



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**TAXOCENOSE DE ANFÍBIOS ANUROS DE SERRAPILHEIRA EM MATA
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NA SERRA DA BODOQUENA, MATO GROSSO
DO SUL**

Wener Hugo Arruda Moreno

Dissertação apresentada à
Fundação Universidade Federal
de Mato Grosso do Sul, como
requisito à obtenção do título de
Mestre em Biologia Animal.
Área de concentração: Zoologia.

Orientador: Nelson Rufino de Albuquerque

Coorientador: Franco Leandro de Souza

Campo Grande, MS

Maio, 2022

**Taxocenose de anfíbios anuros de serrapilheira em mata
estacional semidecidual na Serra da Bodoquena, Mato Grosso
do Sul.**

Wener Hugo Arruda Moreno

Banca Examinadora:

Dr. Raul Costa Pereira – Membro Titular

Dr. Gabriel Paganini Faggioni – Membro Titular

Dr. Diego José Santana – Membro Titular

Dr.^a Karoline Ceron – Membro Suplente

Dr.^a Liliana Piatti – Membro Suplente

Campo Grande, MS

Maio, 2022

Sumário

Introdução Geral.....	4
Referências	5
Apresentação.....	7
Taxocenose de anfíbios anuros de serrapilheira em mata estacional semidecidual na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.	8
Resumo	9
Introdução.....	10
Materiais e Métodos	12
Resultados	15
Discussão	21
Agradecimentos	24
Referências	25

Introdução Geral

A região neotropical compreende com a maior riqueza de anfíbios anuros do mundo (Vasconcelos et al., 2019; Silva et al. 2019), simultaneamente este é o grupo de animais vertebrados com a maior taxa de espécies extintas ou em processo de extinção (IUCN, 2022). No Brasil foram registradas 1144 espécies de anuros (Segalla et al., 2021), assim tornando o Brasil, um dos países com maior diversidade de espécies de anuros do mundo.

Este valor alto de diversidade está correlacionado a heterogeneidade de habitats e variações climáticas nos ambientes. (Haddad & Prado, 2005; Cicheleiro, 2018). A exemplo da fragmentação de habitats e degradação ambiental, que são apontados como os principais responsáveis pela perturbação na dispersão das espécies, assim influenciando sua riqueza e abundância populacional (Johnston & Frid 2002; Funk et al. 2005, Condez, 2020). Através da especialização das espécies que utilizam de microhabitats característicos de uma área, a heterogeneidade ambiental se torna um grande fator que influencia na comunidade de anuros (Vasconcellos et al. 2019).

O aumento de estudos que realizam o monitoramento da história natural de anuros, como resultado geram listas para o conhecimento sobre a ocorrência espacial de espécies e estudos que avaliam os fatores que afetam a composição e padrões de distribuição nas diferentes fitofisionomias do cerrado, auxiliam a entender a organização do grupo nas diferentes áreas do cerrado, se tornando estudos importantes para a conservação e preservação da biodiversidade (Vaz-Silva et al.; 2015, Valdujo et al., 2013)

Estudos sobre os fatores que influenciam na diversidade da anurofauna de serrapilheira no cerrado que ainda pouco se conhece, mesmo que desempenhando um papel na regulação de nutrientes em ambientes florestais, os anuros de serrapilheira se destacam como um dos grandes integrantes do ecossistema através do seu uso do habitat para sua ecologia de predação e reprodução. (Oliveira, 2004; Dixo & Verdade, 2006; Silva & Rossa-Feres, 2007; Costa & Dias, 2019)

Tendo em vista o enriquecimento sobre o conhecimento sobre a diversidade de anfíbios anuros de serrapilheira e dos fatores que influenciam nos parâmetros da comunidade, realizamos o presente estudo nos entornos do Parque Nacional da Serra da Bodoquena em matas estacionais semidecíduais, Mato Grosso do Sul. Investigamos como a riqueza e abundância de espécies são influenciadas pela profundidade da camada de serrapilheira.

Referências

Cicheleiro, J. et al. (2018) Anuros de serrapilheira em diferentes fitofisionomias na Floresta Ombrófila Mista, Rio Grande do Sul, Brasil.

Condez, T. H. (2020) Efeitos da fragmentação da floresta na diversidade e abundância de anfíbios anuros e lagartos de serrapilheira em uma paisagem do Planalto Atlântico de São Paulo. *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo.

Costa, C. O. R. (2014). Influência dos efeitos da borda sobre a comunidade de anfíbios anuros de serrapilheira da Mata Atlântica da Estação Biológica de Boracéia, SP. *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo.

Costa, S. M. & Dias, E. J. R. (2019). Territorial behavior, vocalization and reproductive biology of *Allobates olfersioides* (Anura: Aromobatidae). *Iheringia. Série Zoologia*, v. 109.

Dixo, M. & Verdade, V. K. (2006). Herpetofauna de serrapilheira da reserva florestal de Morro Grande, Cotia (SP). *Biota Neotropica*, v. 6, n. 2, p. 0-0.

Funk, W. C. et al. (2005). Population structure of *Columbia* spotted frogs (*Rana luteiventris*) is strongly affected by the landscape. *Molecular ecology*, v. 14, n. 2, p. 483-496.

Haddad C. F. B. & Prado C. P. A. (2005), Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil, *BioScience*, Volume 55, Issue 3, March 2005, Pages 207–217, [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0207:RMIFAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0207:RMIFAT]2.0.CO;2)

IUCN, (2022). The IUCN Red List of Threatened Species. Acesso em 18 de Abril de 2022. <https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=100366&searchType=species>

Johnston, B. & Frid, L. (2002). Clearcut logging restricts the movements of terrestrial Pacific giant salamanders (*Dicamptodon tenebrosus* Good). *Canadian journal of zoology*, v. 80, n. 12, p. 2170-2177.

Segalla, M. V. et al. List of Brazilian amphibians. *Herpetologia Brasileira*, v. 10, n. 1, p. 121-216, 2021.

Vasconcelos, T. S. et al. (2019). Biogeographic patterns of South American anurans. *Switzerland: Springer International Publishing*,

Valdujo, P. H. et al. (2013) Environmental correlates of anuran beta diversity in the Brazilian Cerrado. *Ecography*, 36(6), 708–717. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07374.x>.

Vaz-Silva, W. et al. (2015). Revealing Two New Species of the *Rhinella margaritifera* Species Group (Anura, Bufonidae): An Enigmatic Taxonomic Group of Neotropical Toads. *Herpetologica*, 71(3), 212–222. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00039>.

Silva, F. R. & Rossa-Feres, D. C. (2007). Uso de fragmentos florestais por anuros (Amphibia) de área aberta na região noroeste do Estado de São Paulo. *Biota Neotropica*, v. 7, n. 2, p. 0-0.

Silva, G. E. et al. (2019). Heterogeneidade ambiental e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em três áreas de Cerrado sentido restrito no sudoeste goiano. *Ciência Florestal*, v. 29, n. 2, p. 924-940.

Oliveira, S. H. (2004). Diversidade de anuros de serrapilheira em fragmentos de Floresta Atlântica e plantios de *Eucalyptus saligna* no município de Pilar do Sul, SP. *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo.

Apresentação

Apresentamos esta dissertação em forma de artigo científico, onde identificamos a comunidade de anuros de serrapilheira nos entornos do Parque Nacional da Serra da Bodoquena e a investigação de como a profundidade de serrapilheira está relacionada a essa comunidade, seguimos as normas da revista *Herpetological Journal*.

Taxocenose de anfíbios anuros de serrapilheira em mata estacional semidecidual na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Wener Hugo Arruda Moreno¹, Franco Leandro de Souza², Nelson Rufino de Albuquerque².

¹Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Brasil.

²Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Brasil.

*Autor para correspondência: nelson_rufino@hotmail.com.

Resumo

A camada de serrapilheira é um importante elemento para manutenção da biodiversidade, com a formação de ilhas de umidade que são propiciadas por esse micro-habitat o tornando um abrigo para espécies que não toleram temperaturas elevadas e de baixa umidade, com o exemplo dos anfíbios anuros, tal fator assume uma influência na composição de espécies em suas escalas espaciais. Os objetivos do presente estudo foram: i) descrever a população (riqueza, abundância e densidade) de anuros que habitam a camada de serrapilheira em matas estacionais no entorno do Parque Nacional da Serra da Bodoquena e ii) investigar se a profundidade da camada de serrapilheira influencia nos parâmetros da comunidade (Riqueza e abundância de espécies). A riqueza local foi estimada com base na contagem acumulada de indivíduos de todas as espécies encontradas em cada parcela por meio de curvas de rarefação. Foram considerados para cada um dos 35 pontos amostrados, dados de abundância (números de indivíduos), riqueza de espécies (número de espécies) e diversidade através do índice de Shannon-Wiener. Para verificar os valores de beta diversidade total, substituição de espécies e aninhamento de espécies, utilizamos o Índice de dissimilaridade de Sørensen e seus coeficientes. Para investigar a ligação entre riqueza, abundância de espécies com a profundidade de serrapilheira, utilizamos o Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição binomial negativa. A curva de rarefação estimou aproximadamente 24 espécies com desvio padrão de 2,04, amostramos 19 espécies distribuídas em 5 famílias. *Rhinella scitula* e *Ameerega picta* foram as que apresentaram maior abundância e densidade. O número de espécies nas unidades amostrais variou de 1 a 10 e a abundância de 2 a 28. Beta diversidade geral apresentou um valor de 0,91, com substituição de espécies de 0,83 e aninhamento de espécies de 0,08. A riqueza de espécies não apresentou relação com a profundidade de serrapilheira, a abundância apresentou uma relação positiva e significativa ($z = 2,345$, $df = 0,0574$, $p = 0,019$).

Introdução

Estudos sobre uso do ambiente por anfíbios conduzidos em diversas regiões têm contribuído para a compreensão da dinâmica populacional e de comunidades, os quais têm demonstrado que segregações espaciais e temporais são aspectos importantes para a coexistência das espécies por meio da seleção de locais propícios às suas atividades (Goyannes-Araújo et al., 2015; Leite-Filho et al., 2017; Luza et al., 2018). Nas florestas, a camada de serrapilheira constitui-se em importante elemento de manutenção da biodiversidade (e.g., Yang et al., 2014; Cantarelli et al., 2015; Bertoluci et al., 2021), pois além de contribuir com a heterogeneidade do ambiente pelo acúmulo de materiais vegetais depositados na superfície do solo, também favorece a ciclagem de nutrientes durante os processos de produção e decomposição (Graça, 2021; Lin et al., 2021).

O estado de Mato Grosso do Sul engloba áreas que abrangem distintas fitofisionomias como as matas estacionais semidecíduas e as veredas associadas aos biomas, pantanal, cerrado e chaco, com componentes florísticos e faunísticos particulares, formando um mosaico de habitats (muitas vezes integrados), distribuídos ao longo de um vasto território, proporcionando um imenso campo de pesquisa e estudos de ambientes naturais (Graciolli et al., 2017). Particularmente as matas estacionais (deciduais, semideciduais ou semideciduais aluviais, essas últimas ao longo dos rios; sensu Veloso et al., 1991) ou matas secas, são formações que têm se mostrado importantes em termos biogeográficos e de manutenção da biodiversidade local de anuros (Souza et al., 2010; Souza et al., 2017; Piva et al., 2020). Entretanto, estas formações florestais estão sendo fortemente impactadas por atividades como mineração de calcário, exploração madeira e abertura de pastagens, tornando-se um dos ecossistemas mais ameaçados na região neotropical (Miles et al., 2006; Pennington et al., 2006; Mourão & Lino, 2021).

O fato da maioria das espécies arborícolas das matas secas serem decíduas (Pennington et al., 2006), inclusive aquelas encontradas ao longo dos rios, faz com os ambientes associados à essa fitofisionomia sejam marcadamente sazonais e dinâmicos. A estrutura da vegetação é tida como um dos principais componentes do habitat que influenciam a composição de

espécies de anuros em diferentes escalas espaciais (Vasconcelos et al., 2011; Dias-Terceiro et al., 2015; Valério et al., 2016). Uma vez que esses animais exibem alta dependência da qualidade ambiental, fatores abióticos são importantes variáveis para moldar as comunidades (De Sá et al., 2014; Caldas et al., 2019). Assim, ilhas de umidade propiciadas por esses ambientes ciliares encontrados envoltos por uma matriz normalmente mais seca, como os cerrados, mostram-se como importantes áreas de refúgios para organismos que não suportam temperaturas elevadas e baixa umidade no ambiente (Tidon, 2006; Silva & Rossa-Feres, 2007).

O hábitat definido pela serrapilheira abriga grande diversidade de espécies da herpetofauna neotropical, particularmente anfíbios (e.g., Rocha et al., 2001; Van Sluys et al., 2007; Siqueira et al., 2009; Oliveira et al., 2013; Rievers et al., 2014; Siqueira et al., 2014). Por serem, muitas vezes, úmidos e com abundante matéria orgânica, a serrapilheira disponibiliza recursos importantes em termos de dieta e abrigo para muitas espécies (Vitt & Caldwell, 1994; Van Sluys et al., 2007; Oliveira & Haddad, 2015) o que, associada com outras características estruturais como volume e biomassa, umidade e topografia reflete em padrões de ocupação sazonal e variações demográficas de comunidades de anfíbios nesses ambientes (Allmon, 1991; Giaretta et al., 1997; Vonesh, 2001; Watanabe et al., 2005; Van Sluys et al., 2007). Apesar do crescente acúmulo de informações sobre diversidade de anfíbios de serrapilheira, a vasta maioria dos estudos foi desenvolvida em regiões dominadas por Floresta Amazônica e Mata Atlântica, no entanto, são relativamente poucos os estudos com o objetivo de compreender a influência de fatores ambientais nas comunidades de anuros de serrapilheira nestes biomas (ver revisão em Siqueira et al., 2014; Vagmaker et al., 2020).

Uma vez que muitas comunidades de anfíbios podem estar sofrendo intenso processo de perda de espécies devido à constante alteração de habitat proporcionada por atividades antrópicas (Arntzen et al., 2017; Nowakowski et al., 2017; Allingham et al., 2020; Goldspiel et al., 2019), pesquisas que considerem variações em parâmetros ecológicos e demográficos (riqueza e abundância) das diversas comunidades configuram-se importantes para o acúmulo de informações.

Assim, o objetivo do presente estudo foi descrever a riqueza, abundância e a beta diversidade de espécies no entorno do PARNA da Serra da Bodoquena em mata estacional semidecidual. Investigar se a riqueza e abundância de espécies estão relacionadas a profundidade da camada de serrapilheira. Bem como contribuir para o conhecimento sobre a biodiversidade e conservação da mata estacional semidecidual do Estado de Mato Grosso do Sul.

Materiais e Métodos

Local de estudo

O Parque Nacional da Serra da Bodoquena (21°08'02" a 20°38'26" S; 56°48'31" a 56°44'28" O) (Figura 1), com cerca de 77.000 ha está localizado nos municípios de Bonito, Bodoquena, Jardim e Porto Murtinho, na porção centro-sul de Mato Grosso do Sul, sendo a única unidade de conservação federal implantada inteiramente dentro do estado (ICMBio, 2013). A característica marcante da área é sua formação geológica, cujos componentes principais são rochas calcárias, favorecendo a formação de cavernas, sumidouros e ressurgências (Sallun Filho et al., 2004), caracterizando assim um ambiente tipicamente cárstico (Ford & Williams, 2007). A temperatura média anual oscila entre 20 e 22 °C e a precipitação média anual entre 1300 e 1700 mm, sendo as maiores precipitações entre os meses de outubro e abril, com períodos de seca entre maio e setembro. As altitudes variam entre 450 e 800 m e a vegetação predominante é uma matriz de cerrado envolvendo uma amostra significativa de florestas estacionais deciduais submontanas (ICMBio, 2013), embora extensas manchas de matas estacionais semidecíduais e matas estacionais semidecíduais aluviais também sejam encontradas no parque (Uetanabaro et al., 2007).

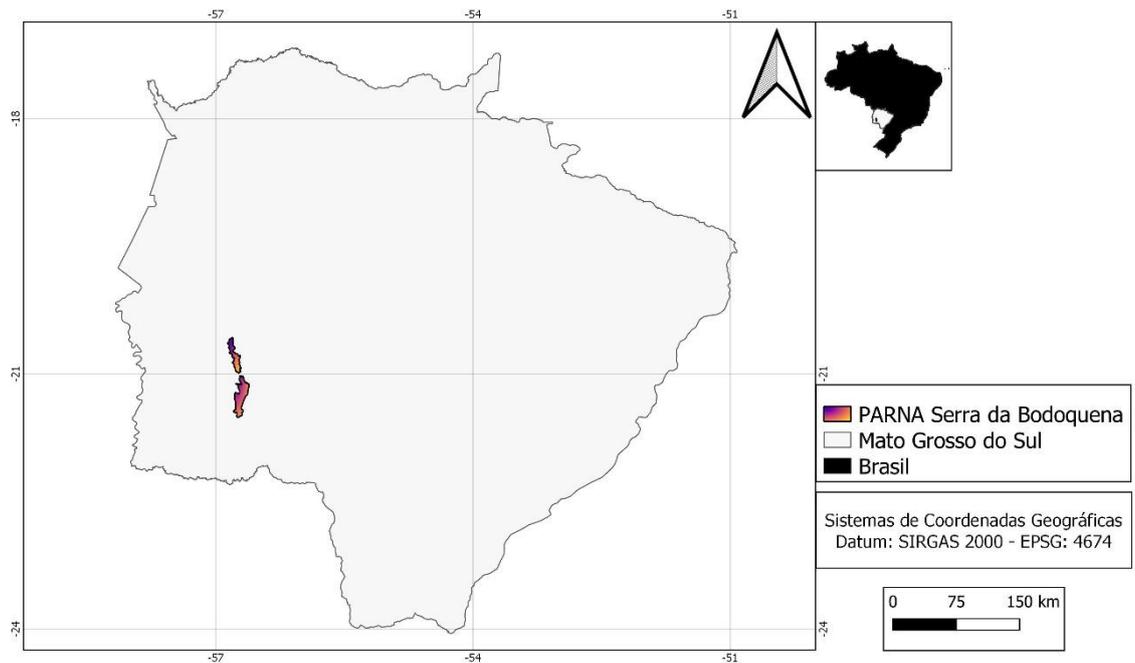


Figura 1. Estado de Mato Grosso do Sul, destacando a localização do PARNA da Serra da Bodoquena.

Trabalho em campo

As amostragens foram realizadas durante cinco dias/mês entre novembro e março nos anos de 2017 e 2018. Foram definidos 35 pontos de amostragem em áreas de acesso a formações florestais (mata estacional semidecidual) no entorno do PARNA Serra da Bodoquena (Figura 2). Com uma distância mínima de 200 metros entre um ponto e outro, e para cada um foi estabelecido uma parcela ao longo das matas aluviais de 20x100 metros (2000m²), onde foram feitas procuras ativas noturnas (18 às 00h) por uma pessoa, sendo uma hora para cada parcela. Para cada parcela, foram efetuadas cinco medidas em pontos aleatórios da profundidade da camada de serrapilheira (milímetros), sendo considerada para as análises a profundidade média dessas cinco medidas (Van Sluys et al., 2007).

Exemplares-testemunho foram mortos com Lidocaína a 5%, fixados em formaldeído a 10%, conservados em álcool 70% e depositados na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, ZUFMS (Licença Sisbio no 10379).

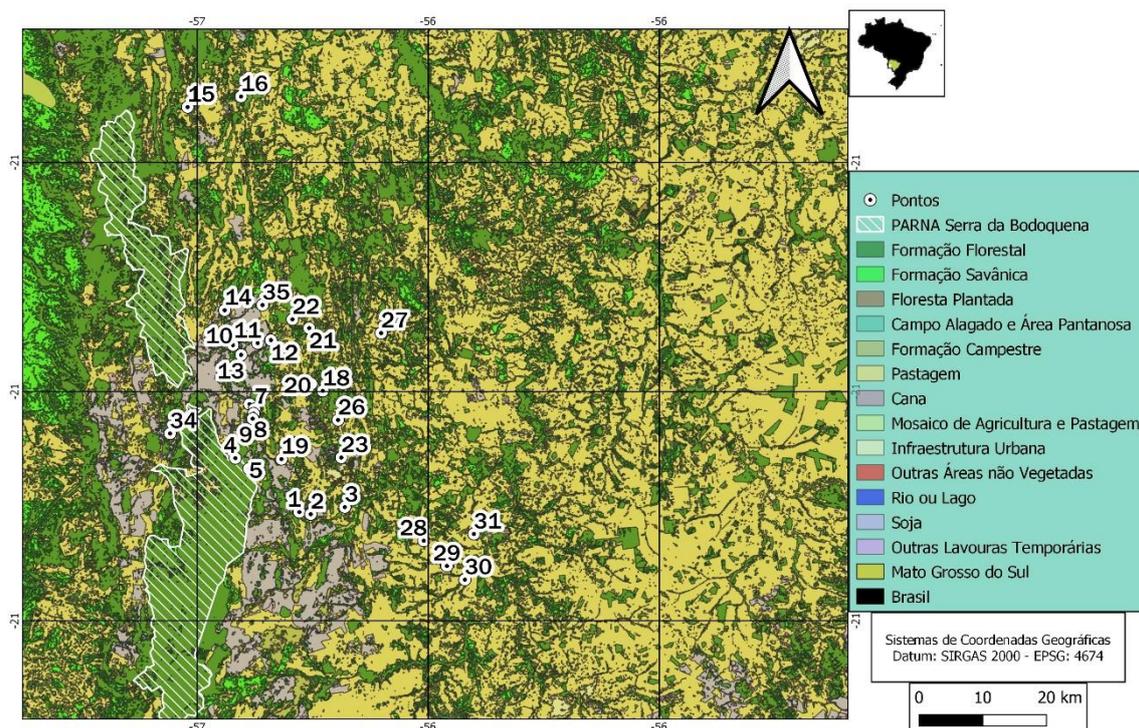


Figura 2. Pontos de coleta e cobertura do solo no entorno do PARNA da Serra da Bodoquena, MS.

Análises estatísticas

A riqueza local de espécies foi estimada com base na contagem acumulada de indivíduos de todas as espécies amostradas em cada parcela por meio de curvas de rarefação, utilizando-se o índice não paramétrico Jackknife 1 após 1000 aleatorizações dos dados pelo método Monte Carlo, usando-se o software EstimateS (Colwell, 2005).

Consideramos para cada ponto dados de abundância (número de indivíduos de cada espécie), Índice de Diversidade de Shannon-Wiener total (Magurran, 2004) e a riqueza de espécies (Rocha et al., 2001; Van Sluys et al., 2007; Siqueira et al., 2009). Estimamos a densidade de cada espécie da comunidade na área dividindo o número de indivíduos pela área amostrada, multiplicada por 100 m² (anuros/100 m²).

Determinamos a diversidade beta utilizando os valores de dissimilaridade entre locais e a análise par-a-par com base em dados de presença e ausência de espécies dentro de uma região. Em nosso estudo, o índice dissimilaridade de Sorensen indicou o nível de diversidade beta absoluta dentro de cada ponto,

enquanto a análise par-a-par foi usado para comparar as diferenças relativas na diversidade beta entre os pontos. Para ambos os índices, os cálculos foram baseados na dissimilaridade de Sorensen, resultando nos três coeficientes a seguir: (1) coeficiente de Sorensen (ou seja, uma medida de diversidade beta geral, (β_{sor}/Sor)), (2) coeficiente de Simpson (ou seja, uma medida de substituição de espécies isento de aninhamento resultante da diferença de riqueza de espécies (β_{sim}/sim)) e (3) um coeficiente que mede a diversidade beta resultante do aninhamento (β_{sne}/sne) (Baselga, 2010; Legendre, 2014). Assim inferimos os componentes da beta diversidade da área amostrada, em relação a substituição de espécies ou a perda de espécies ao longo dos pontos amostrados. As análises foram feitas com o programa R 4.1.1 (R Core Team, 2021) e pacote Rbetapart. (Baselga & Orme, 2012).

Verificamos os dados para autocorrelação espacial através do Índice de Moran I, onde seu valor varia de -1 a +1. Um valor igual a 0 indica a ausência de correlação espacial. Valores positivos próximos indicam uma autocorrelação espacial positiva (áreas com valores similares aos seus vizinhos), e os valores negativos indicam autocorrelação espacial negativa. Por fim, os valores próximos a zero sugerem uma autocorrelação espacial muito baixa. No caso do resultado diferente de 0, o teste de pseudo-significância que gera permutações associados aos atributos em cada ponto produzindo um novo arranjo espacial com valores redistribuídos em cada ponto (Anselin, 1995, Luzardo et al., 2017). O Índice de Moran e o teste de pseudo-significância foram calculados no software GeoDa 1.20 (Anselin e al., 2006)

Testamos se a variável profundidade de serrapilheira estava relacionada à variação da riqueza e abundância de espécies. Para isso montamos um modelo onde a variação da riqueza e abundância em função da profundidade de serrapilheira, assim rodados os Modelos Lineares Generalizados (GLM), através de uma regressão binomial negativa utilizando o pacote MASS (Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition).

Resultados

A curva de rarefação, indicou 23,86 espécies ao passo que foram amostradas com desvio padrão de 2,04 (Figura 3), onde a curva em ascendência

não alcançou a estabilidade (curva em 80% de eficiência de coleta).

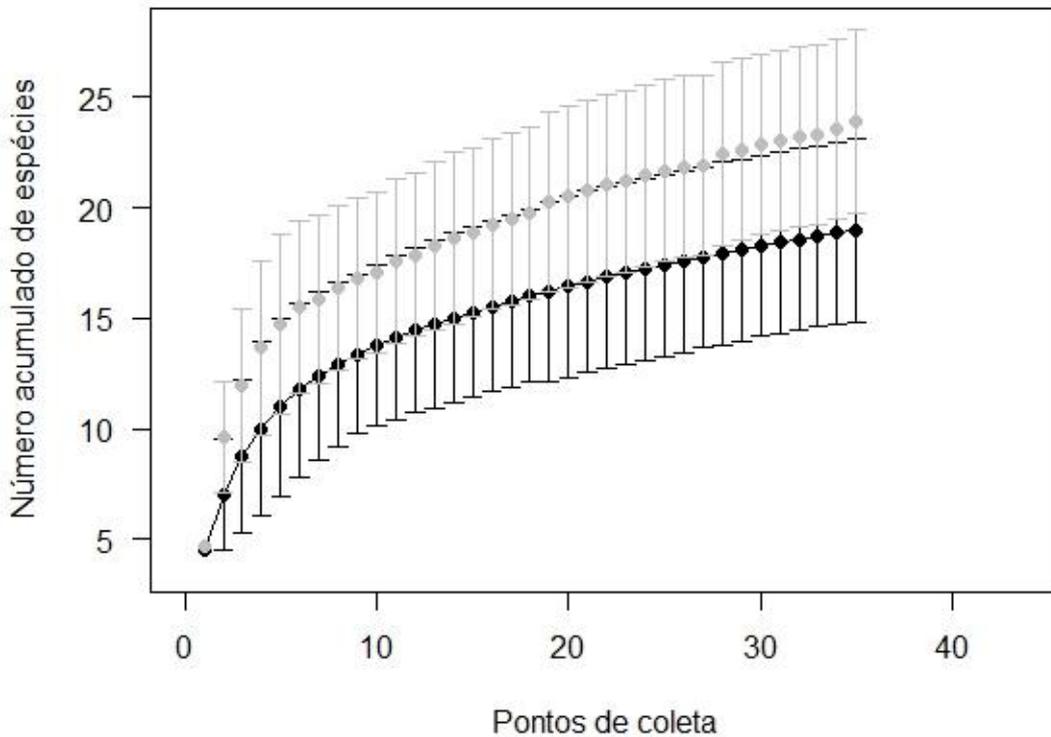


Figura 3. Curva de rarefação de espécies, por meio de Jackknife de primeira ordem após 1000 aleatorizações. Riqueza observada (pontos pretos) e estimada (pontos cinzas).

No presente trabalho foram registradas 19 espécies de anfíbios anuros que corresponde à 19,79% de anuros conhecidos para o estado de Mato Grosso do Sul, distribuídas em 10 gêneros e 5 famílias (Tabela 1), tendo como a maior representante a família Leptodactylidae com 12 espécies. Seguindo a distribuição em família: Microhylidae (3), Bufonidae (2), Phyllomedusidae (2), Craugastoridae (1) e Dendrobatidae (1). *Rhinella scitula* e *Ameerega picta* foram as espécies que apresentaram maior abundância (Figura 4 A e B).

Tabela 1. Espécies coletadas no entorno do PARNA da Serra da Bodoquena.

Família	Espécie
Bufonidae	<i>Rhinella diptycha</i> (Cope, 1862)
	<i>Rhinella scitula</i> (Caramaschi & Niemeyer, 2003)
Craugastoridae	<i>Pristimantis</i> sp. (Jiménez de la Espada, 1870)
Dendrobatidae	<i>Ameerega picta</i> (Tschudi, 1838)
	<i>Adenomera diptyx</i> (Boettger, 1885)
	<i>Leptodactylus macrosternum</i> (Cei, 1950)
	<i>Leptodactylus elenae</i> (Heyer, 1978)
	<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)
	<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)
	<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)
	<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)
	<i>Leptodactylus syphax</i> (Bokermann, 1969)
	<i>Physalaemus albonotatus</i> (Steindachner, 1864)
	<i>Physalaemus cuvieri</i> (Fitzinger, 1826)
	<i>Physalaemus nattereri</i> (Steindachner, 1863)
	<i>Pseudopaludicola falcipes</i> (Hensel, 1867)
	Microhylidae
<i>Dermatonotus muelleri</i> (Boettger, 1885)	
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	
Phyllomedusidae	<i>Phyllomedusa sauvagii</i> (Boulenger, 1882)
	<i>Pithecopus azureus</i> (Cope, 1862)



Figura 4. Espécies mais abundantes no entorno do PARNA da Serra da Bodoquena. (A) *Rhinella scitula* e *Ameerega picta* (B) respectivamente. Fotos de Franco L. Souza.

O número de espécies nas unidades amostrais variou de 1 a 10 e a abundância de 2 a 28 (Figura 5 A e B). O Índice de Diversidade de Shannon-Wiener total foi de 2,197138. Os valores da média, mediana, desvio padrão e variância (Tabela 2). Os valores de média e mediana apresentam proximidade, indicando não haver uma alta discrepância para os pontos.

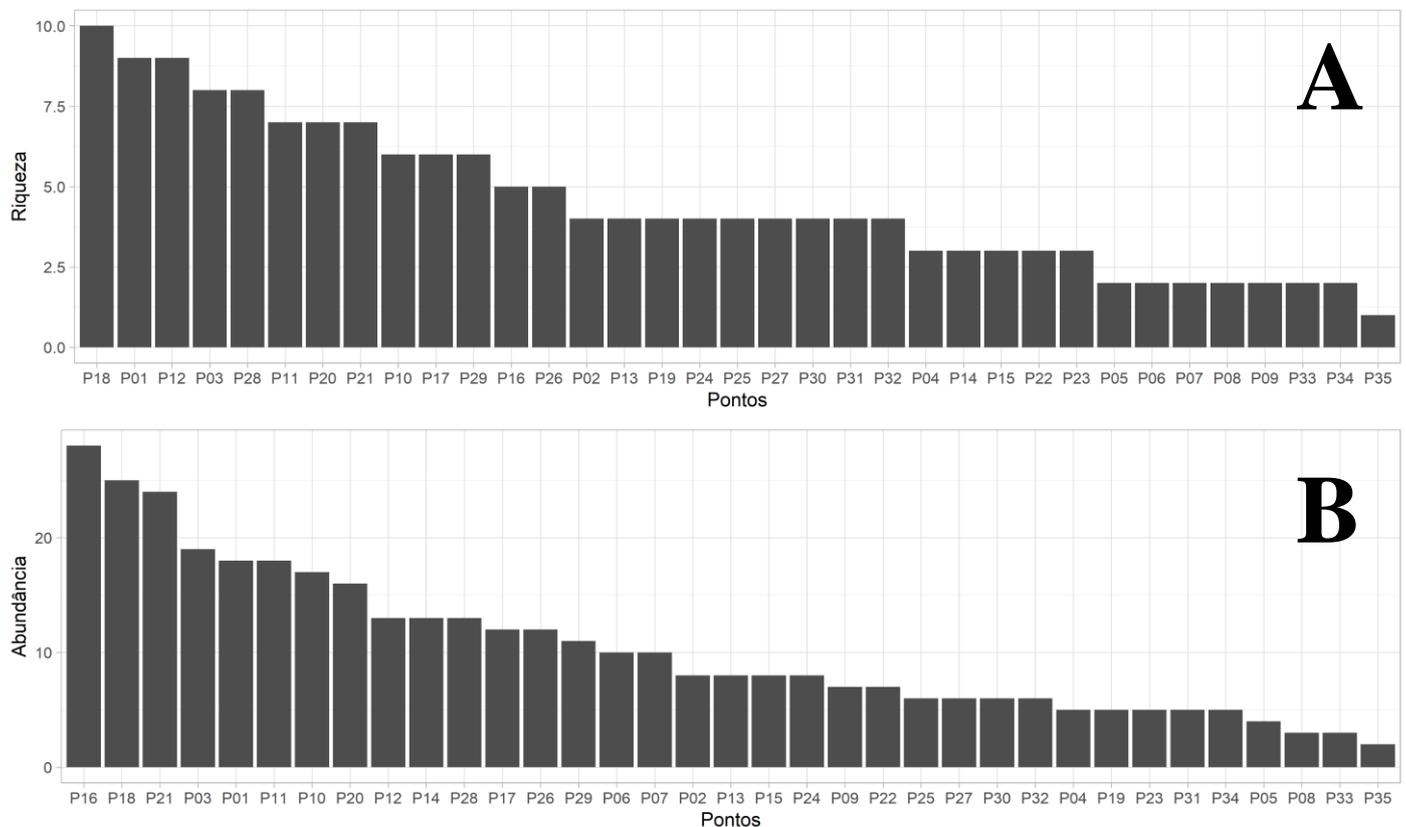


Figura 5. Riqueza (A) e abundância (B) de espécies de anuros por pontos no PARNA Serra da Bodoquena.

Tabela 2 : Legenda: S – Número de espécies; H' – Índice de Diversidade de Shannon-Wiener; S^2 - Variância; S – Desvio Padrão.

Variável	Média	Mediana	S^2	S	Total
S	4,543	4	5,608403	2,368207	10
H'	1,195	1,2425	0,2545401	0,5045196	2,19

De forma geral, as espécies com maior abundância e densidade no entorno do PARNA da Serra da Bodoquena foram *R. scitula* (14,43 indivíduos /m²) e *A. picta* (12,71 indivíduo/m²). As espécies com as menores abundâncias e densidade foram *Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus syphax* e *Physalaemus cuvieri* com 0,14 indivíduos/m² (Tabela 6).

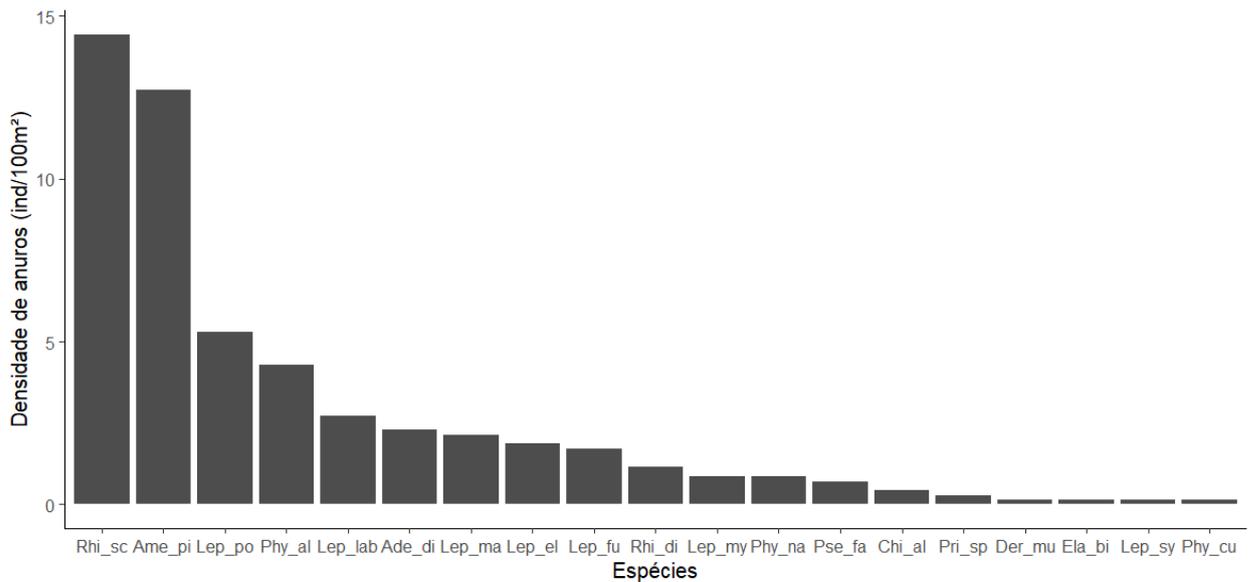


Figura 6. Densidade de anuros no PARNA Serra da Bodoquena. (Rhi_sc) *Rhinella scitula*, (Ame_pi) *Ameerega picta*, (Lep_po) *Leptodactylus podicipinus*, (Phy_al) *Physalaemus albonotatus*, (Lep_la) *Leptodactylus labyrinthicus*, (Ade_di) *Adenomera diptyx*, (Lep_ma) *Leptodactylus macrosternum*, (Lep_el) *Leptodactylus elenae*, (Lep_fu) *Leptodactylus fuscus*, (Rhi_di) *Rhinella diptycha*, (Lep_my) *Leptodactylus mystacinus*, (Phy_na) *Physalaemus nattereri*, (Pse_fa) *Pseudopaludicola falcipes*, (Chi_al) *Chiasmocleis albopunctata*, (Pri_sp) *Pristimantis sp.*, (Der_mu) *Dermatonotus muelleri*, (Ela_bi) *Elachistocleis bicolor*, (Lep_sy) *Leptodactylus syphax*, (Phy_cu) *Physalaemus cuvieri*.

Não houve autocorrelação espacial significativa para os dados de abundância (I Moran = -0,021, pseudo p-value = 0,449). Os dados de riqueza de espécies apresentaram uma autocorrelação espacial positiva, porém com um valor próximo a 0 e com valor pouco significativo (I de Moran= 0,144 e pseudo p-value= 0,048).

Tabela 3. Resultados da autocorrelação espacial. Valores positivos indicam autocorrelação positiva, valores negativos indicam autocorrelação negativa. Significância através do pseudo p-value ($p < 0,05$).

Variáveis	Índice Local de Moran I	Pseudo p-value	z-value
Abundância	-0,021	0,449	0,0701
Riqueza	0,144	0,048	1,7209

A diversidade beta total da área apresentou um valor de 0,9140577, (β_{sor}/Sor) (Figura 7A), os componentes da beta diversidade entre as localidades

mostram que ocorre uma troca de espécies em 0,8329356 (β_{sim}/sim) (Figura 7 B) e aninhamento de 0,08112214 (β_{sne}/sne) (Figura 7 C).

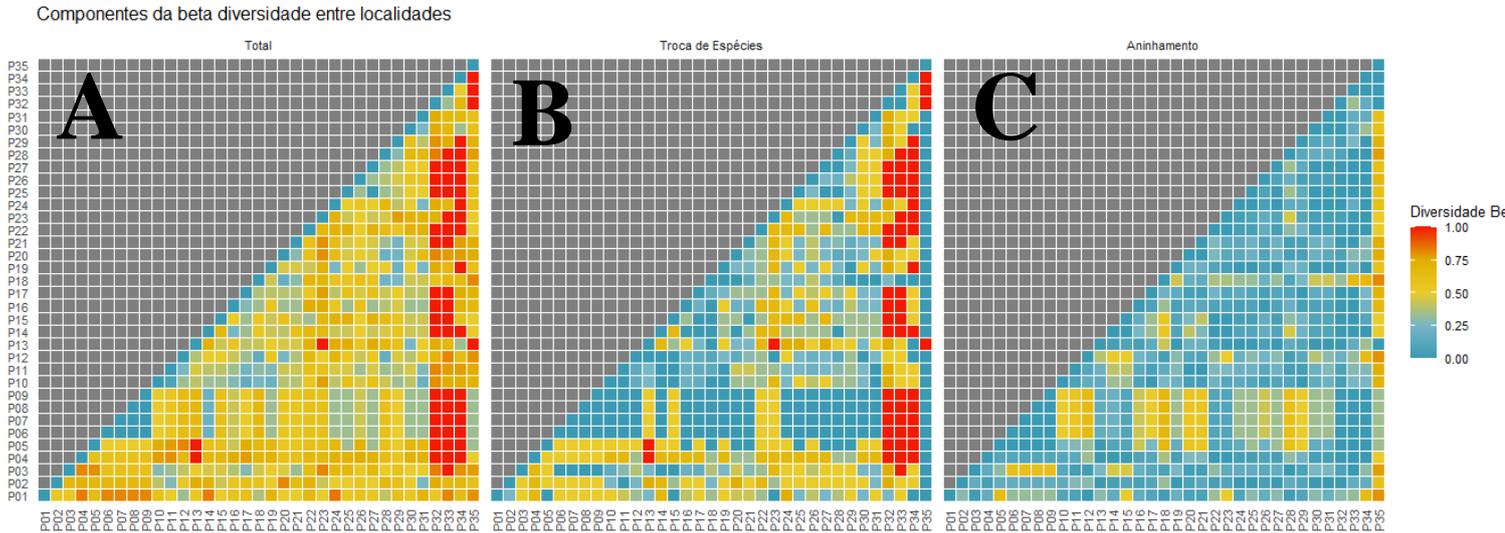


Figura 7. Componentes da Beta diversidade, valores variam de 0 a 1. (A) Representação da beta diversidade total (β_{Sor}); (B) Representação da troca de espécies (β_{sim}); (C) Representação do aninhamento de espécies (β_{sne})

Os resultados das GLM's entre riqueza e abundância de espécies em função da profundidade de serrapilheira. No modelo entre riqueza de espécies e profundidade de serrapilheira, não observamos uma relação significativa entre elas ($p > 0,05$; Tabela 4). Houve relação positiva e significativa entre a abundância de espécies e a profundidade de serrapilheira ($z = 2,345$, $df = 0,0574$, $p = 0,019$; Tabela 5).

Tabela 4. Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) mostrando a relação entre o número de riqueza de espécies e a profundidade de serrapilheira.

	Estimade	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	1,22374	0,21117	5,795	6.83e-09
Profundidade de Serrapilheira	0,08622	0,04769	1,808	0,0706

Tabela 5. Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) mostrando a relação entre o número de abundância de espécies e a profundidade de serrapilheira.

	Estimade	Std. Error	z-value	Pr(> z)
Intercept	1,8068	0,2456	7,349	2,00E-13
Profundidade de Serrapilheira	0,1346	0,0574	2,345	0,019

Discussão

A riqueza de espécies da comunidade de anuros do PARNA da Serra da Bodoquena é composta por 37 espécies (Uetanabaro et al., 2007), em nosso estudo descobrimos que 19 espécies habitam a camada de serrapilheira.

A curva de rarefação mostrou uma tendência de estabilização, e previu uma riqueza de 23 espécies para nossa área de estudo em serrapilheira. Assim nosso esforço amostral foi satisfatório e amostramos uma riqueza próxima a prevista para a área (80% da riqueza esperada para ocorrer na área). Basicamente não encontramos 4 espécies, isso pode estar relacionado à ausência de registros das espécies que tenham a sua ecologia de associada a condições de uso da serrapilheira, bom como espécies que possuem uma reprodução explosiva ou ciclo reprodutivo em determinado período do ano, levando também em consideração espécies hábitos fossoriais ou semifossoriais, como por exemplo a espécie *Odontophrynus americanos* que possui ocorrência para a área amostrada (Da Silva et al., 2018), não sendo encontrada no presente estudo.

Nossos dados mostram que a família com o maior número de espécies foi a Leptodactylidae, que apresentam períodos diferentes de reprodução e coexistem no mesmo micro-habitat (Schoener, 1794), seus hábitos de vida estão relacionados a serrapilheira e a mata estacional semidecidual (Uetanabaro et al., 2008; Duellman & Trueb, 1994), possivelmente usando como área de transição para uma área aluvial bem como uso da umidade que a serrapilheira proporcionando um solo encharcado, agregado a utilização para forrageamento (Bertoluci & Rodrigues, 2002).

Rhinella scitula e *Ameerega picta* foram as espécies que apresentaram a maior abundância e densidade respectivamente. A alta abundância e densidade de *R. scitula* pode ser atribuída a sua alta capacidade de deslocamento, tanto

para reprodução, quanto a sua dieta e hábito de forrageamento, que utiliza a serrapilheira onde consome uma enorme quantidade de formigas. (Maragno, & Souza, 2011).

A espécie *Ameerega picta*, que por característica da sua família (Dendrobatidae) de possuir uma coloração aposemática, veneno e serem rãs de pequeno porte de hábitos diurnos (Daly, 1982), necessitando de uma dieta especializada para a captura de seus alcaloides tóxicos para sua defesa (Mebs et al., 2010), onde sua dieta no PARNA da Serra da Bodquena é composta por Formicidae, Coleoptera e Diptera (Filho et al., 2019), a camada de serrapilheira que abriga tais organismos em abundância fazendo parte da ecologia da espécie, outro fator é o uso da serrapilheira é para sua reprodução, tanto para vocalização da espécie, quanto para deposição de seus ovos. (Crump, 1974; Forti et al., 2013).

O alto índice de diversidade beta registrada (substituição de espécies) possivelmente pela colonização de espécies típicas de serrapilheira como *Rhinella scitula* e *Ameerega picta*, indicam uma segregação de espécies e/ou grupos em determinadas áreas do PARNA Serra da Bodoquena, provavelmente, também resultando a ocorrência de um aumento de dominância, resultante dessas espécies de ampla distribuição e utilização da serrapilheira (Moraes, 2007). Visto que a seleção de habitats reprodutivos possa restringir a utilização de habitat por outras espécies (Collins & Wilbur 1979)

A profundidade de serrapilheira não influenciou na riqueza de espécies como esperado na nossa hipótese inicial. Já para a abundância de espécies, que apresentou um valor de interação positivo e significativo, podendo ser correlacionado ao uso do ambiente para sua proteção, alimentação e reprodução da comunidade e certas espécies em temporadas reprodutivas relacionadas a recursos disponíveis no ambiente (Beard et al., 2002; Heyer, 2014).

Concluimos que os entorno do PARNA da Serra da Bodoquena possui uma grande diversidade em relação a espécies que utilizam a camada de serrapilheira apenas, totalizando aproximadamente 27% das espécies para a região de cerrado em Mato Grosso do Sul, portanto, sendo uma área de grande importância para a biodiversidade da região. Novos estudos devem ser realizados para o fortalecimento da importância da camada de serrapilheira para a manutenção da comunidade, com metodologias para preencher tais lacunas

de como a umidade de serrapilheira, diversidade e abundância de espécies de invertebrados, uso do ambiente como pontos de desova. Outro ponto de destaque para observar a interação da comunidade de anuros com a camada de serrapilheira, seria a inserção da metodologia de parcelas para amostragens dos parâmetros apresentados acima (Costa, 2014; Condez, 2020; Oliveira, 2004).

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a minha família e a Paolla Pereira Clímaco, por todo apoio durante esta etapa nos estudos.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal pelo conhecimento adquirido durante o curso e agradecimento a todo o corpo técnico do programa.

Ao Dr. Nelson Rufino de Albuquerque, pela orientação durante todas as etapas do curso de pós-graduação em Biologia Animal, ao Dr. Franco Leandro de Souza por disponibilizar os dados para análise e escrita da dissertação.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudo durante o curso de pós-graduação na Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Os espécimes de anuros utilizados neste trabalho foram coletados a parti da emissão da licença SISBIO n° 10379.

E em homenagem a Caique de Almeida Moreno.

E a todos que me acompanharam durante esta importante etapa.

Referências

- Allingham, S. M. et al. (2020). The effects of habitat alteration on anuran diversity and assemblages on Mount Mulanje, Malawi. *African Journal of Wildlife Research*, v. 50, n. 1, p. 20-35. <https://doi.org/10.3957/056.050.0020>
- Allmon, W. D. (1991). A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v. 7, n. 4, p. 503-522.
- Anselin, L. (1995). Local Indicators of Spatial Association—LISA. *Geographical Analysis*, v. 27, n. 2, p. 93–115.
- Anselin, L. (2006). GeoDa: An Introduction to Spatial Data Analysis. *Geographical Analysis* 38 (1), 5-22.
- Arntzen, J. W. et al. (2017). Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38 year period. *Biodiversity and Conservation*, v. 26, p. 1411-1430.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Baselga, A. & Orme, CDL (2012) betapart: um pacote R para o estudo da diversidade beta . *Methods in Ecology and Evolution* , 3 , 808-812.
- BEARD, K. H. et al. (2002). Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia*, v. 133, n. 4, p. 583-593.
- Bertoluci, J. & Rodrigues, M. T. (2002) Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, v. 42, n. 11, p. 287-297.

Bertoluci, J. et al. (2021). Efeitos da presença de serrapilheira na composição de assembleias de girinos de riacho em um remanescente de Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 21.

Caldas, F. L. S. et al. (2019). Factors determining the spatial and temporal variation in the abundance of *Pithecopus nordestinus* tadpoles (Anura: Phyllomedusidae) in a semi-arid Brazilian environment. *Salamandra (Frankfurt)*, v. 55, n. 4, p. 253-263.

Cantarelli, E. B. et al. (2015). Diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serrapilheira em diferentes sistemas de uso do solo. *Ciência Florestal*, v. 25, n. 3, p. 607-616.

COLLINS, J.P. & WILBUR, H.M. (1979). Breeding habits and habitats of the amphibians of the Edwin S. George Reserve, Michigan, with notes on the local distribution of fishes. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 686:1-34

Colwell, R. K. (2005). EstimateS: Statistic estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Disponível em: <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>

Condez, T. H. (2020). Efeitos da fragmentação da floresta na diversidade e abundância de anfíbios anuros e lagartos de serrapilheira em uma paisagem do Planalto Atlântico de São Paulo. *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo.

Costa, C. O. R. (2014). Influência dos efeitos da borda sobre a comunidade de anfíbios anuros de serrapilheira da Mata Atlântica da Estação Biológica de Boracéia, SP. *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo.

- Crump, M.L. (1974). Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous. Publications Museum of Natural History University of Kansas*, 61,1-68
- Da Silva, I. C. O. et al. (2018). Metazoários parasitas de *Odontophrynus americanus* (Anura: Odontophrynidae) da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Notas de Herpetologia*, v. 11, pág. 343-347.
- Daly, J. W. (1982). Alkaloids of neotropical poison frogs (Dendrobatidae). *Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe/Progress in the Chemistry of Organic Natural Products*, p. 205-340.
- De Sá, F.P. et al. (2014). Reproductive dynamics of the neotropical tree frog *Hypsiboas albopunctatus* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, v. 48, n. 2, p. 181-185. DOI: <http://dx.doi.org/10.1670/12-193>.
- Dias-Terceiro, R. G. et al. (2015). A matter of scale: historical and environmental factors structure anuran assemblages from the Upper Madeira river, Amazonia. *Biotropica*, v. 47, p. 259-266.
- Duellman, W. E. & Trueb, L. (1994) *Biologia de anfíbios*. Imprensa JHU.
- Filho, P. L. et al. (2019). Diet composition of *Ameerega picta* (Tschudi, 1838) from the Serra da Bodoquena region in central Brazil, with a summary of dietary studies on species of the genus *Ameerega* (Anura: Dendrobatidae).
- Ford, D. & Williams, P., (2007). *Karst Hydrogeology and Geomorphology*. West Sussex, U.K.: Wiley, 562p.
- Forti, L.R., Mott, T. & Strüssmann, C. (2013). Breeding biology of *Ameerega braccata* (Steindachner, 1864) (Anura: Dendrobatidae) in the Cerrado of Brazil. *Journal of Natural History*, 47, 2363-2371.

- Giaretta, A. A. et al. (1997). Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at Serra do Japi, Southeastern Brazil. *Revista brasileira de Zoologia*, v. 14, n. 2, p. 341-346.
- Goldspiel, H.B. et al. (2019). Forest land-use history affects outcomes of habitat augmentation for amphibian conservation. *Global Ecology and Conservation*, 19:e00686.
- Goyannes-Araújo et al. (2015). Anuran species distribution along an elevational gradient and seasonal comparisons of leaf litter frogs in an Atlantic Rainforest area of southeastern Brazil. *The Herpetological Journal*, v. 25, p. 75-81.
- Graciolli, G. et al. (2017). Biota-MS: montando o quebra-cabeça da biodiversidade de Mato Grosso do Sul. *Iheringia, Série Zoologia*, Fascículo suplementar, v. 107, p. 1-7.
- Graça, M.A. (2001). O papel dos invertebrados na decomposição da serrapilheira em riachos - uma revisão. *International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology*, 86 (4-5), 383-393.
- Heyer, Ronald et al. (2014). (Ed.). Medindo e monitorando a diversidade biológica: métodos padrão para anfíbios. *Smithsonian Institution*.
- ICMBio - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. (2013). Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Ministério do Meio Ambiente: Brasília. 42 p.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334.

- Leite-Filho, E. et al. (2017). Evolutionary and ecological factors influencing anuran community structure in an Atlantic Rainforest urban fragment. *Copeia*, v. 105, n. 1, p. 64-74.
- Lin, Hong et al. (2021). What drives leaf litter decomposition and the decomposer community in subtropical forests—the richness of the above-ground tree community or that of the leaf litter?. *Soil Biology and Biochemistry*, p. 108314.
- Luza, A. L. et al. (2018). Seasonal variation in the composition of ground-dwelling anuran (Amphibia) assemblages in Southern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, v. 13. 10.4013/nbc.2018.134.04.
- Luzardo, A. J. R. et al. (2017). Análise espacial exploratória com o emprego do Índice de Moran. *GEOgraphia*, v. 19, n. 40, p. 161-179, 2017.
- Magurran, A. E. (2004). Measuring biological diversity. *Oxford, Blackwell Science*, 256p.
- Maragno, F. P. & Souza, F. L. (2011) Dieta de *Rhinella scitula* (Anura, Bufonidae) no Cerrado, Brasil: importância das estações e tamanho corporal. *Revista mexicana de biodiversidade*, v. 82, n. 3, pág. 879-886.
- Mebis, D et al. (2010). Myrmecophagy and alkaloid sequestration in amphibians: a study on *Ameerega picta* (Dendrobatidae) and *Elachistocleis* sp.(Microhylidae) frogs. *Salamandra*, 46, 11-15.
- Miles, L. et al. (2006). Uma visão geral do estado de conservação das florestas tropicais secas. *Journal of Biogeography*, v. 33, n. 3, p. 491-505.
- Moraes, R. A et al. (2007) Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, v. 7, n. 2, p. 0-0.

- Nowakowski, A. J. et al. (2017). Amphibian sensitivity to habitat modification is associated with population trends and species traits. *Global Ecology and Biogeography*, v. 26, p. 700-712.
- Oliveira, E. G & Haddad, C. F. B. (2015). Diet seasonality and feeding preferences of *Brachycephalus pitanga* (Anura: Brachycephalidae). *Journal of Herpetology*, v. 49, p. 252-256.
- Oliveira, J. C. F. et al. (2013). Environmental humidity and leaf-litter depth affecting ecological parameters of a leaf-litter frog community in an Atlantic Rainforest area. *Journal of Natural History*, v. 47, p. 2115-2124. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.769641>
- Oliveira, S. H. (2004). Diversidade de anuros de serrapilheira em fragmentos de Floresta Atlântica e plantios de *Eucalyptus saligna* no município de Pilar do Sul, SP. 2004. *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo.
- Pennington, R. T.; Ratter, J. A.; Lewis, G. P. (2006). Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. *Boca Raton: CRC Press*. 508 p.
- Piva A. (2020). Anurans of the Parque Municipal de Piraputangas, on the western border of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List* 16 (6): p. 1709–1724. <https://doi.org/10.15560/16.6.1709>
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL <https://www.R-project.org/>.
- Rievers, C. R. et al. (2014). Habitat, food, and climate affecting leaf litter anuran assemblages in an Atlantic Forest remnant. *Acta Oecologica*, v. 58, p. 12-21.

Rocha, C. F. D. et al. (2001). Estimates of forest floor litter frog communities: A compare of two methods. *Austral Ecology*, v. 26, p. 14-21. doi: 10.1111 / j.1442-9993.2001.01073.pp.x

Sallun Filho, W.S. et al. (2004) Paisagens cársticas da Serra da Bodoquena (MS). *Geologia do Continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida (V. Mantesso Neto, A. Bartorelli, C.D.R. Carneiro & B.B. Brito-Neves, orgs.)*. Beca, São Paulo, p. 423-433.

Schoener, T. W. (1974) Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, v. 185, n. 4145, p. 27-39.

Silva, F. R. & Rossa-Feres, D. C. (2007). Uso de fragmentos florestais por anuros (Amphibia) de área aberta na região noroeste do Estado de São Paulo. *Biota Neotrop.* [online]. v. 7, n. 2. ISSN 1676-0611. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000200016>.

Siqueira, C. C. et al. (2009). Density and richness of leaf litter frogs (Amphibia: Anura) of an Atlantic Rainforest area in the Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro State, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, v. 26, n. 1, p. 97-102.

Siqueira, C. C. et al. (2014). Environmental parameters affecting the structure of leaf-litter frog (Amphibia: Anura) communities in tropical forests: a case study from an Atlantic Rainforest area in southeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, Curitiba, v. 31, n. 2, p. 147-152. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000200005>.

Souza, F. L. et al. (2010). Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List*, v. 6, n. 3, p. 470-475.

- Souza F. L. et al. (2017). Diversidade de anfíbios do Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 107, e2017152. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4766e2017152>
- Spearman, C. (1961). The proof and measurement of association between two things.
- Tidon, R. (2006). Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 233–247.
- Uetanabaro, M. et al. (2007). Anfíbios e répteis do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, v. 7, n. 3, p. 279-289.
- Uetanabaro, M. et al. (2008). *Guia de campo os anuros do Pantanal e planaltos de entorno*, 1a Edição. Campo Grande: Editora UFMS, 196.
- Vagmaker, N. et al. (2020) Structure of the leaf litter frog community in an area of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Zoologia*, v. 37 p, 1-10. <https://doi.org/10.3897/zoologia.37.e38877>
- Valério, L. M. et al. (2016). Vegetation Structure and Hydroperiod Affect Anuran Composition in a Large Neotropical Wetland. *Herpetologica*, v. 72, n. 3, p. 181-188.
- Van Sluys, M. et al. (2007). Ecological parameters of the leaf-litter frog community of an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro state, Brazil. *Austral Ecology*, v. 32, n. 3, p. 254-260.
- Vasconcelos, T. S. et al. (2011). Distribuição espacial e temporal de assembléias de girinos (Amphibia, Anura) em uma floresta tropical seca sazonal do sudeste do Brasil. *Hydrobiologia*, v. 673, n. 1, pág. 93-104.

Veloso, H.P. et al. (1991). Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. *Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais*, 124 p.

Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (1994). Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology*, v. 234, n. 3, p. 463-476.

Vonesh, J. R. (2001). Patterns of Richness and Abundance in a Tropical African Leaf-litter Herpetofauna 1. *Biotropica*, v. 33, n. 3, p. 502-510.

Watanabe, S. et al. (2005). Seasonal abundance in the floor-dwelling frog fauna on Iriomote Island of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Tropical Ecology*, p. 85-91.