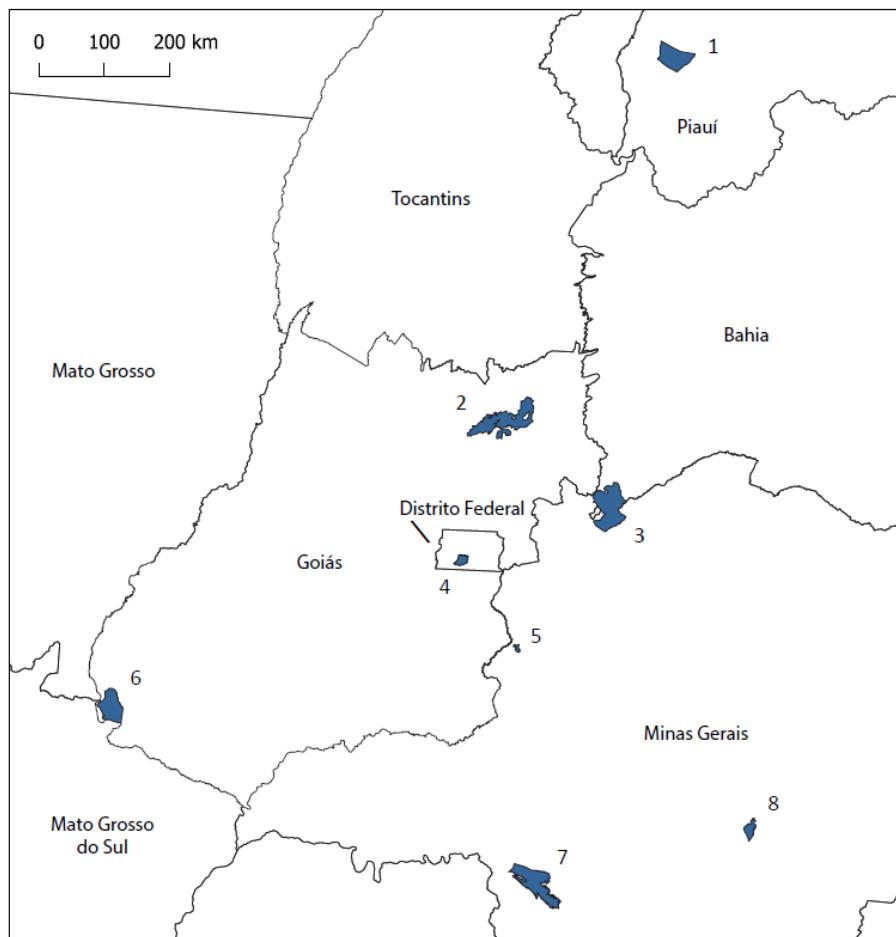
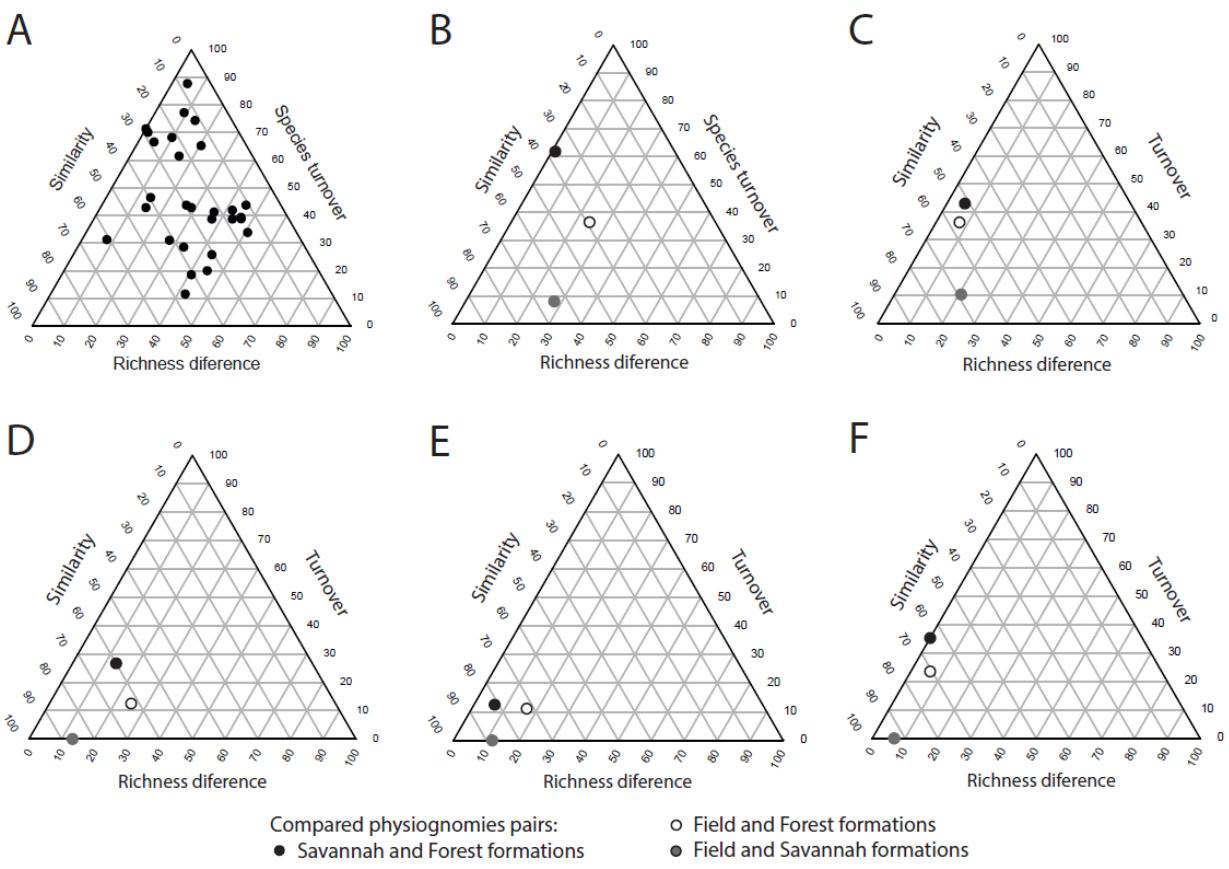


Figure 1. Protected areas surveyed



**Figure 2.** Beta diversity partitioning between localities and vegetational formations (considering all localities together). Similarity and beta diversity components (turnover and richness difference) sum 100%. A. Taxonomic beta diversity ( $\beta$ D) between pairs of Protected Areas. B. Taxonomic  $\beta$ D between pairs of vegetational formations. C. Phylogenetic  $\beta$ D between pairs of vegetational formations. D. Functional (reproductive mode)  $\beta$ D between pairs of vegetational formations. E. Functional (calling microhabitat)  $\beta$ D between pairs of vegetational formations. F. Functional (oviposition microhabitat)  $\beta$ D between pairs of vegetational formations.

## CONCLUSÃO

Em todas dimensões de diversidade analisadas (Diversidade taxonômica, filogenética e funcional) as formações campestres e savânicas apresentaram maior similaridade, geralmente com dissimilaridade caracterizada por diferença de riqueza. Os pares formações campestres vs florestais e formações savânicas vs florestais apresentam maior dissimilaridade, caracterizada, na maioria das vezes por substituição do traço (espécies, filogenia, modo reprodutivo ou uso de habitat).

Formações campestres apresentaram, em sua maioria, maior riqueza de espécies. Comunidades das formações savânicas e florestais representam uma sub amostra da comunidade de formação campestre. Além de serem mais ricas as formações campestres apresentam maior quantidade de espécies endêmicas. Aproximadamente 85% das espécies estudadas ocorrem em formações abertas (campestres e savânicas). Isso mostra que grande parte das espécies endêmicas do Cerrado estão adaptadas a ambientes e formações vegetais abertos.

A diversidade filogenética entre os pares de formação vegetacional analisados tende a ser menor do que a diversidade taxonômica. Isso sugere que a preferência pelo tipo de habitat estrutural não é conservada na linhagem como geralmente sugerido na literatura. Por outro lado, a diversidade filogenética é geralmente maior que a diversidade funcional.

A diversidade funcional foi maior para as formações abertas (campestre e savânica) quando comparadas às formações florestais. O uso de microhabitat de forma geral reflete a disponibilidade dos microhabitats em cada formação vegetacional. No entanto, formações campestres apresentaram maior riqueza de uso de microhabitat e maior número de microhabitats exclusivos, o que vai de encontro com a teoria da heterogeneidade ambiental e mostra que ambientes abertos de Cerrado podem suportar alta diversidade.

Por outro lado, formações florestais apresentaram maior valor de contribuição para a diversidade beta (LCBD). No entanto, valores de contribuição foram especialmente maiores em ocasiões em que as formações florestais apresentam riqueza bem menor que as demais. Muitos autores têm utilizado o LCBD como indicador de importância das áreas, de forma que áreas com maior valor seriam mais importantes para conservação. No entanto, o LCBD indica apenas a área que contribui mais para a diversidade beta. Dessa forma, retirar as áreas de formação florestal

diminuiria drasticamente a diversidade beta, mas não a diversidade total das áreas analisadas.

As formações campestres representam maior extensão dentro das unidades de conservação analisadas, seguida por formações savânicas e formações florestais. A proporção das formações vegetais dentro das unidades de conservação não se reflete na proporção das mesmas para o Cerrado como um todo. No Cerrado a formação de maior proporção é a savânica, seguida pela florestal e campestre, sugerindo um viés da escolha de áreas campestres para a proteção da biodiversidade do Cerrado.

A priorização de áreas para conservação leva em consideração diversos aspectos da diversidade local. Uma vez que a complementariedade é o principal fator para a escolha de áreas, considerar a diversidade beta filogenética e funcional ajuda a garantir a manutenção de outros aspectos da biodiversidade como um todo. Para anuros, as diversidades taxonômica, filogenética e funcional apesar de apresentarem padrões semelhantes não apresentam valores idênticos. Sendo assim, não devem ser usadas como proxy entre si.

No Cerrado, a composição de vegetação de uma área conservação também deve ser observada, uma vez que existe alta diversidade beta taxonômica, filogenética e funcional de anuros entre tipos de formação. Apesar de a proteção de formações campestres garantir maior riqueza, apenas a proteção de todos os tipos de formação garante a proteção de espécies, linhagens e traços funcionais exclusivos de cada formação. Assim, conservar as diferentes formações do Cerrado é a única forma de conservar a grande diversidade de anuros do bioma.

## ANEXOS

### Tabelas

Tabela S1. Lista de espécies por unidade de conservação. Abreviações: APA GeCV: Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veados, EE UU: Estação Ecológica Uruçuí-Una, PES PA: Parque Estadual de Paracatu, PN CAN: Parque Nacional da Serra da Canastra, PN CIPO: Parque Nacional da Serra do Cipó, PN CV: Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, PN EMAS: Parque Nacional das Emas, PN GSV: Parque Nacional Grande Sertão Veredas; C: formações campestres, S: formações savânicas, F: formações florestais.  
\*: Espécies endêmicas do Cerrado

Species	Uso de Habitat	APA GeCV	EE UU	PES PA	PN CAN	PN CIPO	PN CV	PN EMAS	PN GSV
<b>Aromobatidae</b>									
<i>Allobates goianus</i> *	CF						X		
<b>Brachycephalidae</b>									
<i>Ischnocnema juipoca</i>	F					X	X		
<i>Ischnocnema penaxavantinho</i> *	CF			X					
<b>Bufofidae</b>									
<i>Rhaebos guttatus</i>	F		X					X	
<i>Rhinella cerradensis</i> *	CS	X	X					X	X
<i>Rhinella diptycha</i>	CSF	X		X	X	X	X	X	X
<i>Rhinella mirandaribeiroi</i>	CSF		X				X		
<i>Rhinella ocellata</i> *	CS		X						
<i>Rhinella rubescens</i>	CSF	X		X		X	X		
<i>Rhinella veredas</i>	CS		X						X
<b>Centrolenidae</b>									
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	F				X				
<i>Vitreorana franciscana</i> *	F				X				
<b>Cycloramphidae</b>									
<i>Thoropas megatypanum</i>	C					X			
<b>Dendrobatidae</b>									
<i>Ameerega berohoka</i> *	SF							X	
<i>Ameerega flavopicta</i> *	CS	X		X		X	X		X
<b>Hylidae</b>									
<i>Aplastodiscus lutzorum</i> *	F	X		X			X		
<i>Boana albopunctata</i>	CSF	X		X		X	X	X	X
<i>Boana buriti</i> *	C	X		X					
<i>Boana cipoensis</i>	C					X			
<i>Boana crepitans</i>	CSF					X			
<i>Boana ericae</i> *	SF						X		
<i>Boana faber</i>	CF					X			
<i>Boana goiana</i> *	F	X					X		
<i>Boana lundii</i> *	F	X			X	X	X	X	X
<i>Boana multifasciata</i>	CSF		X				X		
<i>Boana polystaenia</i>	CSF					X			
<i>Boana raniceps</i>	CSF	X					X	X	
<i>Bokermannohyla alvarengai</i>	CS					X			
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	F					X			
<i>Bokermannohyla ibitiguara</i> *	F				X				
<i>Bokermannohyla nanuzae</i>	F					X			
<i>Bokermannohyla pseudopseudis</i> *	CSF						X		
<i>Bokermannohyla sapiranga</i> *	CF	X		X					
<i>Bokermannohyla saxicola</i>	CSF					X			

<i>Bokermannohyla sazimai</i> *	F		X	X					
<i>Dendropsophus cruzi</i> *	CF	X				X	X		
<i>Dendropsophus elianeae</i> *	CS			X			X	X	
<i>Dendropsophus jimi</i> *	CSF	X		X			X	X	X
<i>Dendropsophus melanargyreus</i>	CF	X		X					
<i>Dendropsophus minutus</i>	CSF	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Dendropsophus nanus</i>	CSF		X						X
<i>Dendropsophus rubicundulus</i>	CS	X	X	X		X	X		X
<i>Dendropsophus soaresi</i>	CSF		X						
<i>Osteocephalus taurinus</i>	F		X					X	
<i>Scinax canastrensis</i> *	F				X				
<i>Scinax centralis</i>	F	X							
<i>Scinax curicica</i>	C					X			
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	CS	X	X	X		X	X	X	X
<i>Scinax fuscovarius</i>	CSF	X		X	X	X	X	X	X
<i>Scinax machadoi</i>	CF				X	X			
<i>Scinax maracaya</i>	CS				X				
<i>Scinax pinimus</i> *	CS					X			
<i>Scinax rogerioi</i> *	C	X						X	
<i>Scinax rupestris</i> *	C							X	
<i>Scinax similis</i>	CSF			X				X	X
<i>Scinax skaios</i> *	CSF	X						X	
<i>Scinax squalirostris</i>	C	X			X	X	X		
<i>Scinax tigrinus</i> *	CS	X					X		X
<i>Scinax tripui</i>	F					X			
<i>Trachycephalus typhonius</i>	CF		X			X	X		
<b>Hylodidae</b>									
<i>Crossodactylus franciscanus</i> *	CF				X				
<i>Crossodactylus trachystomus</i>	CF					X			
<i>Hylodes otavioi</i>	F					X			
<b>Leptodactylidae</b>									
<i>Adenomera cotuba</i> *	CS						X		
<i>Adenomera juikitam</i> *	CS						X		
<i>Adenomera saci</i> *	CS	X					X		X
<i>Leptodactylus camaquara</i>	CS					X			
<i>Leptodactylus chaquensis</i> *	CS								X
<i>Leptodactylus cunicularius</i> *	CS					X			
<i>Leptodactylus furnarius</i>	C	X		X		X	X	X	X
<i>Leptodactylus fuscus</i>	CSF	X	X			X	X	X	X
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	CSF	X		X	X	X	X	X	X
<i>Leptodactylus latrans</i>	CSF	X				X	X	X	
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	CSF	X					X		
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	CSF	X		X		X	X		X
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	CF	X	X		X			X	
<i>Leptodactylus sertanejo</i>	CS	X			X	X	X	X	X
<i>Leptodactylus syphax</i>	CS	X		X		X	X		X
<i>Leptodactylus tapiti</i> *	CS						X		
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	CS		X						X
<i>Leptodactylus vastus</i>	CSF		X						
<i>Physalaemus centralis</i>	CS	X	X	X		X	X	X	X
<i>Physalaemus cuvieri</i>	CSF	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Physalaemus evangelistai</i>	C					X			
<i>Physalaemus marmoratus</i>	CS	X				X			X
<i>Physalaemus nattereri</i>	CSF	X		X			X	X	X
<i>Pleurodema diplolister</i>	CSF								X
<i>Pseudopaludicola matuta</i> *	CF					X			
<i>Pseudopaludicola mineira</i>	C					X			
<i>Pseudopaludicola murundu</i>	C				X	X	X		
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i>	CS	X							
<i>Pseudopaludicola saltica</i>	CSF	X							X
<i>Pseudopaludicola temnetzi</i> *	CS						X		
<b>Microhylidae</b>									
<i>Chiromocleis albopunctata</i>	CSF	X		X		X	X	X	X
<i>Dermatonotus muelleri</i>	CSF		X				X	X	X
<i>Elachistocleis bicolor</i>	CF	X							

<i>Elachistocleis cesarii</i>	CSF	X		X	X	X
<i>Elachistocleis piauiensis</i>	CS					X
Odontophrynidae						
<i>Odontophrynus cultripes</i>	SF	X		X	X	
<i>Odontophrynus juquinha</i>	C				X	
<i>Odontophrynus monachus</i> *	C			X		
<i>Proceratophrys boiei</i>	F				X	
<i>Proceratophrys branti</i> *	C					X
<i>Proceratophrys cururu</i>	C				X	
<i>Proceratophrys dibernardoi</i> *	C					X
<i>Proceratophrys goyana</i>	CSF	X			X	
<i>Proceratophrys</i>	CS				X	
<i>rotundipalpebra</i> *						
<i>Proceratophrys salvatori</i> *	CS	X				X
<i>Proceratophrys viellardi</i> *	C	X	X			
Phyllomedusidae						
<i>Phasmahyla jandaia</i>	CSF				X	
<i>Pithecopus ayeaye</i>	CS			X		
<i>Pithecopus hypochondrialis</i>	CS	X	X			X
<i>Pithecopus megacephalus</i>	C				X	
<i>Pithecopus oreades</i> *	CS	X	X			X
Strabomantidae						
<i>Barycholos ternetzi</i> *	SF	X	x			X

## Figuras

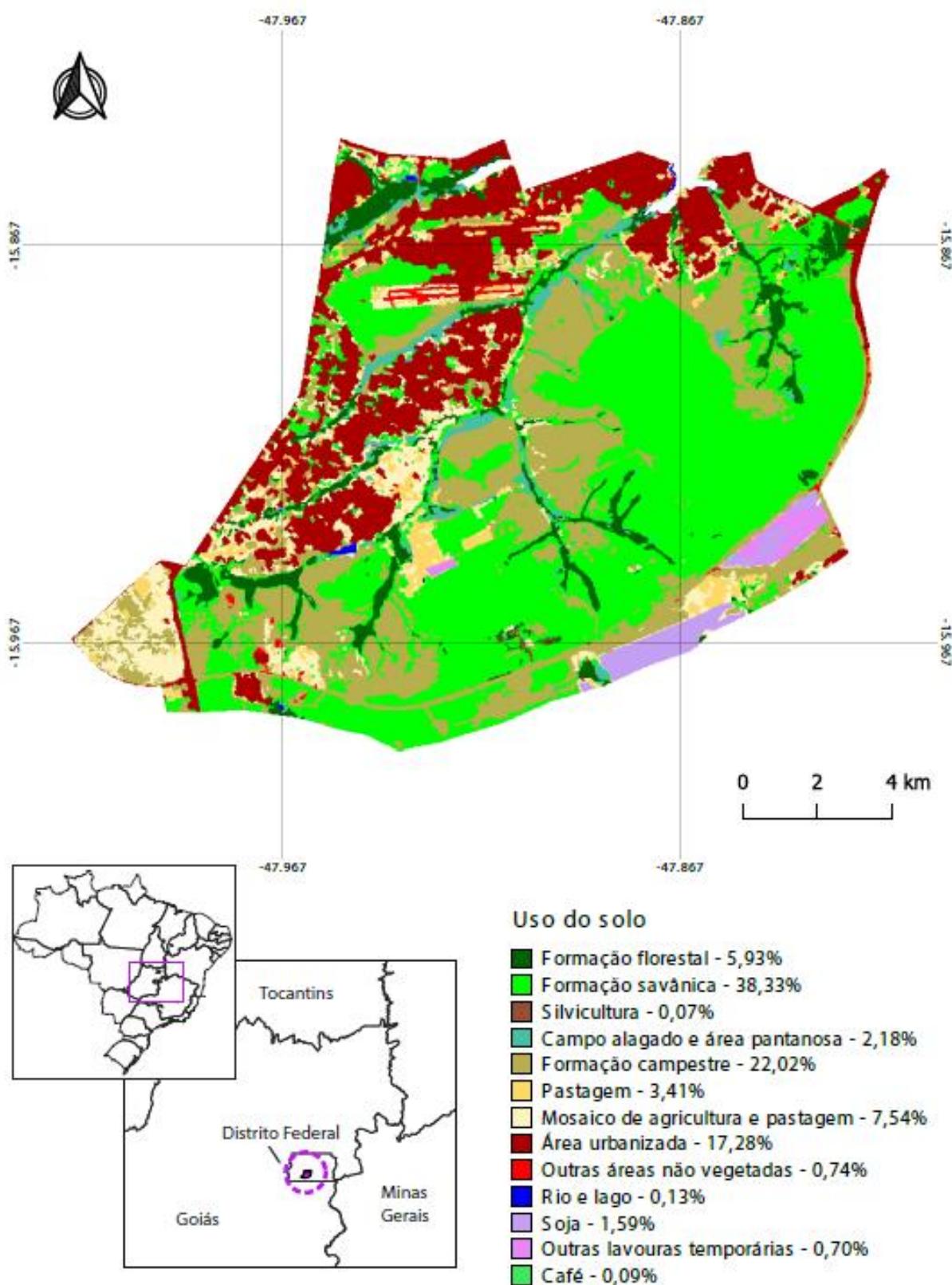


Figura S1. Cobertura do solo da Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veados. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

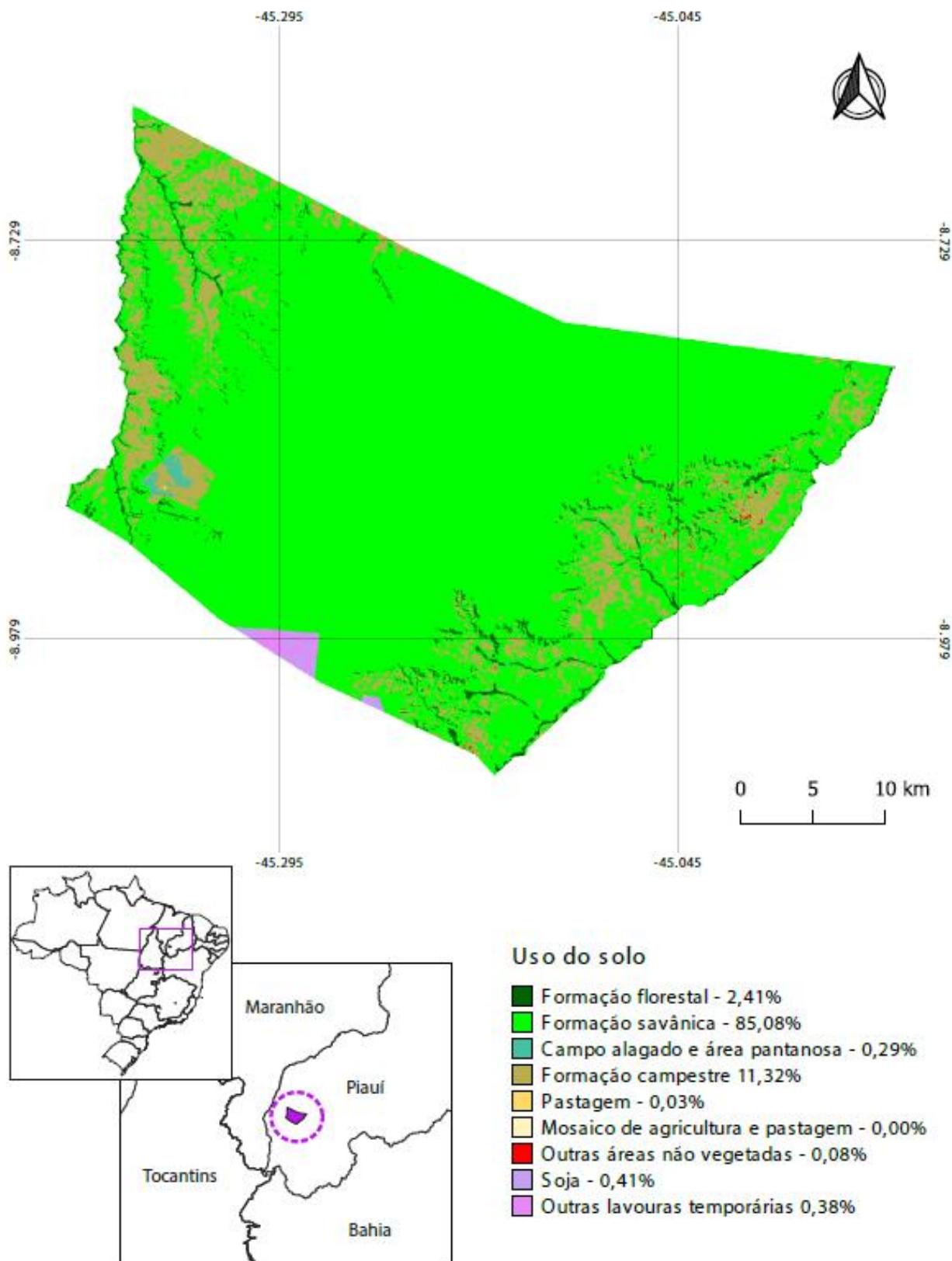


Figura S2. Cobertura do solo da Estação Ecológica Uruçuí-Una. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

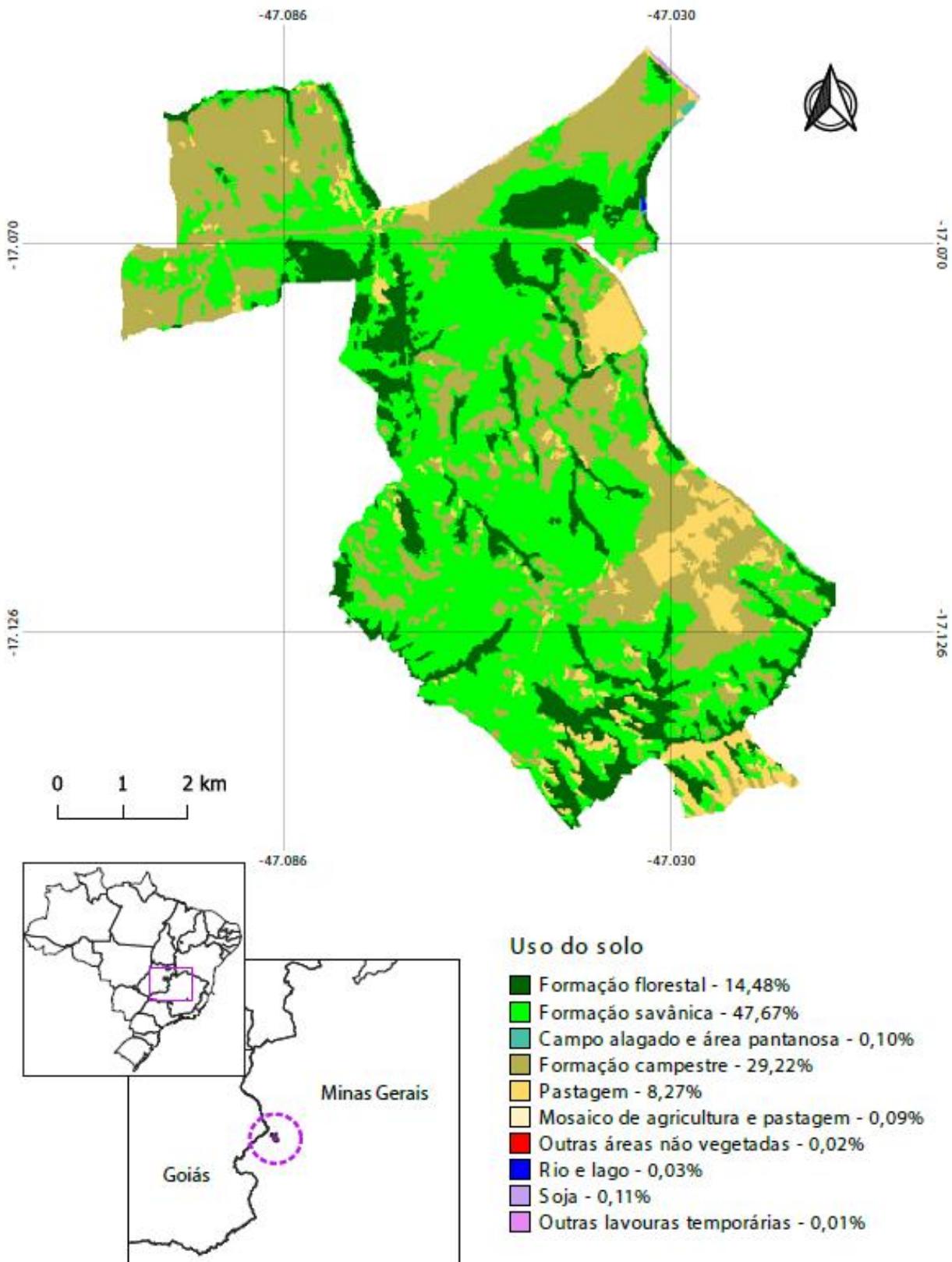


Figura S3. Cobertura do solo do Parque Estadual de Paracatu. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mappbiomas.

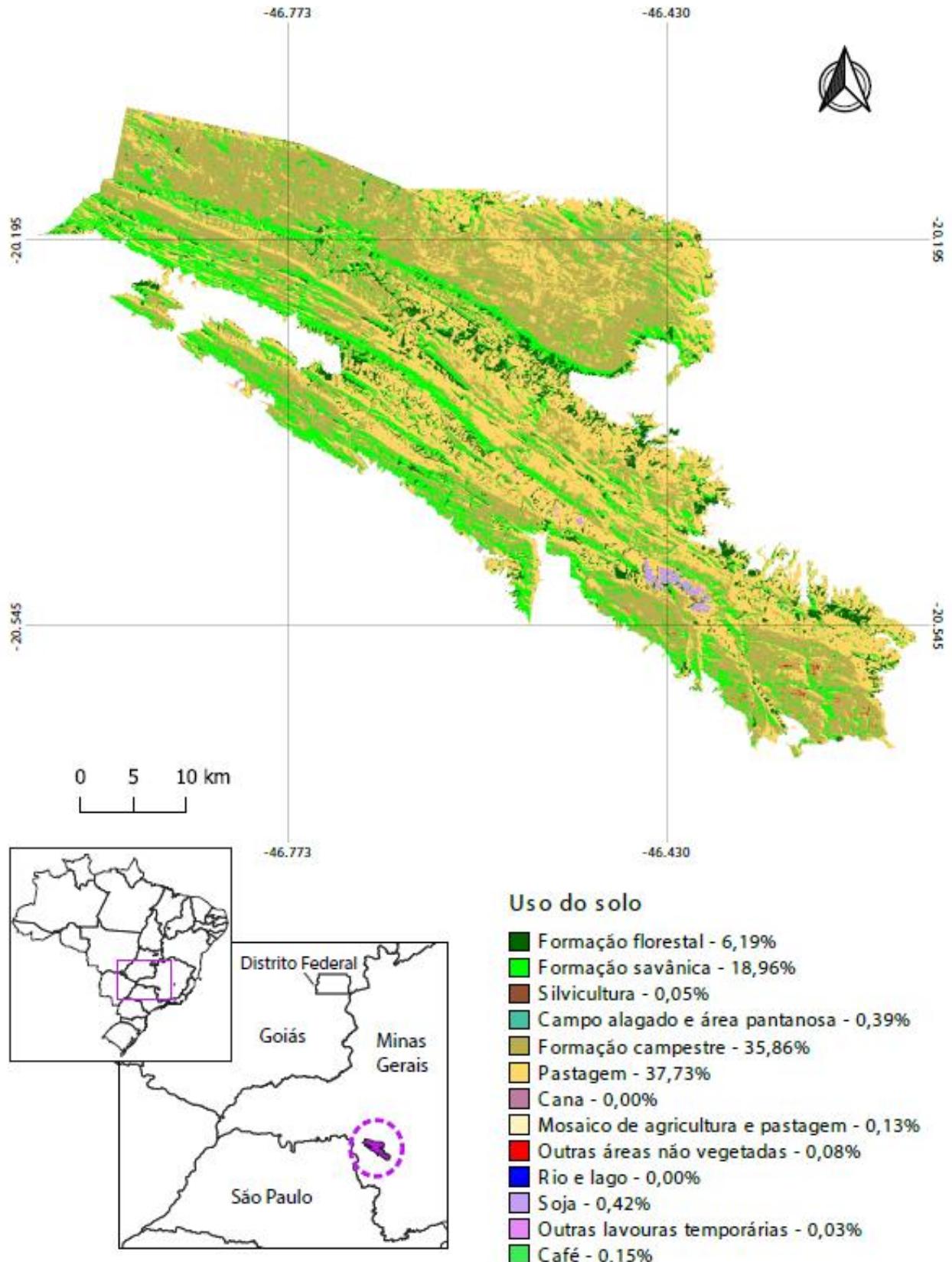


Figura S4. Cobertura do solo do Parque Nacional da Serra da Canastra. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

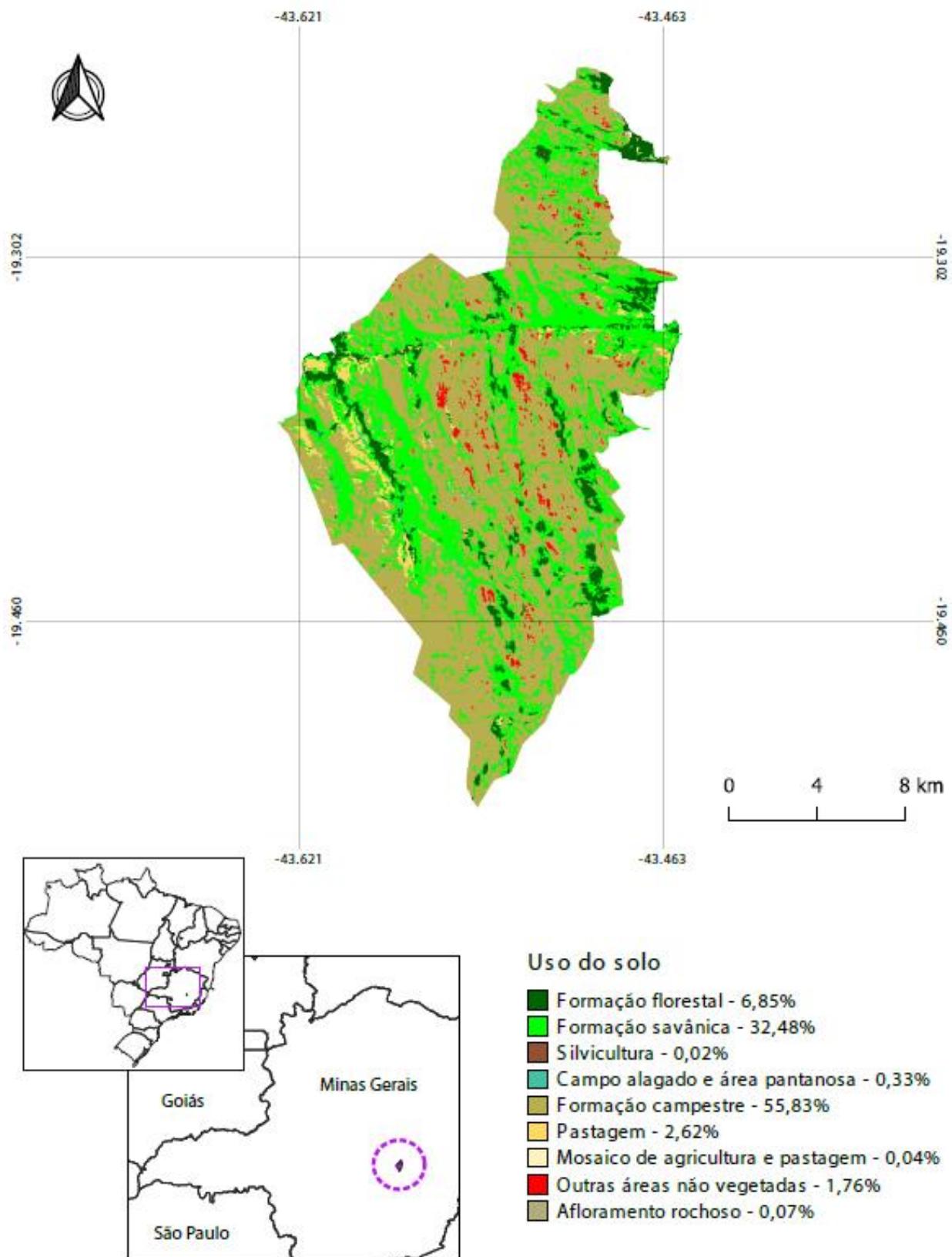


Figura S5. Cobertura do solo do Parque Nacional da Serra do Cipó. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

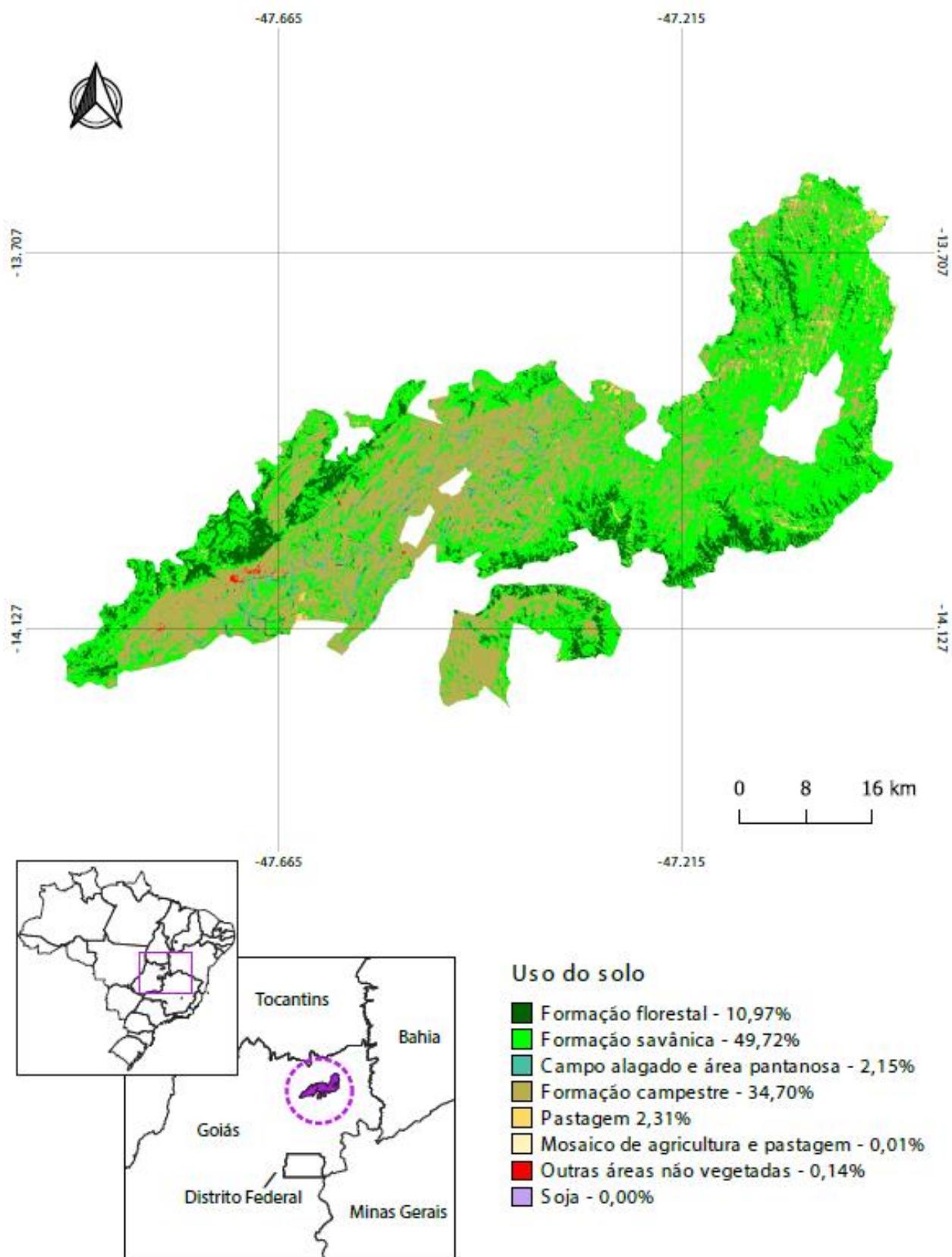


Figura S6. Cobertura do solo do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

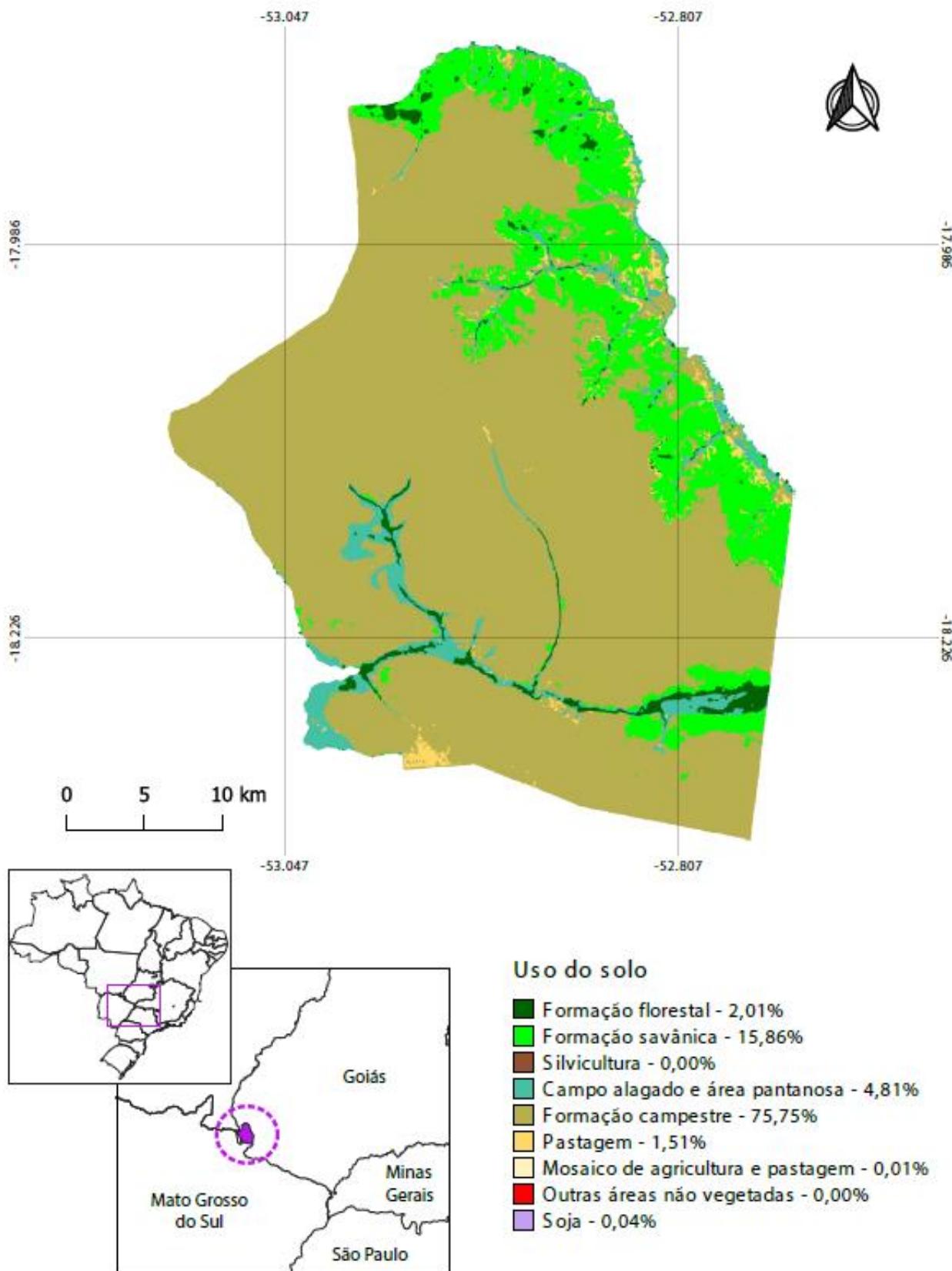


Figura S7. Cobertura do solo do Parque Nacional das Emas. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

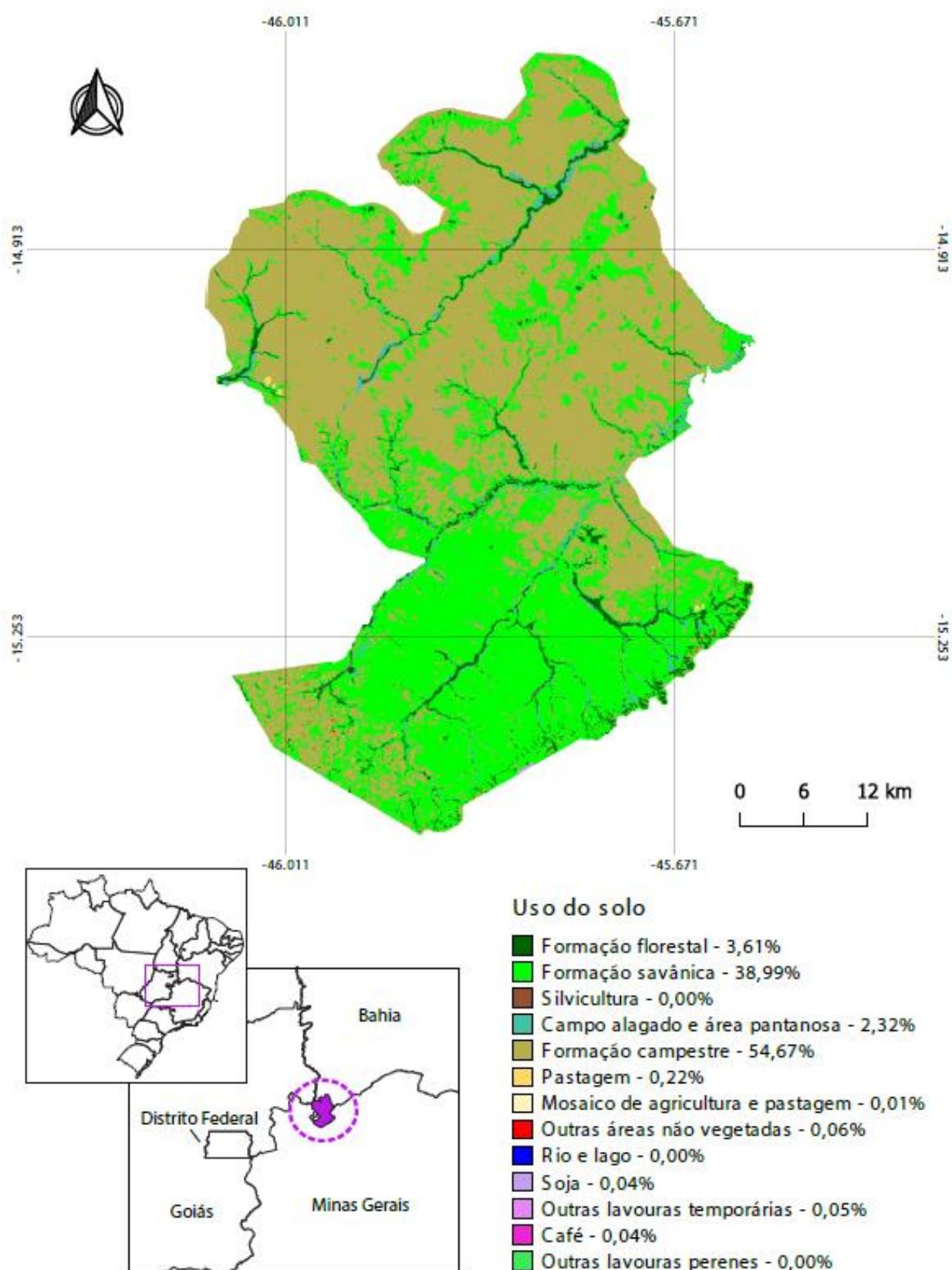


Figura S8. Cobertura do solo do Parque Nacional Grande Sertão Veredas. Dados de cobertura e uso de solo obtidos através do mapbiomas.

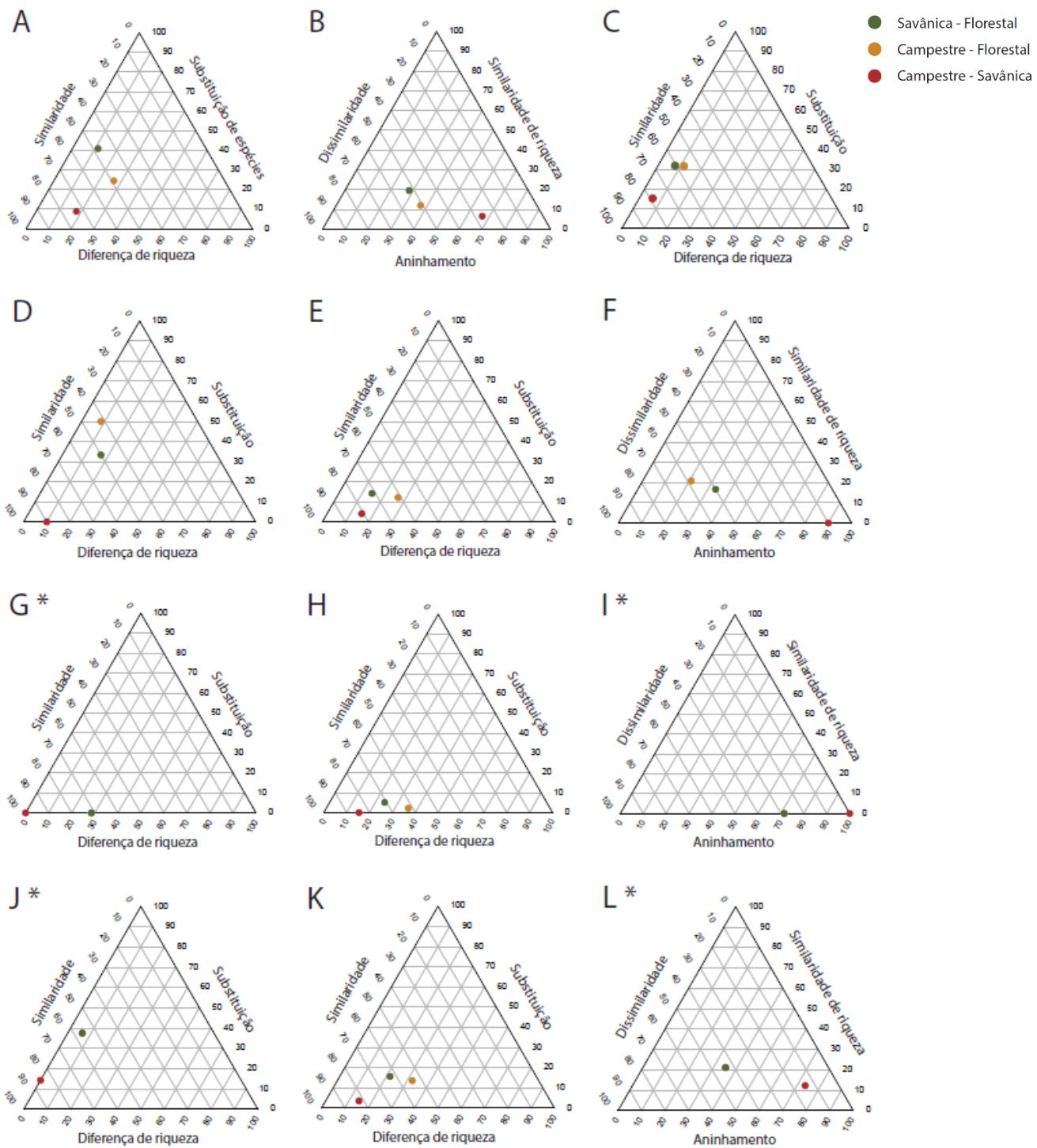


Figura S9. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânea e florestal) na Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veado. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequência) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de ovoposição. \*Savânea-Florestal e Campeste-Florestal com valores idênticos

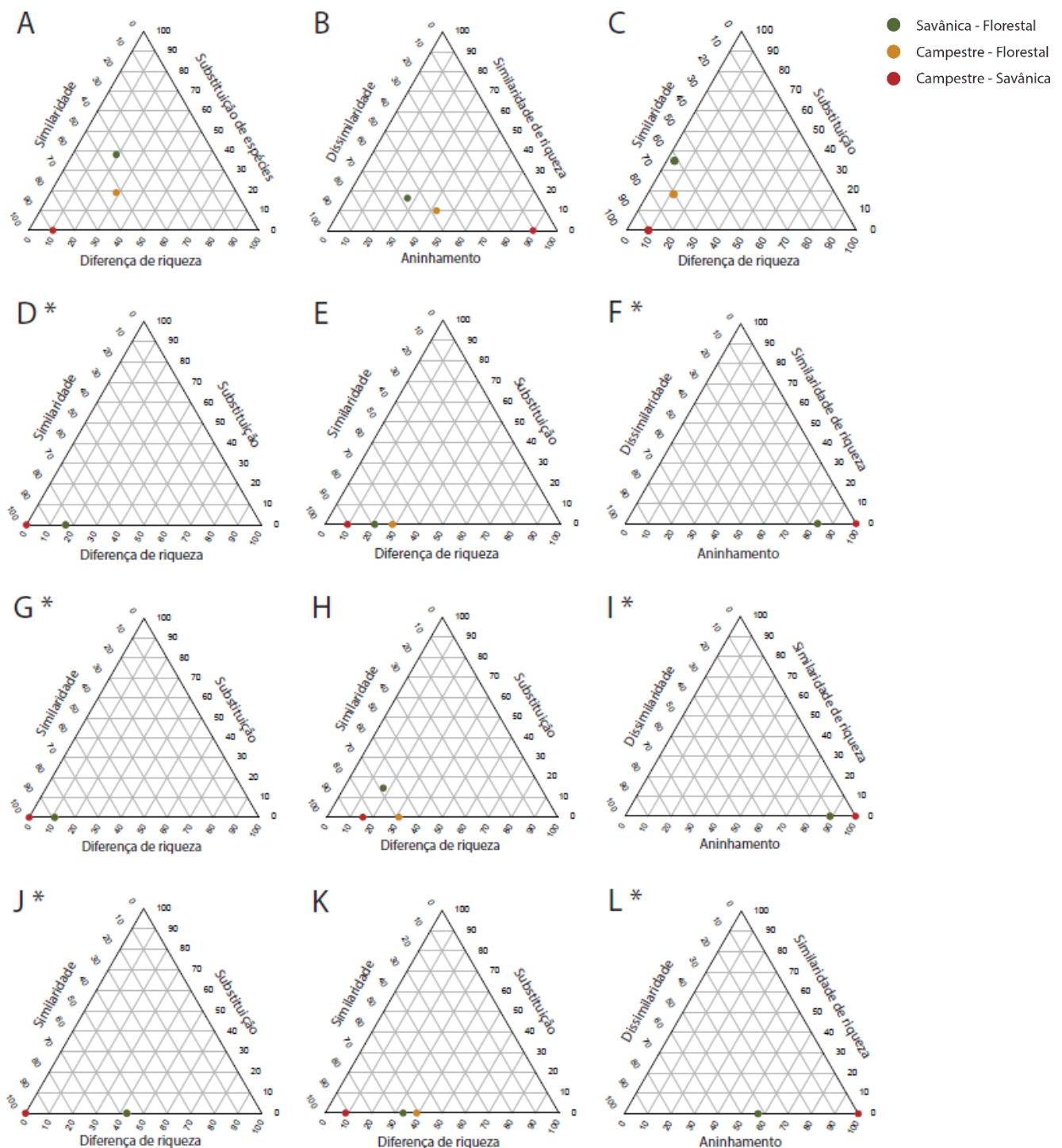


Figura S10. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) na Estação Ecologica Uruçuí-Una. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequênciac) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequênciac) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequênciac) de microhabitat de ovoposição. \*Savânica-Florestal e Campestre-Florestal com valores idênticos

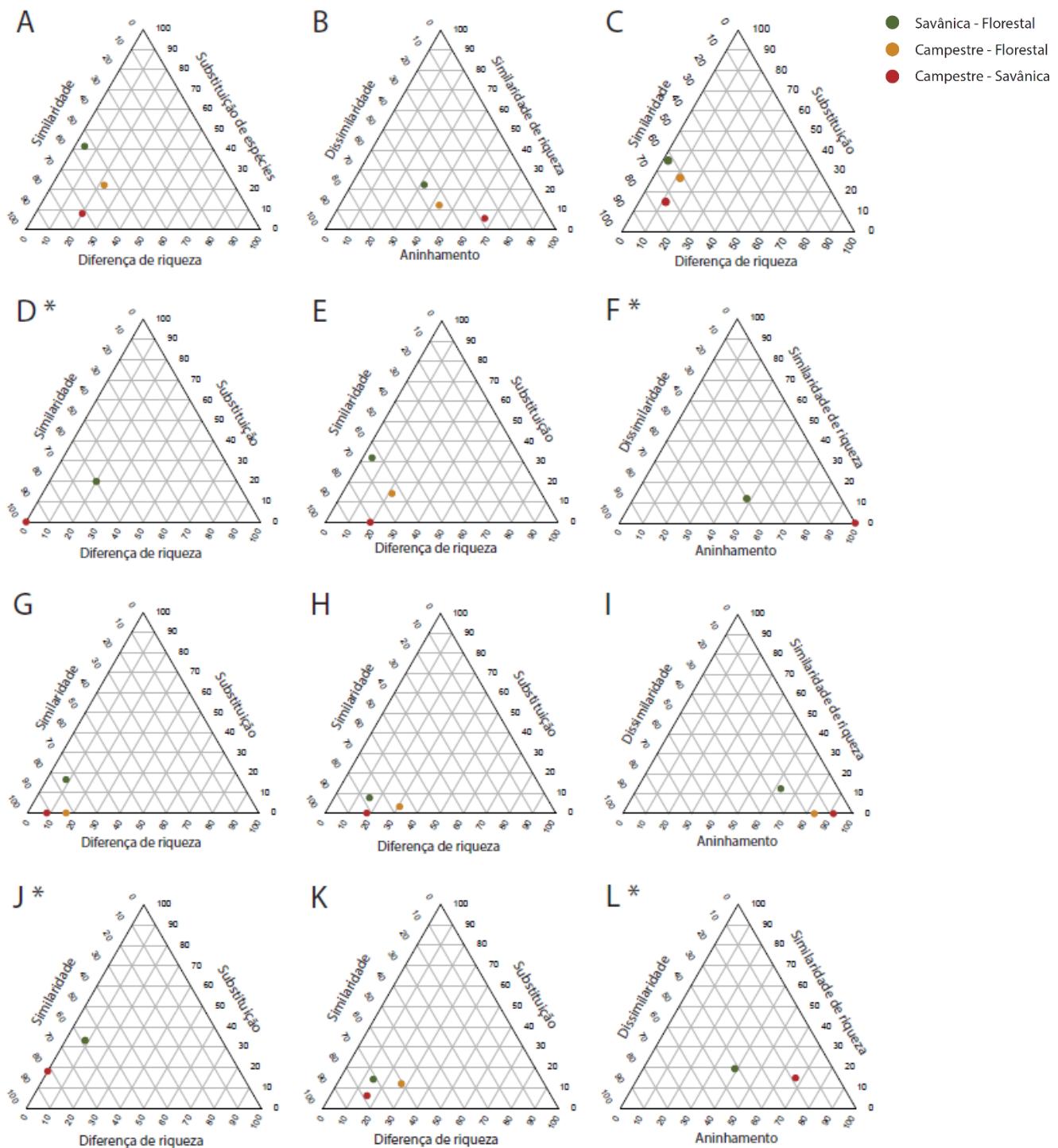


Figura S11. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) no Parque Estadual de Paracatu. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequência) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de ovoposição. \*Savânica-Florestal e Campestre-Florestal com valores idênticos

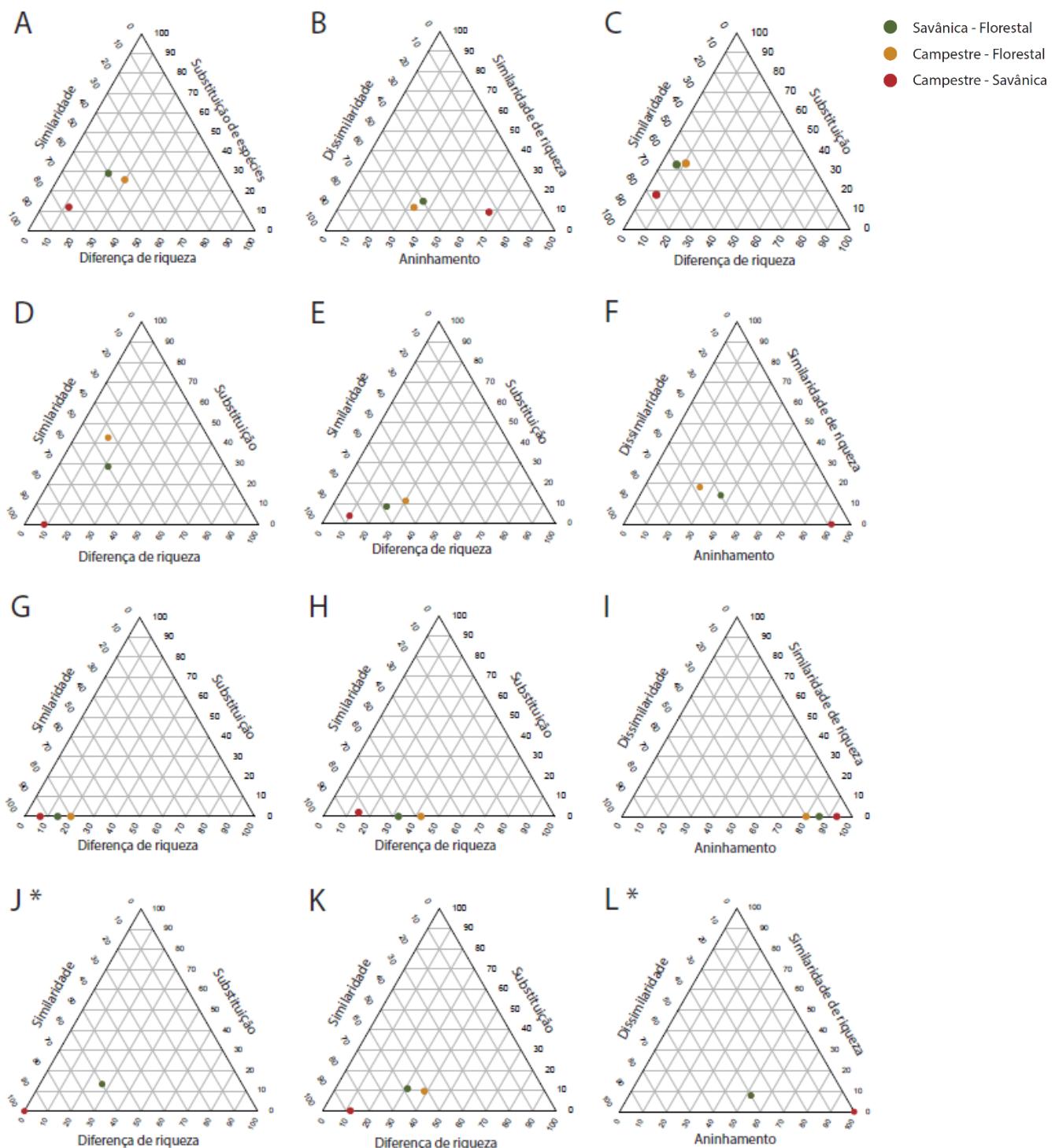


Figura S14. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequência) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de ovoposição. \*Savânica-Florestal e Campestre-Florestal com valores idênticos

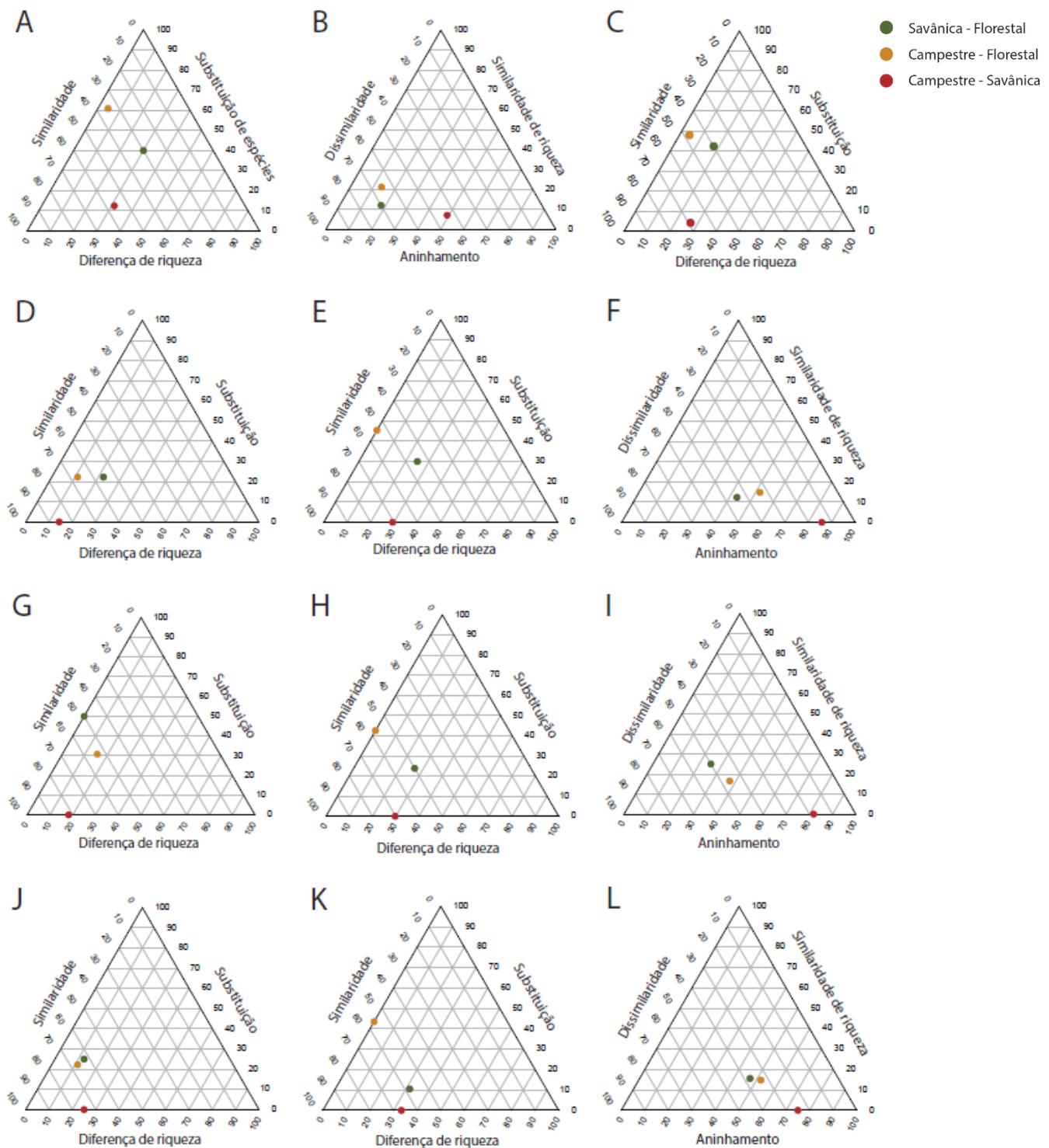


Figura S12. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) no Parque Nacional da Serra da Canastra. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequênciac) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequênciac) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequênciac) de microhabitat de ovoposição.

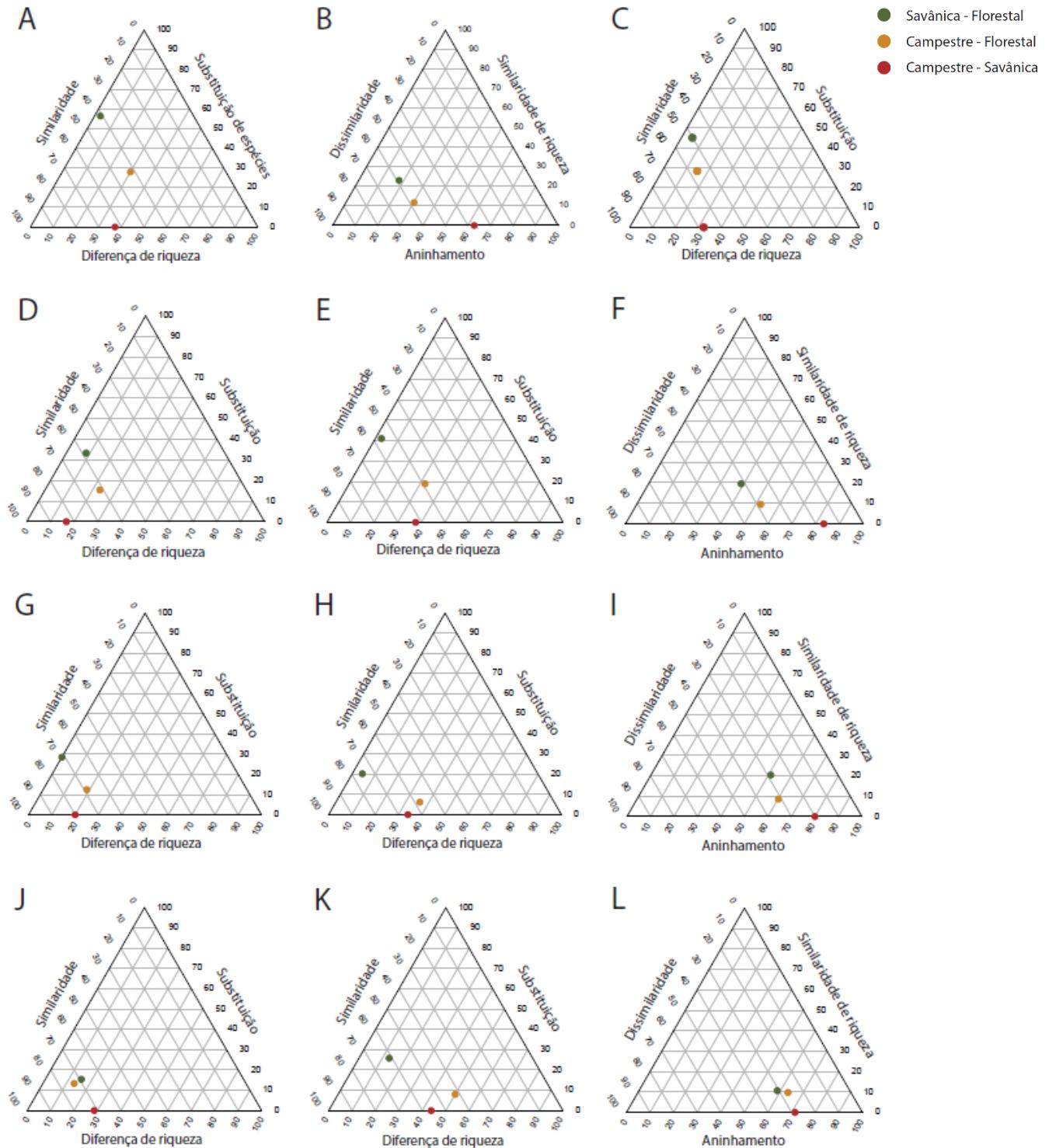


Figura S13. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) no Parque Nacional da Serra do Cipó. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequência) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de ovoposição.

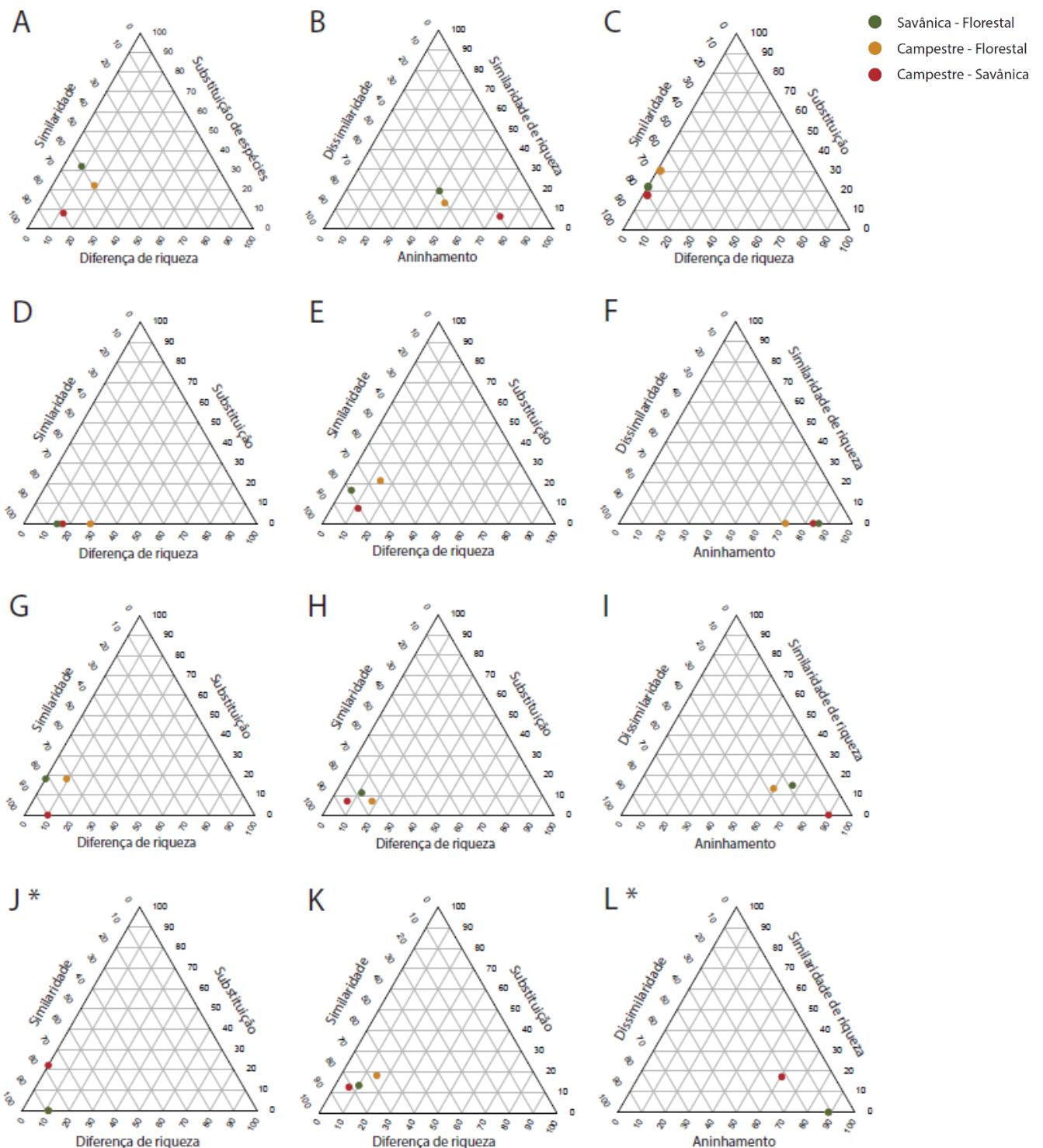


Figura S15. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) no Parque Nacional das Emas. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequência) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. l.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de ovoposição.

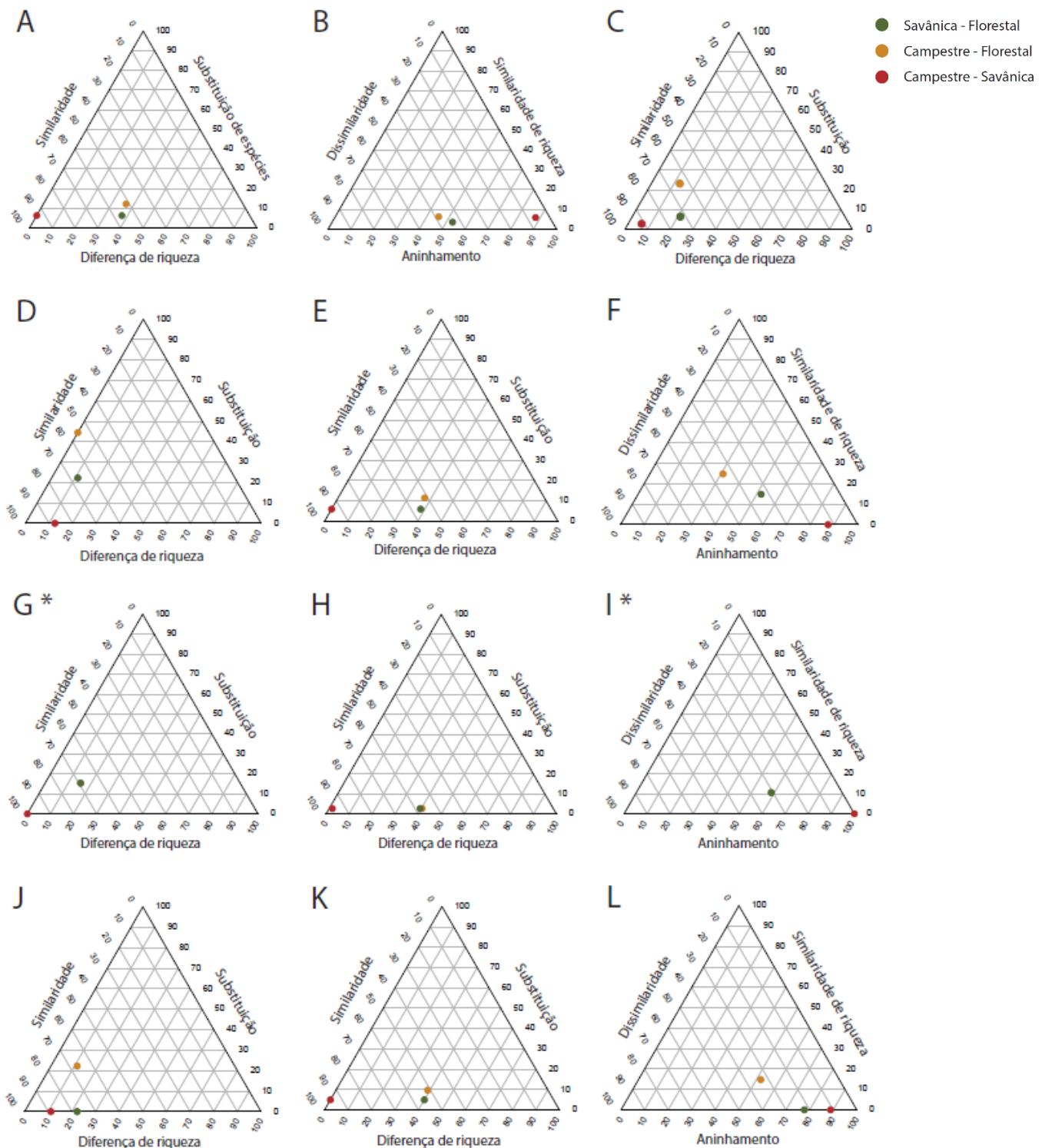


Figura S16. Diversidade beta ( $D\beta$ ) entre pares de formações vegetais (campestre, savânica e florestal) no Parque Nacional Grande Sertão Veredas. a.  $D\beta$  taxonômica. b. Similaridade (S.) taxonômica. c.  $D\beta$  filogenética. d.  $D\beta$  funcional (binária) de modo reprodutivo. e. S. funcional de modo reprodutivo. f.  $D\beta$  funcional (frequência) de modo reprodutivo. g.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de canto. h. S. funcional de microhabitat de canto. i.  $D\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de canto. j.  $D\beta$  funcional (binária) de microhabitat de ovoposição. k. S. funcional de microhabitat de ovoposição. D $\beta$  funcional (frequência) de microhabitat de ovoposição.

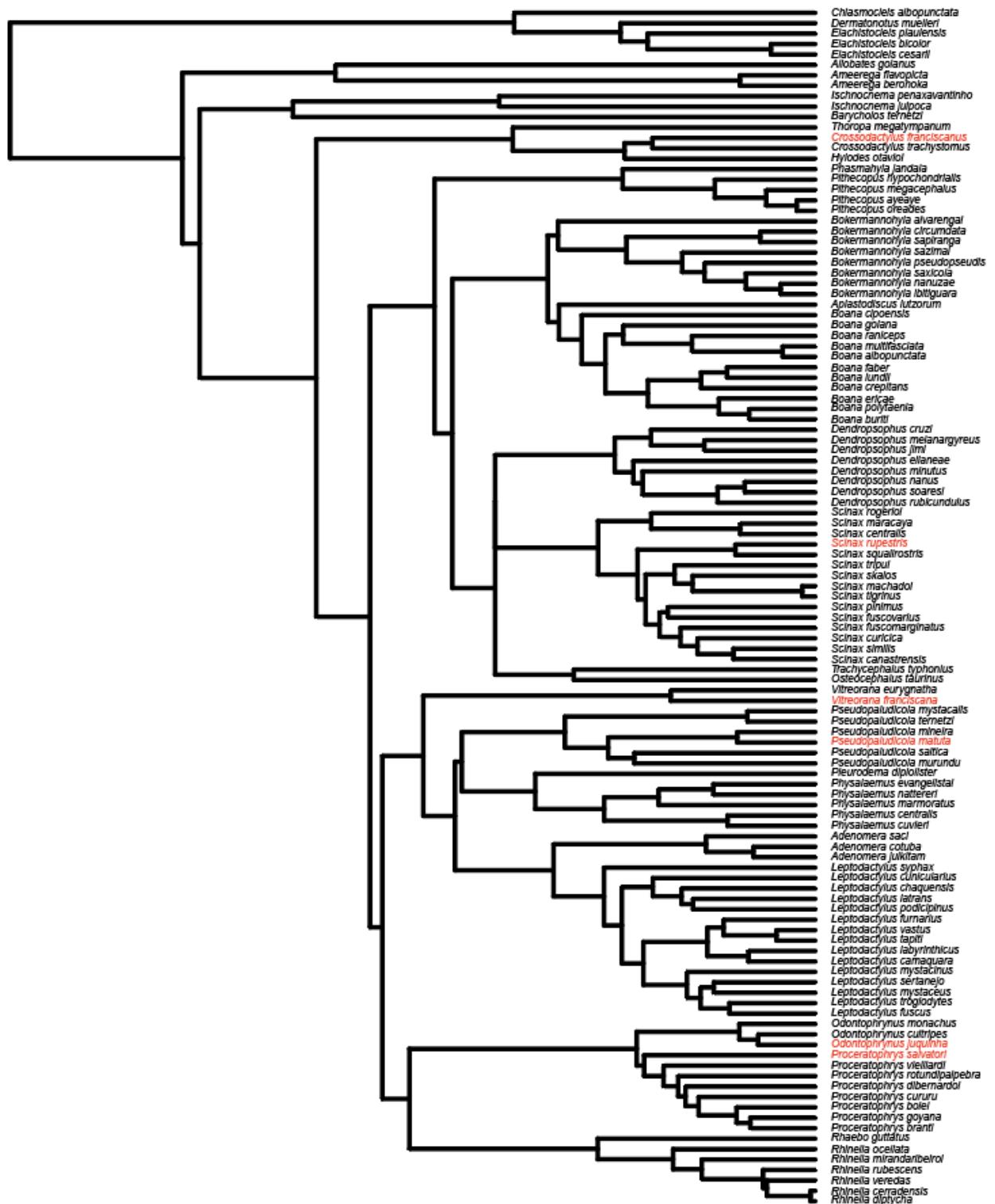


Figura S17. Árvore filogenética das espécies de interesse. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018. Espécies em vermelho, que não constam na filogenia de Jetz & Pyron 2018, foram incluídas com base em filogenias apresentadas por outros autores.

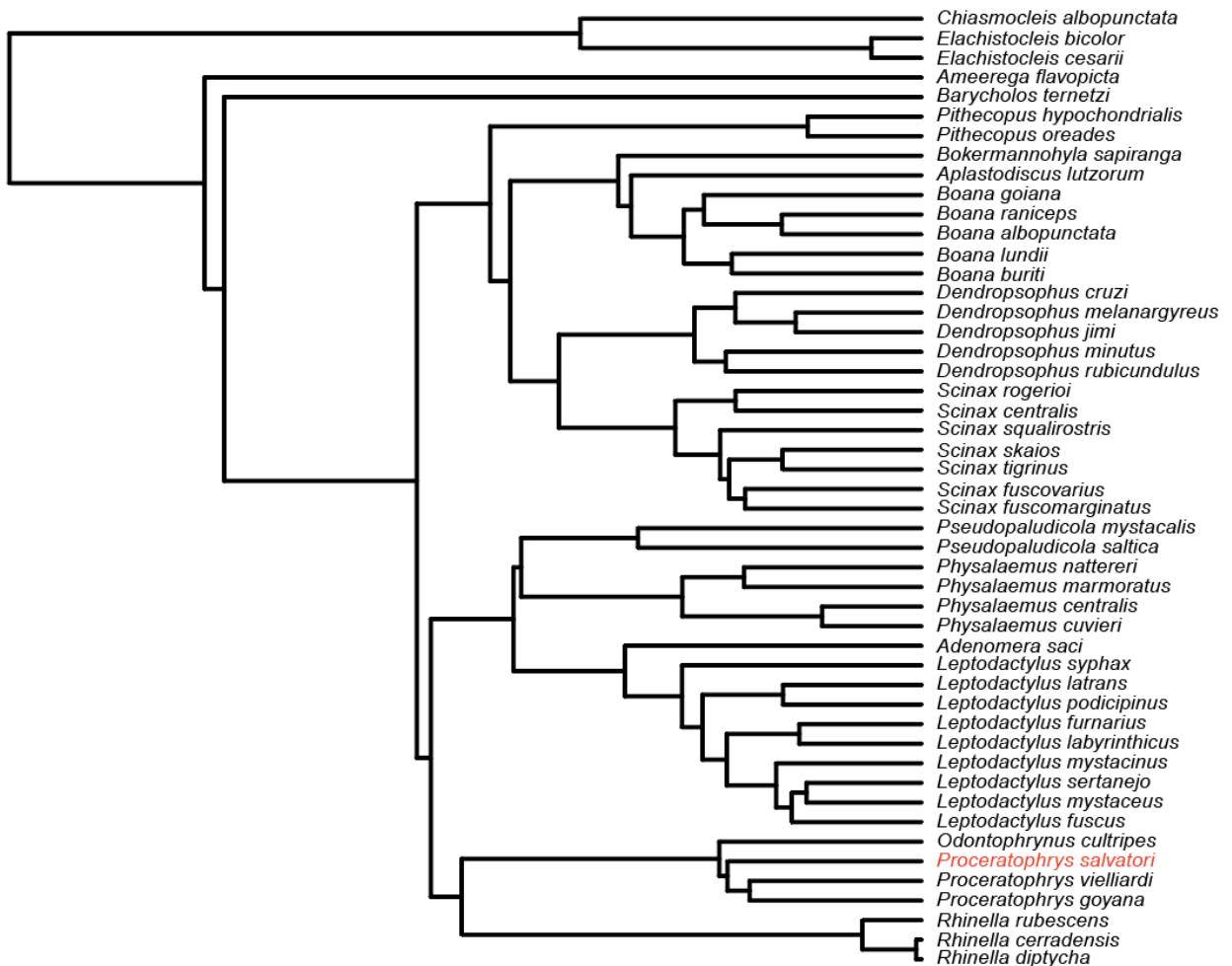


Figura S18. Árvore filogenética das espécies da Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veadinho. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018. Espécie em vermelho, que não consta na filogenia de Jetz & Pyron 2018, foi incluída com base em filogenia apresentada por outros autores.

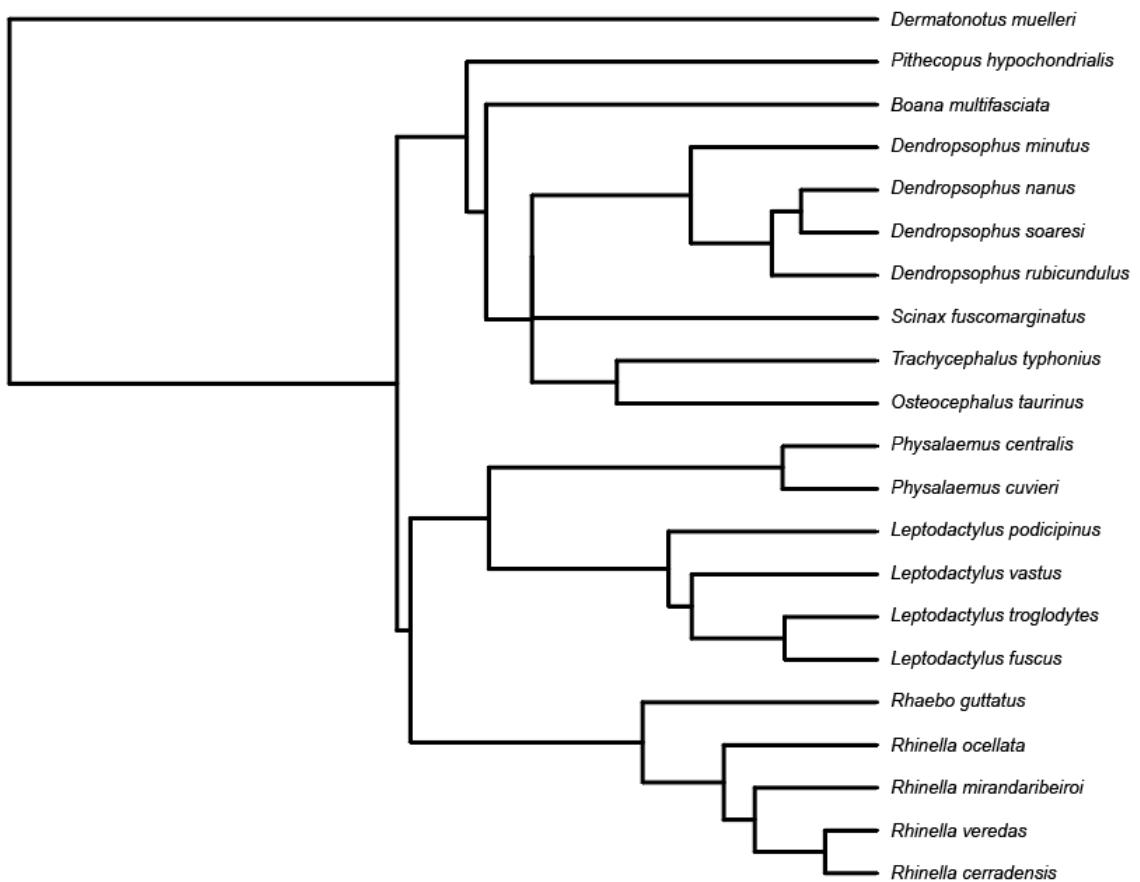


Figura S19. Árvore filogenética das espécie da Estação Ecológica Uruçuí-Una. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018.

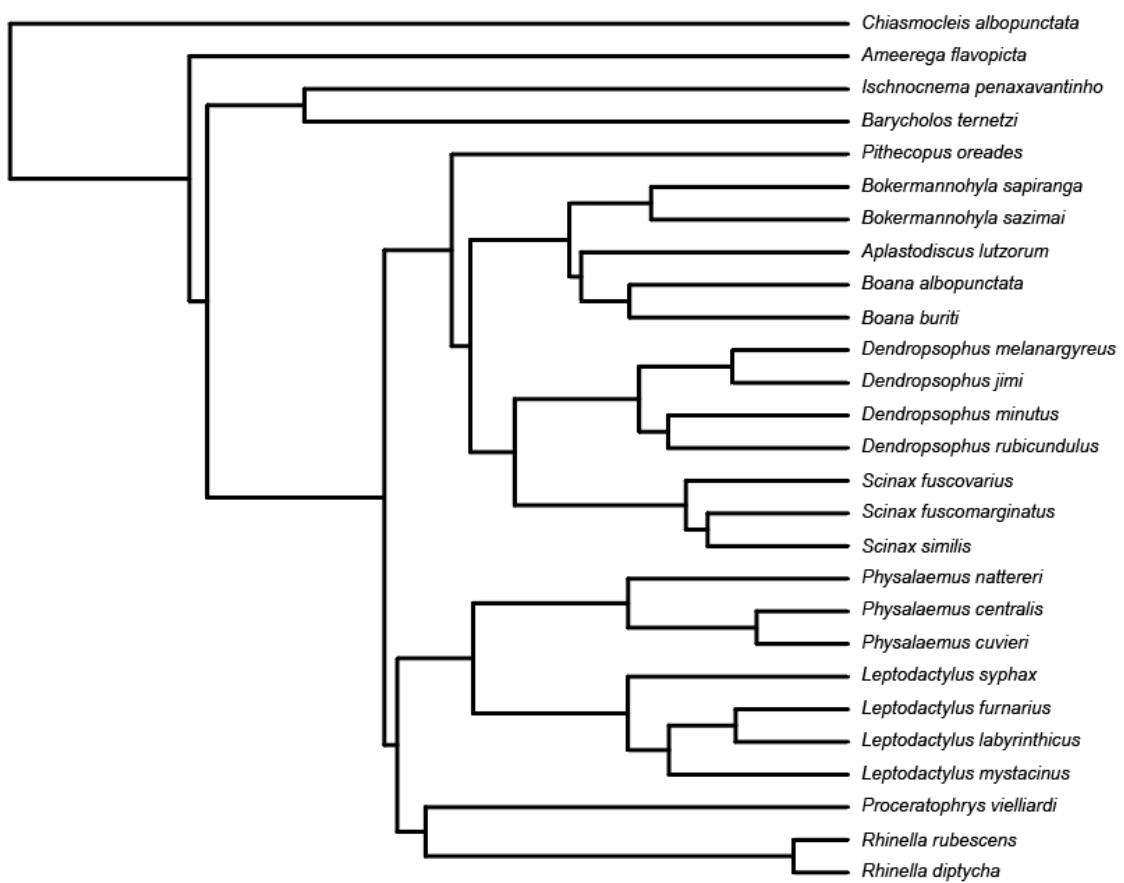


Figura S20. Árvore filogenética das espécie do Parque Estadual de Paracatu. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018.

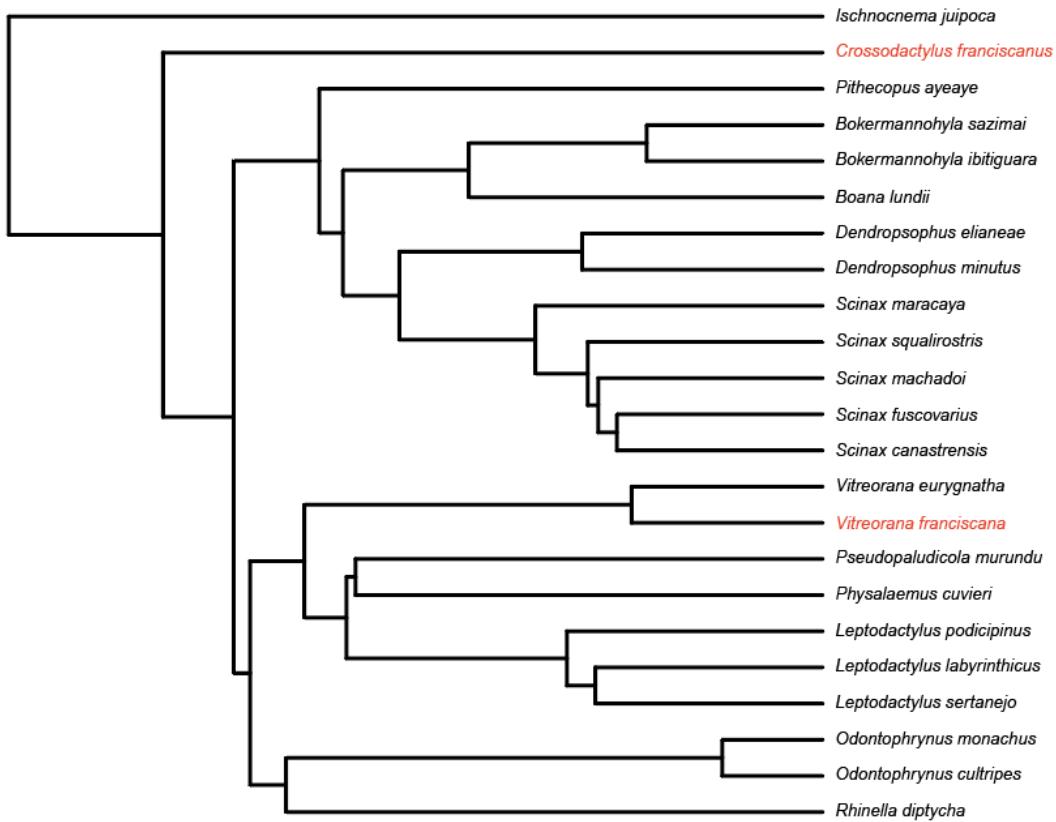


Figura S21. Árvore filogenética das espécies do Parque Nacional da Serra do Cipó. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018. Espécies em vermelho, que não constam na filogenia de Jetz & Pyron 2018, foram incluídas com base em filogenias apresentada por outros autores.

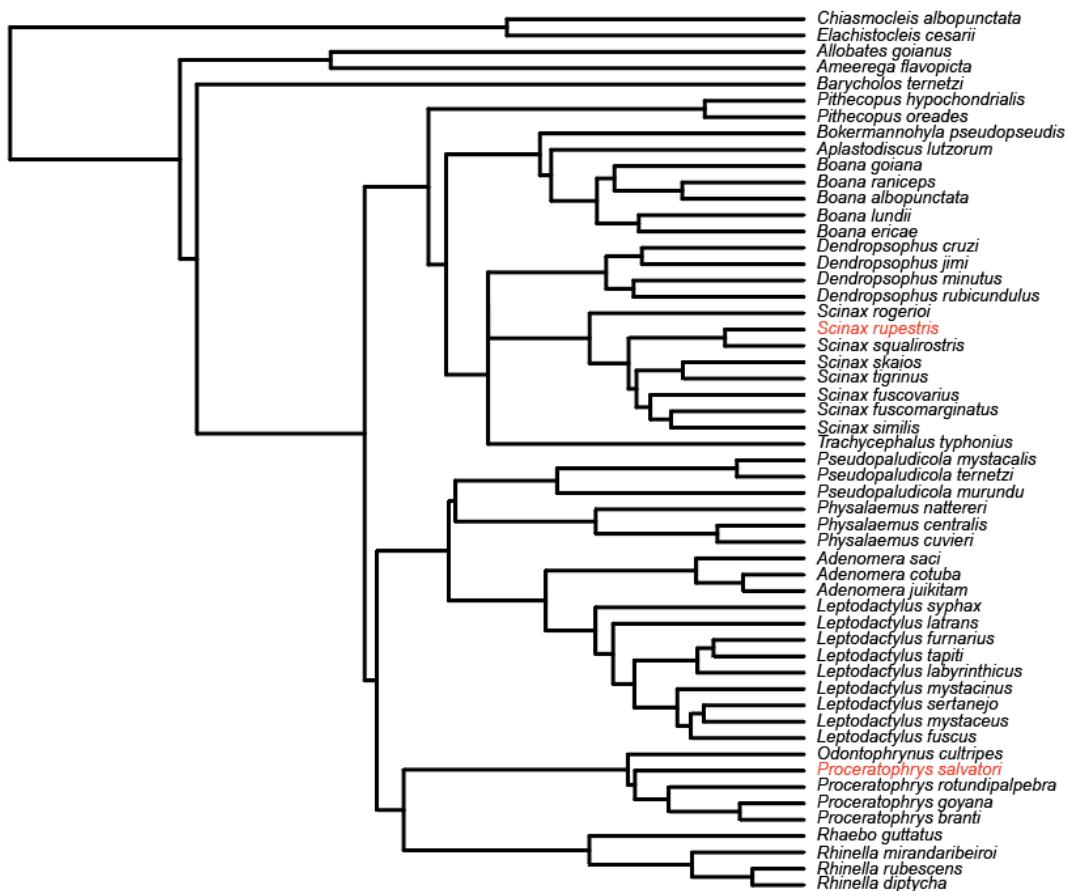


Figura S22. Árvore filogenética das espécie do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018. Espécies em vermelho, que não constam na filogenia de Jetz & Pyron 2018, foram incluídas com base em filogenias apresentada por outros autores.

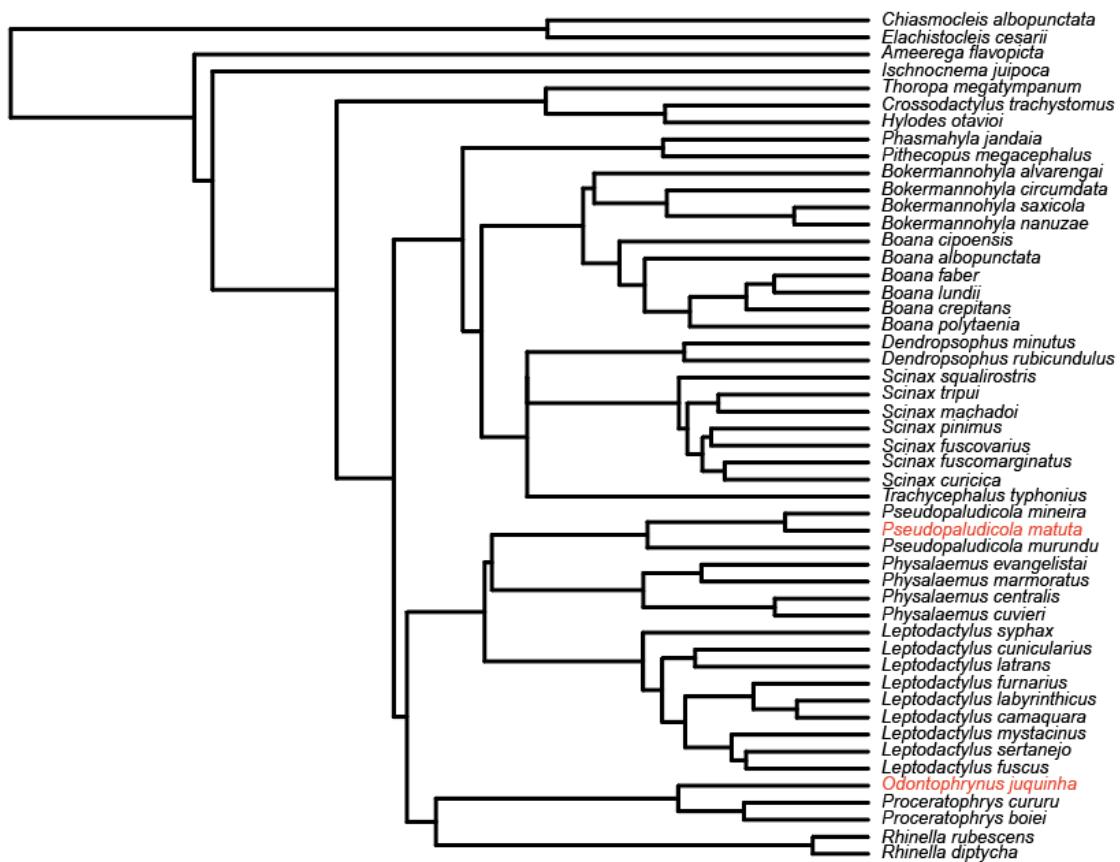


Figura S23. Árvore filogenética das espécies do Parque Nacional da Serra do Cipó. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018. Espécies em vermelho, que não constam na filogenia de Jetz & Pyron 2018, foram incluídas com base em filogenias apresentada por outros autores.

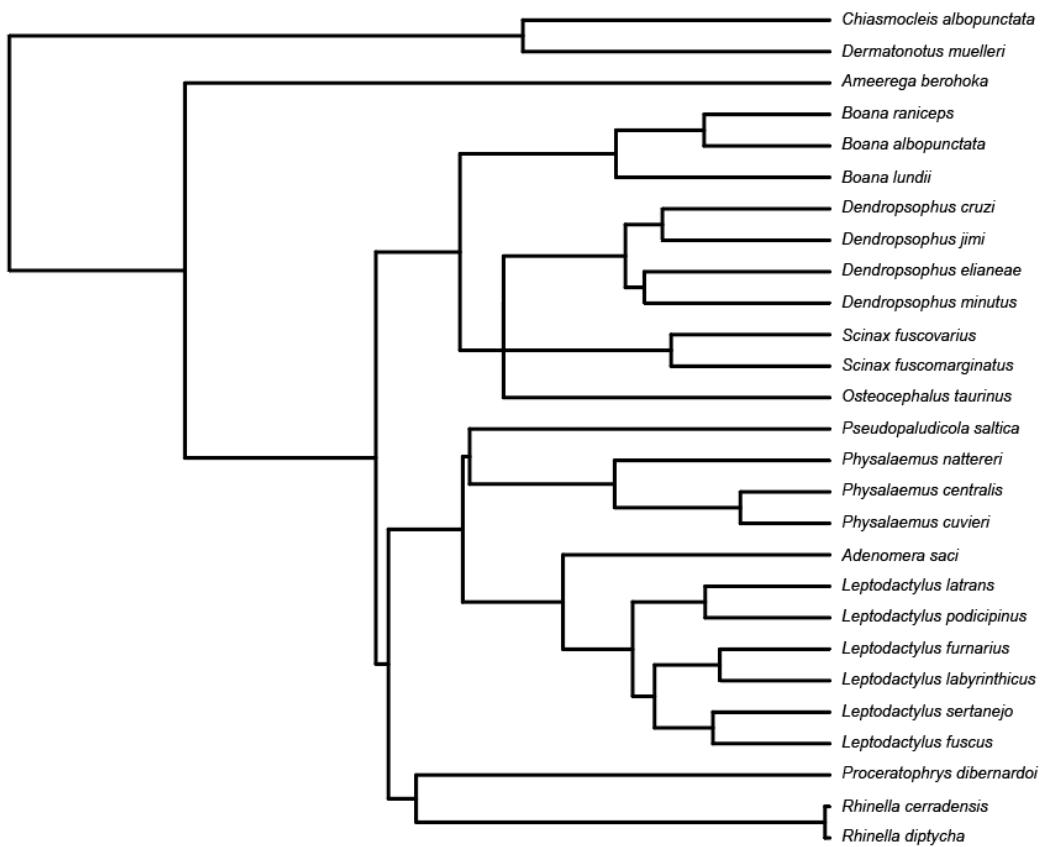


Figura S24. Árvore filogenética das espécie do Parque Nacional das Emas. Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018.

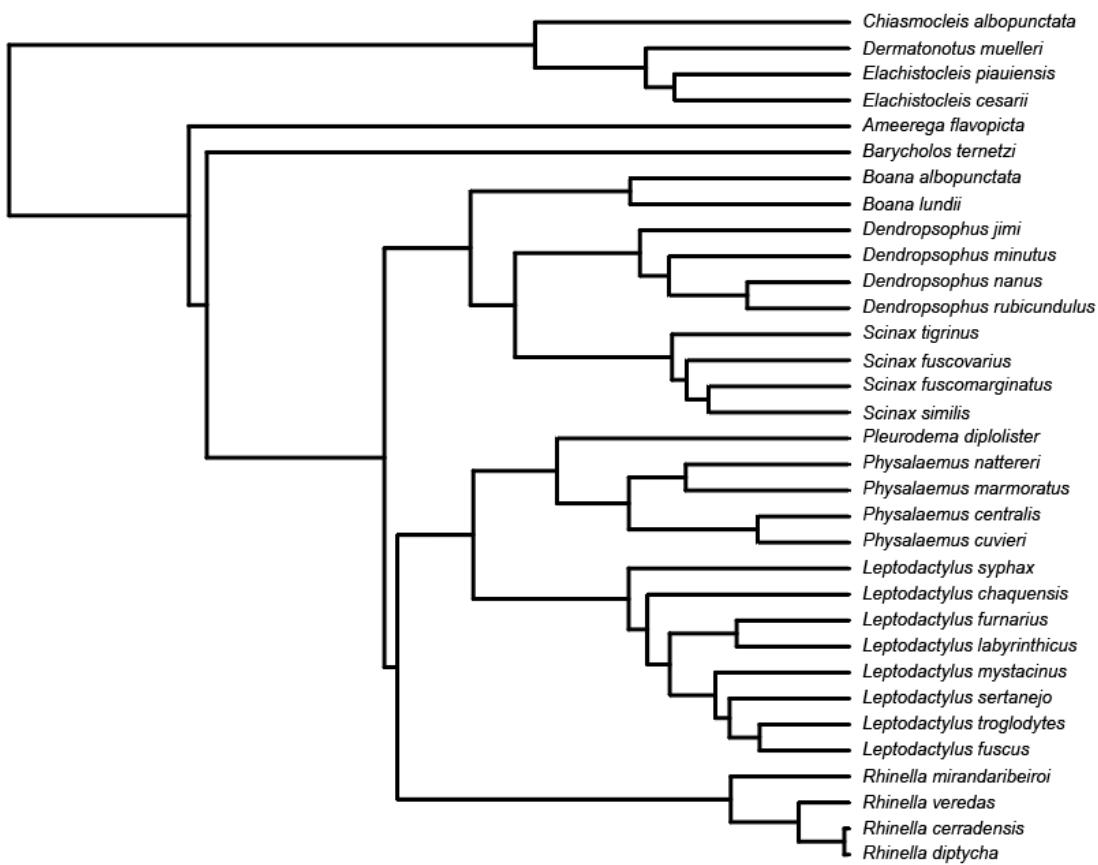


Figura S24. Árvore filogenética das espécies do Parque Nacional Grande Sertão Veredas.  
Árvore manipulada a partir da árvore de Jetz & Pyron 2018.