



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO  
SUL  
Instituto de Biociências  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia



Dissertação de Mestrado

Invasão de nicho acústico e diversidade funcional acústica em ambientes  
invadidos pela rã-touro *Lithobates catesbeianus*

CAMILA INEU MEDEIROS

Porto Alegre, abril de 2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO  
SUL  
Instituto de Biociências  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia



Invasão de nicho acústico e diversidade funcional acústica em ambientes  
invadidos pela rã-touro *Lithobates catesbeianus*

Camila Ineu Medeiros

Dissertação de Mestrado apresentada  
ao Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia, do Instituto de Biociências da  
Universidade Federal do Rio Grande do  
Sul, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestre em  
Ecologia.

Orientadora: Prof. Dr. Sandra Maria  
Hartz

Co-orientadora: Dr. Camila Both

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Sonia Zanini Cechin (UFSM)

Prof. Dr. Fausto Nomura (UFG)

Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte  
(UFRGS)

Porto Alegre, abril de 2015

*"E um dia os homens descobrirão  
que esses discos voadores estavam  
apenas estudando a vidas dos  
insetos..."*  
*Mario Quintana*

*ou, quem sabe, o coaxar dos sapos...*

## AGRADECIMENTOS

Essa dissertação foi feita por muitas pessoas sem as quais eu jamais teria conseguido. Para começar, agradeço à minha orientadora, Sandra Hartz, que além de orientadora é uma amiga e exemplo de pessoa e profissional. Agradeço por todo o crescimento desses anos de trabalho e pela paciência com as questões e problemas que as vezes surgiam. Agradeço por tornar o nosso ambiente de trabalho mais agradável com as risadas, pizzas, chocolates e discussões.

Em segundo lugar, agradeço a minha co-orientadora, Camila Both, com a qual já tenho uma relação profissional e pessoal de longa data, desde o começo da graduação. Posso dizer com a mais absoluta certeza que parte da minha dissertação e da profissional que eu sou começaram naqueles campos da graduação em Faxinal do Soturno. Desde então aprendi a fazer pesquisa, escrever projetos, e a rã-touro tem sido meu organismo de estudo.

Quero agradecer também ao Taran Grant (USP), que sempre se mostrou solícito com as questões do trabalho, e foi um ótimo colaborador e co-autor, e só acrescentou coisas boas ao trabalho.

Quero fazer um agradecimento especial aos meus ajudantes de campo, sem os quais eu realmente não teria feito nada. Agradecer porque além de ajudarem a localizar os sapos cantando, passar frio, pegar chuva, chegar de madrugada cansado, cair na água, atolar o pé, ser atacados por mosquito, tornaram o trabalho mais fácil e divertido. O Rafael dos Santos Henrique (USP) que foi comigo a dois campos e desembarcou de São Paulo direto em Porto Alegre só para me ajudar. Quero agradecer ao Dilson Vargas Peixoto, meu colega de faculdade e amigo de Santa Maria, pela grande ajuda nos campos atrás das *Scinax*, que foram as que deram mais trabalho. A Patrícia Barcarolo, também colega e amiga de faculdade, que foi me ajudar num campo rápido. Infelizmente não tivemos muita sorte na coleta de dados e com as

chuvas. Meu colega de PPG, Friedrich Keppeler, que foi ao campo me ajudar, mesmo tendo muitas coisas do seu próprio mestrado para fazer. O que dizer de alguém que vai para o campo te ajudar durante a noite e passa o dia na frente da lupa triando estômagos de peixe... Por fim, e no campo do “último suspiro”, foi o Rógger Antunes, aluno da graduação que eu escolhi meio “às cegas” e que se mostrou uma ótima escolha e um excelente ajudante. A todos vocês, valeu mesmo galera!!!

Mas tive outro grande ajudante de campo, meu namorado, Abner, pra quem eu não tenho a agradecer só pela ajuda nos campos, mas por todo o amor e companheirismo desses anos, desde os campos da graduação... No campo do mestrado, não mais um estudante, cedeu 10 dias das suas férias para ir ao campo comigo. Não posso deixar de agradecer pela entrega e compromisso com a minha vida e meus interesses. Mesmo que não tenha sido um campo de muita sorte, porque a espécie que pretendíamos gravar nos deixou na mão, foi muito divertido, assim como tudo o que fazemos juntos. Outra parte do meu mestrado que tenho muito a agradecer é o companheirismo e a compreensão, principalmente nos últimos meses, com o stress e as dúvidas. Sei bem que não deve ter sido nada fácil esses meses finais. Obrigada mesmo meu amor, tem muito de ti aqui nessas páginas. Te amo!

Quero agradecer também aos meus colegas de PPG, especialmente à Sandra Contreras e Barbara Nogueira por toda a parceria e amizade nesses dois anos. Com certeza vocês tornaram mais agradável a difícil tarefa de estar longe de casa, da família, do namorado e dos amigos. Quero agradecer por cada parceria, saída para tomar uma cervejinha e almoços no RU para colocar as conversas em dia.

Quero agradecer aos colegas do LEpEC, que sempre estiveram presentes e contribuíram muito para essa dissertação. Obrigada especial ao André Luza pelas ajudas estatísticas, e para Ângelo Marcon, Lucilene Jacoboski, Raquel Klein, Rafael e

Fernanda Silveira pelas discussões sobre os meus resultados e ajuda na interpretação.

Quero agradecer também à Renata Colatto, que foi muito importante durante os dois anos do mestrado e que sempre se mostrou não só a pessoa que dividia ap comigo, mas também uma verdadeira amiga. Que sempre se interessava pelas minhas histórias de sapo, achando o máximo me ouvir contar as coisas, e que aprendeu comigo a gostar dos sapinhos. Obrigada meu, com certeza nossa amizade foi uma das coisas boas que o mestrado me trouxe.

Gostaria de agradecer também à minha cunhada Raphaela Pontelli e às amigas, Tainara Sobroza e Raíssa Furtado pelas ajudas na hora do desespero, com as dúvidas, quando o pc resolve travar, e conversas “bioacústicas”....

Agradeço ao PPG Eco UFRGS, que conta com uma infraestrutura ótima. Agradecer a Silvana, secretária do PPG, que está sempre disposta a ajudar e resolver nossos problemas, e ao Marcelo, motorista do PPG que me levou a muitos dos campos. Gostaria de agradecer também aos parceiros neste trabalho, a CAPES pela bolsa de mestrado e a FAPESP pelo financiamento dos campos do projeto.

Não posso deixar de agradecer às funcionárias do Pró-mata, que além de prepararem aquela comida e sobremesas deliciosas, que me faziam voltar mais gordinha do campo, sempre deixavam um lanchinho preparado para a volta do campo na madrugada.

Por último, mas mais importante, quero agradecer à minha família. Não só nessa dissertação tem uma parte grande de vocês, mas também em toda a minha vida e meu caráter. Tudo o que eu sou hoje devo a vocês, ao amor que sempre dedicaram a mim. Com certeza são exemplos que eu sigo e que me não me deixam desanimar quando acho que estou sem saída. Obrigada por sempre apoiarem minhas escolhas e dar a maior força para que eu as consiga. Quando falo em família, não estou me

referindo somente aos meus pais, Ramão e Heliana, mas também ao meu irmão Rossano e à minha vózinha Cauquer. Aqui também quero agradecer pela companhia da minha cadelinha Luna, que foi quase co-autora, sempre me fazendo companhia nas longas tardes de dissertação.. hehe. Obrigada por tudo, família. Amo vocês!

## RESUMO

As invasões biológicas são consideradas a segunda maior causa de perda de biodiversidade, pois podem causar diversos impactos ecológicos. Recentemente foi chamado à atenção um novo mecanismo pelo qual espécies invasoras podem afetar as nativas: através da interferência no nicho acústico. O mascaramento dos sinais a partir de fontes de ruídos pode afetar diretamente a fisiologia reprodutiva ou o consumo de energia. A vocalização está diretamente ligada com a seleção sexual em anfíbios, aves, insetos e muitos mamíferos, de maneira que a presença de novas fontes sonoras no ambiente pode afetar a aptidão das espécies. Uma das piores invasoras do mundo, a rã-touro *Lithobates catesbeianus*, nativa dos EUA, Canadá e México, está distribuída em mais de 40 países, e em pelo menos 130 municípios brasileiros. A rã-touro possui uma vocalização de amplo espectro de frequências, diferente do que é encontrado nas espécies nativas brasileiras. Seus cantos têm frequência dominante baixa, grande propagação e pouca degradação e atenuação no ambiente. A presença do canto da espécie pode causar alteração nos parâmetros dos cantos de uma espécie nativa da Mata Atlântica brasileira. Entretanto, não é sabido se outras espécies também podem ser afetadas e se a introdução da rã-touro é capaz de afetar o comportamento acústico das comunidades nativas. Neste estudo, nós avaliamos os efeitos da invasão de *L. catesbeianus* sobre o nicho acústico das espécies nativas, usando duas perspectivas, no nível de indivíduos e de comunidades. No Capítulo I nós avaliamos se o estímulo acústico da rã-touro pode alterar parâmetros temporais e espectrais dos cantos de espécies nativas com e sem sobreposição espectral com a espécie invasora. Nós testamos a hipótese de que espécies com sobreposição de frequências com a invasora apresentam mudanças maiores nos parâmetros de vocalização do que espécies que estejam fora desse espectro. Para isso realizamos um experimento em campo, introduzindo a vocalização da espécie em área onde não existe registro da sua ocorrência. Nós utilizamos mais

dois estímulos, um ruído branco e uma vocalização de uma espécie nativa, *Rhinella icterica*. Todas as espécies testadas foram expostas aos três estímulos, onde comparamos com a sua atividade de vocalização espontânea. Nossos resultados mostram efeito de todos os tipos de ruídos nos cantos, mas todas as espécies responderam com mudanças maiores nos parâmetros para os dois anuros do que para o ruído. É provável que esse resultado esteja relacionado ao fato de que ambas as espécies de anuros utilizados nos experimentos tenham a frequência dominante baixa. Entretanto, os resultados reforçam que a introdução de novos sons no ambiente tem potencial de modificar os cantos. No Capítulo II, nós testamos se existe diferença na diversidade funcional acústica em ambientes com e sem a presença de *L. catesbeianus* em áreas invadidas da Mata Atlântica no sul do Brasil. Nós testamos a hipótese de que poças com a presença dos machos de rã-touro em atividade de vocalização e poças sem a presença dos mesmos apresentam distintos padrões de diversidade funcional acústica e composição funcional acústica mais homogênea. Para isso, nós utilizamos dados coletados em 15 pares de poças invadidas e não invadidas na Mata Atlântica no sul do Brasil e realizamos análises de diversidade e composição funcional utilizando atributos acústicos. Nossos resultados mostram que a composição funcional foi mais homogênea nas poças invadidas do que nas poças não invadidas. Nessas poças, há uma seleção de frequências, onde predominantemente as espécies com frequências dominantes mais altas vocalizam. Ou seja, as espécies que não possuem sobreposição de frequência dominante com a rã-touro. Este estudo é um dos primeiros a testar efeitos da invasão do nicho acústico sobre as comunidades nativas. Ambientes nativos podem ser vulneráveis à introdução de espécies generalistas que produzem sinais de baixa frequência e grande amplitude. Assim, a eficiência de propagação dos sinais confere à rã-touro vantagem adaptativa na comunicação e reprodução, favorecendo o processo de estabelecimento e dispersão em detrimento das espécies nativas.

**Palavras-chave:** Invasões biológicas, Bioacústica, Poluição sonora, Nicho acústico, Diversidade funcional, Composição funcional, Homogeneização.

## **ABSTRACT**

Biological Invasions are considered the second leading cause of biodiversity loss, because they may cause many ecological impacts. Recently, was called attention to a new mechanism by which invasive species can affect native species: through interference in the acoustic niche. The masking of signals from noise sources can directly affect reproductive physiology or energy consumption. Vocalization is directly connected with the sexual selection in amphibians, birds, insects, and many mammals, so that the presence of new sound sources in the environment can affect the fitness of the species. One of the worst invasive species of the world, the bullfrog *Lithobates catesbeianus*, native from USA, Canada and Mexico, is distributed in over 40 countries around the world and, at least, 130 Brazilian municipalities. The bullfrog has a wide spectrum of frequencies vocalization, different from what is founded in Brazilian native species. Their calls have low dominant frequency, large propagation and little degradation and attenuation in the environment. The presence of the species' call can cause changes in the parameters of the native species' calls from Brazilian Atlantic Forest. However, it is not known if other species may also be affected and the introduction of bullfrogs can affect the acoustic behavior of the native communities. In this study, we evaluated the effects of *L. catesbeianus* invasion on the acoustic niche of native species, using two perspectives at the level of individuals and communities. In Chapter I we evaluate how the acoustic stimulus of bullfrogs can change temporal and spectral parameters of the native species' calls with and without spectral overlap with invasive species. We tested the hypothesis that species with overlapping frequencies with the invading show greater change in vocalization parameters than species outside this spectrum. To make this we conducted a field experiment, introducing the

vocalization of the invasion species in an area where there is no record of their occurrence. We used two stimuli, a white noise and calling of a native species, *Rhinella icterica*. All species tested were exposed to the three stimuli, which compared with its spontaneous vocalization activity. Our results show the effect of all kinds of noise at the calls, but all the species responded with large changes in the parameters for the two frogs than for noise. It is probable that this result is related to the fact that both species of frogs used in the experiments have low dominant frequency. However, the results reinforce the introduction of new sounds in the environment has the potential to modify the native calls. In Chapter II, we tested if exist differences in the acoustic functional diversity in environment with and without the presence of *L. catesbeianus* in invaded areas of the Atlantic Forest in southern Brazil. We tested the hypothesis that the ponds with presence of bullfrog males in vocalization activity and ponds without their presence have distinct patterns of acoustic functional diversity and acoustic functional composition more homogeneous. For this, we used data collected from 15 pairs of ponds invaded and not invaded by bullfrog in the Atlantic Forest in southern Brazil and realized analysis of diversity and functional composition using acoustic traits. Our results show that the functional composition was more homogeneous in ponds invaded than in ponds not invaded. In these ponds, there is a selection of frequencies, where predominantly the species that vocalize at highest frequencies are calling, that don't have dominant frequency overlap with the bullfrog. This study is one of the first to test effects of acoustic niche invasion on native communities. Native environments may be vulnerable to the introduction of generalist species that produces low frequency and large amplitude signals. Therefore, signal propagation efficiency gives the bullfrog adaptive advantage in communication and reproduction, favoring the process of establishment and dispersion at the expense of native species.

**Keywords:** Biological invasion, Bioacoustics, Noise pollution, Acoustic niche, Funcional diversity, Funcional composition, Homogenization.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	VIII
ABSTRACT .....	X
LISTA DE FIGURAS .....	14
LISTA DE TABELAS .....	17
INTRODUÇÃO GERAL .....	18
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	29
CAPITULO I - Invasão de nicho acústico: rãs-touro e os efeitos da sobreposição espectral com as espécies nativas	
RESUMO .....	44
ABSTRACT .....	45
INTRODUÇÃO .....	46
MATERIAL E MÉTODOS .....	48
Área e espécies de estudo .....	48
Estímulos acústicos testados .....	51
Experimento .....	53
Análise dos cantos .....	54
Análise estatística .....	55
RESULTADOS .....	56
Espécies com sobreposição espectral com <i>Lithobates catesbeianus</i> .....	56
<i>Hypsiboas bischoffi</i> .....	56
<i>Scinax perereca</i> .....	58
Espécies sem sobreposição espectral com <i>Lithobates catesbeianus</i> .....	59
<i>Hypsiboas leptolineatus</i> .....	59
<i>Dendropsophus minutus</i> .....	61
DISCUSSÃO .....	64
AGRADECIMENTOS .....	69
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	69

CAPÍTULO II - Mudanças na diversidade e composição funcional em comunidades invadidas pela rã-touro na Mata Atlântica do Sul do Brasil

RESUMO.....	79
ABSTRACT .....	80
INTRODUÇÃO.....	81
MATERIAL E MÉTODOS .....	84
Área de estudo.....	84
Comunidades de anfíbios.....	85
Atributos dos cantos.....	85
Diversidade e composição funcional .....	87
Análise de dados.....	90
RESULTADOS .....	91
Diversidade funcional.....	92
Composição funcional .....	93
Homogeneidade funcional.....	94
DISCUSSÃO .....	95
AGRADECIMENTOS.....	100
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	100
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	112
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	115
APÊNDICES.....	117

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo I

**Figura 1.** Espectrogramas e sonogramas dos cantos de anúncio dos dois anuros utilizados como playback estímulo, *Lithobates catesbeianus* (A) e *Rhinella icterica* (B). Os sons são os mesmos que foram utilizados nos experimentos, e representam um único indivíduo de cada espécie.....51

**Figura 2.** Espectrogramas e sonogramas dos cantos de anúncio das espécies nativas expostas aos playbacks estímulo. Espécies com sobreposição de frequências com a rã-touro, *Hypsiboas bischoffi* (A) e *Scinax perereca* (B), e espécies sem sobreposição de frequência dominante com a invasora, *H. leptolineatus* (C) e *Dendropsophus minutus* (D). Os sonogramas e espectrogramas representam um único indivíduo de cada espécie.....53

**Figura 3.** Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos parâmetros dos cantos de anúncio de *Hypsiboas bischoffi*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.....57

**Figura 4.** Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos parâmetros dos cantos agressivos de *Hypsiboas bischoffi*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.....58

**Figura 5.** Principais efeitos (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo sob os cantos de anúncio de *Scinax perereca*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.....60

**Figura 6.** Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos cantos de anúncio de *Hypsiboas leptolineatus*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.....62

**Figura 7.** Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos cantos agressivos de *Hypsiboas leptolineatus*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.....63

**Figura 8.** Principais efeitos (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos cantos de anúncio de *Dendropsophus minutus*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.....64

## Capítulo II

**Figura 1.** Esquema mostrando o método FWCC para obtenção da matriz X. A matriz U' é obtida a partir da matriz B, resultando em uma matriz com o grau de

pertencimento entre as espécies baseada em suas similaridades. A matriz X é obtida pela multiplicação da matriz U' com a matriz W, e representa a composição funcional ponderada pelos atributos, considerando a semelhança entre as espécies na comunidade.....90

**Figura 2.** Valores da diversidade funcional medida pela Entropia de Rao para o atributo de duração das notas, mostrando as diferenças entre valores máximos e mínimos, média e erro padrão, em poças invadidas e não invadidas. Poças não invadidas possuem menor diversidade funcional para este atributo do que as poças invadidas.....92

**Figura 3.** Valores da diversidade funcional medida pela Entropia de Rao para o atributo de Sobreposição de frequência dominante com a frequência dominante da rã-touro, mostrando as diferenças entre valores máximos e mínimos, média e erro padrão, em poças invadidas e não invadidas. Poças não invadidas possuem maior diversidade funcional para este atributo do que as poças invadidas.....93

**Figura 4.** Relação entre a composição funcional acústica, dada pelo eixo 1 da ordenação feita a partir da matriz X, e a abundância de machos cantores da rã-touro nas poças amostradas.....94

**Figura 5.** Análise de coordenadas principais das comunidades de anuros das poças invadidas e não invadidas em três áreas de estudo na Mata Atlântica no Sul do Brasil. Círculos vermelhos indicam os centróides das poças invadidas, que são representadas pelos triângulos. Círculos pretos indicam os centróides das poças não invadidas, representadas pelos círculos abertos. Os polígonos indicam a dispersão máxima das comunidades em cada grupo.....95

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo II

**Tabela 1.** Espécies de anfíbios registradas nas comunidades amostradas, com suas respectivas abundâncias, somadas, em poças invadidas e não invadidas.....87

**Tabela 2.** Correlação entre os atributos acústicos extraídos para as espécies presentes nas comunidades amostradas.....89

## INTRODUÇÃO GERAL

As invasões biológicas são caracterizadas pela ocorrência de um organismo além de sua distribuição original, por meio de processos não naturais (Davis, 2009). Essas espécies se estabelecem em uma nova faixa na qual se proliferam, propagam, e persistem (Elton, 1958). As invasões resultam principalmente de alterações ecológicas provocadas em grande parte pelos humanos, especialmente por atividades como transporte e comércio (Blackburn et al., 2011). Poucos imigrantes sobrevivem aos perigos e forças estocásticas no novo ambiente, e apenas uma pequena fração se naturaliza (Mack et al., 2000). Por outro lado, algumas espécies naturalizadas se tornam invasoras, estabelecendo populações permanentes.

O sucesso do processo de invasão está diretamente ligado a atributos biológicos do organismo invasor (Kolar & Lodge, 2001; Facon et al., 2006). São várias as razões para que algumas espécies invasoras prosperem: ausência de predadores ou parasitas nativos (Settle & Wilson, 1990; Keane & Crawley, 2002), disponibilidade de recursos no ambiente (Petren & Case, 1996), dentre outras. Além disso, invasores são em grande parte generalistas e acabam sendo auxiliados por perturbações causadas pelo homem. Tais perturbações podem mudar as características da paisagem, em detrimento das espécies nativas (Sax et al., 2007). As invasões biológicas são consideradas a segunda maior causa de perda de biodiversidade (Moyle e Williams, 1990; Neville e Murphy, 2001;). Elas podem causar diversos impactos ecológicos, incluindo a homogeneização dos ecossistemas (Mack et al., 2000). Um invasor pode mudar a relação de dominância de espécies numa comunidade, ser vetor de doenças, competir com a fauna e flora nativa, e impactar por predação e hibridizações (Primack & Rodrigues, 2001; Mack et al., 2000).

A pesquisa na área de biologia da invasão cresceu muito nas últimas décadas (Barbosa et al., 2012), mas alguns temas ainda foram pouco explorados. Termos como “destroem” ou “degradam” frequentemente permeiam a literatura científica para

se referir a espécies exóticas, no entanto geralmente esses termos são generalizações não testadas (Sagoff, 2005). Segundo Sagoff (2005), o conceito de “impacto” é muito questionável, sendo que não conseguimos definir precisamente o impacto ou prever o comportamento de espécies introduzidas. Partindo desse princípio, não poderíamos permitir nenhum tipo de transporte ou deslocamento de espécies de um lugar ao outro, o que seria potencialmente impossível.

O fato é que perceber os reais efeitos de uma espécie exótica sobre uma comunidade invadida pode ser uma tarefa difícil (Davis, 2009). Uma espécie invasora pode não estar causando um impacto aparente, tal como uma extinção (Davis, 2009). Ela pode estar causando declínio na abundância de algumas espécies nativas (Stinson et al., 2007), por meio de mecanismos mais sutis. Recentemente Both & Grant (2012) chamaram a atenção para um novo mecanismo pelo qual espécies invasoras que utilizam comunicação acústica podem afetar espécies nativas, através da interferência no nicho acústico. Eles demonstraram que a presença da rã-touro, *Lithobates catesbeianus*, foi capaz de alterar parâmetros dos cantos de uma perereca nativa no sul do Brasil (Both & Grant, 2012). Posteriormente, Farina et al. (2013) observaram que uma ave invasora também causava impactos nos cantos de aves nativas na Península Ibérica.

O mascaramento dos sinais acústicos a partir de fontes de ruídos pode afetar diretamente a fisiologia reprodutiva ou o consumo de energia, resultando em gastos energéticos elevados, perda de oportunidades de acasalamento ou forrageamento, interações agressivas desnecessárias e outros comportamentos críticos (Edge & Marcum, 1985; Krausman et al., 1986; Bradbury e Vehrencamp, 1998). Além disso, esses ruídos podem alterar também a dinâmica populacional devido a mudanças no uso do habitat causadas pela alteração na paisagem acústica (Anderson et al., 1990). Ruídos excessivos podem causar ainda perda de audição nos adultos, prejudicando as interações predador-presa (Kastak & Schusterman, 1996; Webster & Webster, 1992).

A evolução dos sistemas de comunicação é um dos grandes desafios na ecologia comportamental. Eles podem ser parte integral do processo de especiação, mantendo o isolamento entre as espécies (Blair, 1958; Moore, 1993). A vocalização está diretamente ligada à seleção sexual em diversos animais, tais como anfíbios, aves, insetos e muitos mamíferos (Wells, 1977; Bradbury & Vehrencamp, 1998; Hödl & Amézquita, 2001; Gerhardt & Huber, 2002; Rheindt, 2003; Narins et al., 2007). A comunicação acústica é também utilizada para diversas funções, tais como: defender territórios, alertar coespecíficos para a presença de predadores, manter a coesão social, localizar presas ou ajudar com a orientação espacial (Reby et al., 1999; Rheindt, 2003; Hollen & Radford, 2009; Nogueira et al., 2012).

Particularmente em ambientes onde o contato visual é limitado, uma elevada proporção de animais interage utilizando sinais acústicos. Esses sinais podem ser afetados negativamente pelo excesso de ruído (Bradbury & Vehrencamp, 1998; Tyack, 2000). Por isso, o *fitness* dos indivíduos está relacionado diretamente com a eficiência desta comunicação. Dessa forma, fatores externos que estejam influenciando a transmissão dos sinais acústicos desempenham um papel importante na ecologia desses indivíduos (Goutte et al., 2013). Cabe destacar ainda que a comunicação e a fisiologia reprodutiva são sensíveis a influências externas (Herman, 1992) e por isso estudar o papel que fontes de ruídos causam na ecologia animal se faz cada vez mais necessário.

Em qualquer hábitat pode ocorrer o mascaramento de sinais acústicos a partir de fontes de ruído como o vento, a água e os sinais de indivíduos heteroespecíficos ou mesmo coespecíficos (Wiley & Richards, 1978). Esses ruídos, bióticos e abióticos, podem restringir a comunicação acústica mascarando os sinais, tornando-os mais difíceis de serem detectados e reconhecidos (Narins & Zelick 1988; Klump 1996; Brumm & Slabbekoorn 2005). Por viverem em ambientes naturalmente ruidosos, os animais desenvolveram estratégias para minimizar a interferência acústica (Rabin et al., 2003; Brumm & Slabbekoorn, 2005). Dessa forma, a transmissão dos sinais pode

ocorrer através de um conjunto de alterações vocais. Dentre essas alterações podem ocorrer aumento na amplitude, alterações nos componentes espectrais ou na duração da vocalização (Brumm & Slabbekoorn, 2005).

Uma resposta evolutiva já descrita em aves e anfíbios que vivem em habitats barulhentos é a produção de vocalizações agudas em estreitas bandas de frequência (Dubois e Martens, 1984). Outra estratégia para evitar o mascaramento dos sinais é conhecida como efeito Lombard (Lombard, 1911). O efeito Lombard é caracterizado por aumento na amplitude da vocalização à medida que o ruído de fundo aumenta (Lane & Tranel 1971). As modificações podem ocorrer em nível individual, onde alguns indivíduos podem mudar o comportamento de vocalização em ordem de horas ou mesmo de segundos (Lane & Tranel, 1971; Brumm & Slabbekoorn, 2005). Essas mudanças individuais podem levar a alterações populacionais, como observado para aves e cetáceos (Foote et al., 2004; Parks et al., 2007), onde ocorreram mudanças ao longo de períodos de anos a décadas. Isso indica plasticidade comportamental e possíveis influências tanto genéticas quanto de aprendizagem. Contudo, algumas mudanças nos sinais podem causar atenuação ou degradação do sinal (Rabin et al., 2003). Por essa razão, pesquisadores que estudam a comunicação animal em ambientes ruidosos e suas consequências alertam para os impactos negativos dos diversos tipos de ruídos.

Algumas espécies mostram um incremento na atividade vocal durante a emissão de sons abióticos naturais, incluindo a frequência dominante do canto de anúncio (Penna & Zúñiga, 2014). Além de causar alterações nos parâmetros dos cantos, os ruídos podem causar estresse fisiológico e prejudicar o comportamento reprodutivo, como migração e a escolha do parceiro em algumas espécies de anuros (Tennesen et al., 2014). Ruídos excessivos podem ter efeitos severos nas comunidades de anfíbios, como os decorrentes do tráfego, que podem causar alteração na frequência dominante, ou em outras características do canto (Parris et al., 2009; Cunnington & Fahrig, 2010; Bee & Swanson, 2007). Por exemplo, em um

estudo, no Canadá, a riqueza de espécies de anuros foi negativamente correlacionada com a densidade do tráfego (Eigenbrod et al., 2008).

Apesar da capacidade de alterar e ajustar parâmetros temporais e espectrais, a presença de novas fontes sonoras no ambiente pode desafiar o potencial de ajuste dos sistemas de comunicação animal, ameaçando populações raras ou ecologicamente importantes (Rabin et al., 2003). Além dos diversos sons bióticos e antropogênicos, espécies invasoras que se utilizam de comunicação acústica, tem o potencial de afetar a comunicação entre espécies nativas (Dubois e Martens, 1984; Brumm & Todt, 2002; Brumm & Slabbekoorn, 2005; Holt et al., 2011; Both & Grant, 2012; Farina et al., 2013; Bleach et al, 2015).

Uma das espécies listadas entre as 100 piores invasoras do mundo (IUCN, 2003), a rã-touro *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802), é um anuro com grande potencial invasor. Esse anuro está amplamente distribuído no mundo, encontrado em mais de 40 países, e em pelo menos 130 municípios brasileiros (Both et al., 2011). Nativa dos EUA, Canadá e México (Frost, 1985; Amphibian Species of the World, 2013), apresenta um grande tamanho corpóreo em relação às espécies nativas no Brasil. Possui um comportamento predatório generalista, consumindo desde vertebrados a invertebrados (Bury & Whelan, 1984). Além disso, apresenta alta taxa de fecundidade e temporada reprodutiva prolongada, vocalizando entre três a seis meses (Bury & Whelan, 1984). Este fato pode ser preocupante em áreas invadidas, já que a rã-touro possui uma vocalização de amplo espectro de frequências (Capranica, 1968), diferente do que é encontrado nas espécies nativas brasileiras. Os cantos da rã-touro têm frequência dominante baixa, com dois picos (200 - 400 Hz e 1000 - 2000 Hz). Esses cantos têm pouca degradação e atenuação no ambiente, conseguindo propagar-se por distâncias consideravelmente grandes (cerca de 60 metros) (Llusia et al., 2013).

Em anfíbios, interferências sobre os sinais acústicos podem ter consequências severas. A vocalização desses animais é considerada uma das atividades metabólicas

mais dispendiosas entre animais ectotérmicos (MacNally, 1981; Taigen e Wells, 1985). Os sinais acústicos estão diretamente ligados à seleção sexual nesse grupo, uma vez que as fêmeas escolhem os machos pelas vocalizações (Gerhardt, 1991). Tal escolha pode ser guiada por características como amplitude, e principalmente frequência dominante dos sinais (Gerhardt, 1991). Um macho cantando em grandes coros precisa fazer com que seu canto seja mais atrativo para as fêmeas do que os cantos dos outros competidores. Sendo assim, o sinal produzido deve simultaneamente atrair fêmeas e transmitir uma mensagem agonística para outros machos (Wells, 1977).

As propriedades espectrais das vocalizações de anuros tendem a ser determinadas principalmente por morfologia. A frequência dominante dos cantos está inversamente relacionada com o tamanho corpóreo (comprimento rostro-cloacal) (Ryan, 1988; Duellman & Trueb, 1994; Gerhardt & Huber, 2002; Wells, 2007). No entanto, a fisiologia e características físicas do ambiente também desempenham papel importante, interagindo com as características morfológicas. Por exemplo, alguns hormônios produzidos durante a modulação da frequência dominante nas interações vocais (López et al. 1988; Burmeister et al. 1999; Bee and Bowling 2002).

Em algumas comunidades, várias espécies vocalizam ao mesmo tempo e podem competir pelo espaço acústico, causando interferência e mascaramento dos sinais (Taper & Case, 1992). Como a eficiência dos sinais está diretamente ligada ao fitness, os organismos podem estar envolvidos em estratégias para evitar a competição por esse espaço (Planque & Slabbekoorn, 2008). Dependendo do nível de sobreposição temporal e espectral com sons de outras espécies na comunidade local, os sons podem ser ineficientes para o receptor. Dessa forma, o sucesso dos sinais pode ser dado particularmente por evitar a interferência em tempo e frequência com os outros organismos, já que o impacto acústico pode depender do grau de sobreposição temporal e espectral com outros ruídos (Planque & Slabbekoorn, 2008).

Alguns estudos demonstram que o perfil espectral dos sinais parece ter sido formado por competidores acústicos comuns em ambientes naturais. Comunidades de

anfíbios e cigarras são conhecidas por particionar o som (Narins, 1995; Sueur, 2002), onde cada espécie usa uma faixa de frequência ou “canal de comunicação”. Estudos com aves revelam que algumas espécies limitam a sobreposição dos sinais evitando cantar quando vizinhos muito próximos estão cantando (Wasserman, 1977) ou cantando depois dos momentos de “explosão sonora” de outros indivíduos (Ficken et al. 1974). Experimentos de *playback* com anfíbios mostram que algumas espécies são capazes de inserir seus cantos em lacunas pequenas e silenciosas dentro de coros com outros anfíbios (Zelick & Narins, 1985), sendo esse fenômeno também comum em muitos insetos (Greenfield, 1994).

Portanto, em uma comunidade, os padrões dos sinais podem ser particionados em algum grau para evitar a competição entre as espécies simpátricas (Taper & Case, 1992) e o padrão encontrado pode ser o resultado da evolução comum das espécies em comunidades acústicas, para diminuir perdas durante a propagação (Korsunovskaya, 2009). Dessa forma, é possível que as espécies invasoras criem perturbações de origem biótica, alterando a partição natural acústica (Pijanowski et al., 2011). Logo, se a rã-touro é capaz de afetar parâmetros espectrais dos sinais de anfíbios nativos (Both & Grant, 2012), é possível que tenha implicação na diversidade acústica de toda a comunidade onde ela está inserida.

Em outras áreas invadidas, a rã-touro pode ser negativamente correlacionada com a abundância e ocorrência de certas espécies nativas de anfíbios (Kupferberg 1997; Kiesecker & Blaustein 1998; Kats & Ferrer 2003; Wang & Li 2009). E em nenhum desses estudos foram realizados levantamentos de dados na escala de comunidade acústica. No Brasil, a espécie está distribuída principalmente em áreas de Mata Atlântica. Esse bioma apresenta condições climáticas favoráveis para o desenvolvimento, reprodução e dispersão das populações de rã-touro (Giovanelli et al., 2008). A Mata Atlântica é um bioma altamente fragmentado, que apresenta menos de 8% da sua vegetação original (Fundação SOS Mata Atlântica/ INPE 2009). Apesar dos grandes tamanhos populacionais de *Lithobates catesbeianus*, a situação da

invasão começou a chamar atenção há pouco tempo (Both et al., 2011). Nesse sentido, Both et al. (2014) testaram a abundância de rãs-touro como um preditor da riqueza de anuros em áreas de Mata Atlântica. Eles não encontraram nenhuma evidência de redução de riqueza nas comunidades associada à invasão da rã-touro (Both et al., 2014).

Contudo, uma nova espécie em uma comunidade pode representar uma importante mudança ambiental, pois essa espécie pode competir com as espécies nativas por recursos como alimento, hábitat e o próprio espaço acústico. A competição interespecífica explorativa é reconhecida como um potente mecanismo de seleção nas características que influenciam o nicho ecológico das espécies (Adams & Rohlf, 2000; Dayan & Simberloff, 2005). Quando espécies alopátricas entram em contato, a resposta de uma espécie para a outra pode não ser adaptativa porque as espécies evoluíram de maneira independente (Grether et al., 2009). Essa interferência de concorrência entre as espécies pode causar seleção em atributos que afetam as interações interespecíficas, tais como preferência de hábitat e mudança nos horários de atividade (Grether et al., 2009). Isso pode resultar em deslocamento de caracter para evitar a sobreposição de nicho.

A hipótese do nicho acústico (Krause, 1987) descreve como as interações entre as espécies podem levar ao arranjo complexo dos sinais na paisagem sonora. Essa hipótese propõe que a competição interespecífica pelo espaço acústico pode fazer com que os organismos ajustassem rapidamente os seus sinais para explorar nichos vagos do espectro, minimizando a sobreposição espectral ou temporal com as vocalizações dos outros indivíduos. Uma das previsões é que habitats menos perturbados exibem maiores níveis de coordenação entre as vocalizações interespecíficas do que habitats mais perturbados, onde as assembleias de espécies foram recentemente alteradas (Pijanowski, et al., 2011).

Anfíbios são excelentes organismos para testar a partição dos sinais nas comunidades, pois são muito sensíveis às alterações ambientais (Pineda et al., 2005)

e respondem às mudanças sonoras no ambiente (Duellman & Trueb, 1986). Uma maneira eficiente de testar a existência de impacto em comunidades invadidas são as medidas de diversidade funcional e filogenética (Winter et al., 2009; Cianciaruso et al., 2009). Essas medidas são úteis para saber como as comunidades são estruturadas funcionalmente, de acordo com o *pool* regional de espécies (Weiher & Keddy, 1999; Petchey et al., 2007). Através dessas medidas é possível acessar a vulnerabilidade da comunidade à invasão (Winter et al., 2009; Cianciaruso et al., 2009), pois são mais sensíveis às mudanças ambientais do que as medidas de diversidade taxonômica (Cianciaruso et al., 2009).

As medidas de diversidade funcional emergem como um aspecto importante da biodiversidade, uma vez que determinam a relação entre as funções das espécies e a diversidade dos ecossistemas (Díaz & Cabido, 2001). A diversidade funcional se refere às características das espécies presentes numa comunidade (De Bello et al., 2010), e essas características influenciam no funcionamento e manutenção dos ecossistemas (Tilman, 2001; Petchey e Gaston, 2006). As espécies não são iguais e a perda ou adição de certas características funcionais pode ter diversos impactos em uma comunidade. Por isso, avaliar se a invasão de nicho acústico influencia essa medida de diversidade é muito importante, principalmente considerando que não são sabidos quais impactos que a perda e/ou deslocamento no nicho acústico podem ter nas comunidades.

A invasão da rã-touro alcança grandes proporções no Brasil (Both et al., 2011) e a presença de machos cantores em atividade de vocalização pode constituir uma importante fonte de ruído no ambiente. Essa fonte de ruído apresenta padrões temporais e espectrais muito específicos, similares a outras espécies de anfíbios e de forma muito distinta de sons antropogênicos. Além disso, a espécie apresenta sobreposição espectral com a maioria das espécies nativas e seu amplo espectro de vocalização cobre a banda da maioria das frequências dominantes das espécies nativas no Brasil. Assim, faz-se necessário estudar sob diversas perspectivas o

potencial de impacto que o canto da rã-touro pode causar em comunidades nativas de anfíbios.

Estudos sobre aspectos da história natural da rã-touro em áreas invadidas vêm crescendo nos últimos anos. No entanto estudos com acústica, focados mais precisamente na invasão de nicho, são novos e esse tipo de abordagem ainda é pouco utilizada. No estudo de Both & Grant (2012) eles demonstraram que uma espécie nativa alterava parâmetros dos cantos durante a introdução do canto da rã-touro, até então desconhecida para essa espécie. Entretanto, não é sabido se as mesmas alterações acústicas provocadas pelo canto da rã-touro podem ser provocadas por outros estímulos acústicos, e se outras espécies também são afetadas.

Sabemos que algumas comunidades nativas da Mata Atlântica não apresentam redução na riqueza de anfíbios associada com a invasão (Both et al., 2014), e que comunidades invadidas e não invadidas não diferem quando as suas composições taxonômicas e filogenéticas (Both & Mello, 2015). Entretanto, como as espécies invasoras podem causar alterações na composição e/ou na diversidade funcional, homogeneizando as comunidades nativas, testar se há diferenças na diversidade ou composição funcional acústica em poças invadidas pela rã-touro é uma importante medida de potencial impacto causado pela espécie invasora. Ainda, não existem estudos que explorem se a introdução da rã-touro é capaz de afetar o comportamento acústico das comunidades nativas, sendo esse comportamento relacionado diretamente com o fitness dos indivíduos.

Nesse sentido, e baseado na importância das interações acústicas para as comunidades de anfíbios, este trabalho tem como objetivo geral avaliar os efeitos da invasão de *Lithobates catesbeianus* sobre o nicho acústico das espécies nativas, usando duas perspectivas, em nível de indivíduos e de comunidades. Considerando essas duas abordagens distintas, a presente dissertação possui dois capítulos. No primeiro capítulo nós avaliamos se o estímulo acústico de *L. catesbeianus* pode alterar

parâmetros temporais e espectrais dos cantos de espécies nativas com e sem sobreposição espectral com a espécie invasora. Nós testamos as seguintes hipóteses: a) Espécies nativas expostas aos sinais acústicos de *Lithobates catesbeianus* apresentam alterações no canto. b) Espécies com sobreposição de frequências com a invasora mostram diferenças em alguns parâmetros espectrais, especialmente na frequência dominante dos sinais, em relação àquelas que não têm frequência dominante dentro do espectro de vocalização da rã-touro.

Já no segundo capítulo, nosso objetivo foi testar se existe diferença na diversidade e composição funcional acústica em ambientes com e sem a presença de *L. catesbeianus* em áreas invadidas da Mata Atlântica no sul do Brasil. Neste capítulo as hipóteses testadas foram: a) Poças com a presença dos machos de rã-touro em atividade de vocalização e poças sem a presença dos mesmos apresentam distintos padrões de diversidade funcional acústica, sendo que nas poças sem a presença da invasora a diversidade funcional acústica será maior do que nas poças invadidas. b) Poças com a presença dos machos cantores de rã-touro e poças sem a presença dos mesmos apresentam composição funcional acústica diferente, e as poças invadidas apresentam variação na betadiversidade, com homogeneidade de atributos acústicos com relação às poças sem a presença dos machos da rã-touro em atividade de vocalização.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams, D. C.; Rohlf, F. J. 2000. Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97, 4106 - 4111.

Anderson, D. E.; Rongstad, O. J.; Mytton, W. R. 1990. Home range changes in raptors exposed to increased human activity levels in southeastern Colorado. *Wildlife Society Bulletin* 18, 134-142.

Amphibian species of the world. Disponível em: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>.

Barbosa, F. G.; Schneck, F.; Melo, A. S. Use of ecological niche models to predict the distribution of invasive species: a scientometric analysis. *Brazilian Journal of Biology*, 72(4): 821-829.

Bee, M. A.; Bowling, A. C. 2002. Socially mediated pitch alteration by territorial male bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *J. Herpetol.*, 36: 140–143.

Bee, M. A.; Swanson, E. M. 2007. Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, 74: 1765-1776.

Blackburn, T. M.; Pyšek, P.; Bacher, S.; Carlton, J. T.; Duncan, R.P.; Jarošík, V.; Wilson, J. R.; Richardson, D. M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol.*, 26: 333–339.

Blair, W. F. 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. - *Am. Naturalist* 92, p. 27-51.

Both, C.; Grant, T. 2012. Biological invasions and the acoustic niche: the effect of bullfrog calls on the acoustic signals of white-banded tree frogs. *Biology Letters*, 8: 714–716.

Both, C.; Lingnau, R.; Santos-jr., A. P.; Lima, L. P.; Madalozzo, B.; Grant, T. 2011. Widespread occurrence of the american bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae), in Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 6: 127-134.

Both, C.; Madalozzo, B.; Lingnau, R.; Grant, T. 2014. Amphibian richness patterns in Atlantic Forest areas invaded by American bullfrogs. *Austral Ecology*, 39(7): 864 - 874.

Both, C.; Melo, A. S. 2015. Diversity of anuran communities facing bullfrog invasion in Atlantic Forest ponds. *Biological Invasions*, 17(4):1137-1147.

Bradbury, J. W.; Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Brumm, H.; Slabbekoorn, H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* 35, 151–209.

Brumm, H.; Todt, D. 2002. Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Anim. Behav.* 63, 891-897.

Burmeister, S.; Konieczka, J.; Wilczynski, W. 1999. Agonistic encounters in a cricket frog chorus: behavioral outcomes vary with local competition and within the breeding season. *Ethology*, 105: 335–347.

Bury, R. B.; Whelan, J. A. 1984. Ecology and Management of the Bullfrog. U.S. Fish and Wildlife Service, Resource Publication 155, Washington, DC.

Capranica, R. R. 1968. The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). Behaviour, 31: 302–324.

Cienciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. Biota Neotropica, 9: 93–103.

Cunnington, G. M.; Fahrig, L. 2010. Plasticity in the vocalizations of anurans in response to traffic noise. Acta Oecologica, 36: 463-470.

Davis, M. A. 2009. Invasion Biology. Oxford University Press. 244 pp.

Dayan, T.; Simberloff, D. 2005. Ecological and communitywide character displacement: the next generation. Ecology Letters, 8: 875 - 894.

De Bello, F.; Lavorel, S.; Gerhold, P.; Reier, U.; Pärtel, M. 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. Biological Conservation, 143: 9–17.

Díaz, S.; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends Ecol. Evol., 16: 646-655.

Dubois, A.; Martens, J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. Journal für Ornithologie, 125: 455-463.

Duellman, W. E. Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. New York: McGraw-Hill, 670Pp.

Edge, W. D.; Marcum, C. L. 1985. Movements of elk in relation to logging disturbances. Journal of Wildlife Management, 49, 741-744.

Eigenbrod, F.; Hecnarb, S. J.; Fahrig, F. 2008. The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. Biol. Conserv., 141: 35–46.

Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, UK.

Facon, B.; Genton, B. J.; Shykoff, J.; Jarne, P.; Estoup, A.; David, P. 2006. General ecoevolutionary framework for understanding bioinvasions. Trends in Ecology e Evolution. 21(3): 130-135.

Farina, A.; Pieretti, N.; Morganti, N. 2013. Acoustic patterns of an invasive species: the Red-billed Leiothrix (*Leiothrix lutea* Scopoli 1786) in a Mediterranean shrubland, Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording, DOI:10.1080/09524622.2012.761571.

Ficken, R. W.; Ficken, M. S.; Hailman, J. P. 1974: Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds. Science, 183: 762 - 763.

Foote, A. D.; Osborne, R. W.; Hoelzel, A. R. 2004. Whale-call response to masking boat noise. Nature 428, 910.

Frost, D. R. 1985. Amphibian species of the world: A taxonomic and geographical reference. Allen Press, Lawrence.

Fundação SOS Mata Atlântica, INPE. 2009. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período 2005-2008. São Paulo.

Gerhardt, H. 1991. Female mate choice in treefrogs: Static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42: 615-635.

Gerhardt, H. C.; Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans?: common problems and diverse solutions*. Chicago: University of Chicago Press.

Giovanelli, J. G. R.; Haddad, C. F. B; Alexandrino, J. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions*, 10: 585 - 590.

Goutte S, Dubois A, Legendre F (2013) The Importance of Ambient Sound Level to Characterise Anuran Habitat. *PLoS ONE* 8(10): e78020. doi: 10.1371/journal.pone.0078020.

Greenfield, M. D. 1988: Interspecific acoustic interaction among katydids *Neoconocephalus*: inhibition induces shifts in diel periodicity. *Anim. Behav.* 36, 684—695.

Grether, G. F.; Losin, N.; Anderson, C. N.; Okamoto, K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. 2009. *Biol. Rev.*, 84: 617–635.

Herman, C. A. 1992. *Endocrinology*. Pages 40–57 in Feder, M.E.; Burggren, W. W. eds. *Environmental physiology of the amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.

Hödl, W. and A. Amézquita. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. Pp. 121–141 in M. J. Ryan (ed.), *Anuran Communication*. Washington. Smithsonian Institution Press.

Hollen, L. I.; Radford, A. N.; 2009. The development of alarm call behavior in mammals and birds. *Animal Behaviour*, 78: 791–800. doi:10.1016/j.anbehav.2009.07.021.

Holt, M. M.; Noren, D. P.; Emmons, C. K. 2011. Effects of noise levels and call types on the source levels of killer whale calls. *The Journal of the Acoustical Society of America* 130, 3100–3106.

IUCN. International Union for Conservation of Nature. 100 of the world's worst invasive alien species. Invasive Species Specialist Group, Auckland, New Zealand, 2003. Disponível em: [http://www.issg.org/pdf/publications/worst\\_100/english\\_100\\_worst.pdf](http://www.issg.org/pdf/publications/worst_100/english_100_worst.pdf).

Kastak, D., & Schusterman, R. (1996). Temporary threshold shift in a harbor seal (*Phoca vitulina*). *Journal of the Acoustical Society of America*, 100, 1905-1908.

Kats, L. B.; Ferrer, R. P. 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Divers. Distrib.*, 9: 99 - 110.

Keane, R. M.; Crawley, M. J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (2): 167-170.

Kiesecker, J. M.; Blaustein, A. R. 1998. Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conserv. Biol.*, 12: 776–787.

Klump, G. M. 1996. Bird communication in the noisy world. In: Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 321e338. Ithaca, New York: Cornell University Press.

Kolar, C.S.; Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends Ecology Evoution 16: 199–204.

Korsunovskaya, O. S. 2009. Acoustic Signals in Katydid (Orthoptera, Tettigonidae). Communication 2. Entomological Review, 89 (1): 16–20.

Krause B. 1987. Bioacoustics, habitat ambience in ecological balance. Whole Earth Review, 57: 14–18.

Krausman, P. R., Leopold, B. D., & Scarbrough, D. L. 1986. Desert mule deer response to aircraft. Wildlife Society Bulletin, 14, 68-70.

Kupferberg, S. J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California River: the role of larval competition. Ibid., 78: 1736 - 1751.

Kwet, A.; Di-Bernardo, M. Pro-Mata - Anfíbios. Amphibien. Amphibians. Porto Alegre: EDIPUCRS, 1999. 107pp.

Lane, H.; Tranel, B. 1971. The Lombard sign and the role of hearing in speech. Journal of Speech, Language, and Hearing Research 14, 677–709.

Llusia D, Gómez M, Penna M, Márquez R (2013) Call Transmission Efficiency in Native and Invasive Anurans: Competing Hypotheses of Divergence in Acoustic Signals. PLoS ONE 8(10): e77312. doi:10.1371/journal.pone.0077312.

Lombard, E. 1911. Le signe de l'élevation de la voix, *Annals maladiers oreille, Larynx, Nez, Pharynx*, 37: 101-119.

Lopez, P. T.; Narins, P. M.; Lewis, E. R.; Moore, S. W. 1988. Acoustically induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Anim Behav*, 36: 1295–1308.

Mack, R. N.; Simberloff, D.; Lonsdale, W. M.; Evans, H.; Clout, M. N.; Bazzazz, F. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology*, 5:1-20.

MacNally, R. 1981. On the reproductive energetics of chorusing males: Energy depletion profiles, restoration and growth in two sympatric species of *Ranidella* (Anura). *Oecologia*, 51: 181-188.

Moore, B. C. J.; Shailer, M. J.; Hall, J. W.; Schooneveldt, G. P. 1993. Comodulation masking release in subjects with unilateral and bilateral hearing impairment. *Journal of the Acoustical Society of America*. 93: 435–451.

Moyle P. B.; Willams, J. E. 1990. Biodiversity loss in the temperate zone: decline of the native fish fauna of California. *Conservation Biology*, 4: 275-84.

Narins, P. M. 1995: Frog communication. *Sci. Am.*, 273: 78—83.

Narins, P. M.; Feng, A. S.; Fay, R. R.; Popper, A. N. 2007. Hearing and sound communication in amphibians. New York: Springer Verlag. 362 pp.

Narins, P. M.; Zelick, R. 1988. The effects of noise on auditory processing and behavior in amphibians. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System* (Ed. by B.

Fritzsche, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington & W. Walkowiak), pp. 511/ 536.  
New York: J. Wiley.

Neville, L. E.; Murphy, S. 2001. Invasive Alien Species: Forging Cooperation to Address a Borderless Issue. International Association for Ecology (INTECOL) Newsletter, Spring/Summer 2001: 3-7.

Nogueira, S. S. C.; Pedroza, J. P.; Nogueira-Filho, S. L. G.; Tokumar, R. S. 2012. The Function of Click Call Emission in Capybaras (*Hydrochoerus Hydrochaeris*). *Ethology* 118: 1001–1009. doi:10.1111/eth.12001.

Parks, S. E.; Clark, C. W.; Tyack, P. L. 2007. Short- and long-term changes in rightwhale calling behavior: the potential effects of noise on acoustic communication. *The Journal of the Acoustical Society of America* 122, 3725–3731.

Parris, K. M.; Velik-Lord. M.; North, J. M. A. 2009. Frogs Call at a Higher Pitch in Traffic Noise. *Ecology and Society* 14(1): 25 [online].

Penna, M.; Zúñiga, D. 2014. Strong responsiveness to noise interference in an anuran from the southern temperate forest. *Behav Ecol Sociobiol.*, 68: 85–97.

Petchey, O. L.; Evans, K. L.; Fishburn, I. S.; Gaston, K. J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, London, 76(5): 977-985.

Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2002. Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecol. Lett.*, 5(3): 402-411.

Petren K.; Case, T. J. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*. 77: 118-32.

Pineda, E.; Moreno, C.; Escobar, F.; Halffter, G. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conserv. Biol.*, 19: 400–410.

Pijanowski, B. C.; Villanueva Rivera, L. J.; Dumyahn, S. L.; Farina, A.; Krause, B. L.; Napoletano, B. M.; Gage, S. H.; Pieretti, N. 2011. Soundscape Ecology: The Science of Sound in the Landscape. *BioScience*, 61(3): 203-216.

Planque, R.; Slabbekoorn, H. 2008. Spectral Overlap in Songs and Temporal Avoidance in a Peruvian Bird Assemblage. *Ethology*, 114: 262–271.

Primack, B. P.; Rodrigues, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Editora Planta, Londrina. 328p.

Rabin, L. A.; Mccowan, B.; Hooper, S. L.; Owings, D. H. 2003. Anthropogenic Noise and its Effect on Animal Communication: In *Interface Between Comparative Psychology and Conservation Biology*. *International Journal of Comparative Psychology*, 16(2): 172-192.

Reby, D.; Cargnelutti, B.; Joachim, E.; Aulagnier, S. 1999. Spectral acoustic structure of barking in roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age- and individual-related variations. *Comptes Rendus Acad Sci Ser III-Sci Vie- Life Sci.*, 322: 271–279.

Rheindt, F. E. 2003. The impact of roads on birds: Does song frequency play a role in determining susceptibility to noise pollution? *Journal of Ornithology*, 144: 295-306.

Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: The evolution of the amphibian auditory system, 637–677. Fritzsch, B.; Ryan, M. J.; Wilczynski, W.; Heherington, T. E.; Walkowiak, W. (Eds). New York: Wiley.

Sagoff, M. 2005. Do non-native species threaten the natural environment? *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 18: 215–236.

Sax, D. F. Stachowicz, J. J. Brown, J. H.; Bruno, J. F.; Dawson, M. N.; Gaines, S. D.; Grosberg, R. K.; Hastings, A.; Holt, R. D.; Mayfield, M. M.; O'Connor, M.; Rice, H. R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol.*, 22: 465–71.

Settle, W. H.; Wilson, L.T. 1990. Invasion by the Variegated Leafhopper and Biotic Interactions: Parasitism, Competition, and Apparent Competition. *Ecology*. 71(4): 1461-1470.

Silvano, D.; Scott, N.; Aquino, L.; Kwet, A.; Baldo, D. *Rhinella icterica*. In: IUCN 2010. IUCN. Red List of Threatened Species. Version 2010.4, 2008. Available at: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).

Stinson, K.A.; Kaufman S.K.; Durbin, L.; Lowenstein, F. 2007. Impact of garlic mustard invasion on a forest understory community. *Northeastern Naturalist*, 14: 73–88.

Sueur, J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 75: 379–394.

Taigen, T., Wells, K. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology*, 155: 163-170.

Taper, M. L. & Case, T. J. 1992. Coevolution among competitors. In: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 8 (eds Futuyma, D. & Antonovics, J.). Oxford University Press, New York, pp. 63–109.

Tennessen, J. B.; Parks, S. E.; Langkilde, T. 2014. Traffic noise causes physiological stress and impairs breeding migration behaviour in frogs. *Conserv Physiol* 2: doi:10.1093/conphys/cou032.

Tilman, D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity* (S.A. Levin, ed.). Academic Press, San Diego, p. 109-120.

Tyack, P. L. 2000. Functional aspects of cetacean communication. In *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales* (eds J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack and H. Whitehead), pp. 270–307. University of Chicago Press, Chicago.

Wang, Y. & Li, Y. 2009. Habitat selection by the introduced American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) on Daishan Island, China. *J. Herpetol.*, 43: 205 - 211.

Wasserman, F. E. 1977: Intraspecific acoustical interference in the white-throated sparrow *Zonotrichia albicollis*. *Anim. Behav.* 25, 949—952.

Webster, D. B.; Webster, M. (1992). Kangaroo rat auditory thresholds before and after middle-ear reduction. *Brain, Behavior, and Evolution*, 5: 41-53.

Weiher, E.; Keddy, P. A. 1999. *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats*. Cambridge: Cambridge University Press. 418pp.

Wells, K. D. 1977. The courtship of frogs. Pp. 233 – 262 in Taylor, D. H.; Guttman, S. I. (eds.), *The reproductive Biology of Amphibians*. New York. Plenum Press.

Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago, The University of Chicago Press.

Wiley, R. H.; Richards, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3:785 69-94.

Winter, M.; Schweiger, O.; Klotz, S.; Nentwig, W.; Andriopoulos, P.; Arianoutsou, M.; Basnou, C.; Delipetrou, P.; Didziulis, V.; Hejda, M.; Hulme, P. E.; Lambdon, P. W.; Pergl, J.; Pysek, P.; Roy, D. B.; Kühn, I. 2009. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 21721–21725.

Zelick, R.; Narins, P. M. 1985. Characterization of the advertisement call oscillator in the frog *Elutherodactylus coqui*. *J. Comp. Physiol. A*, 156: 223 - 229.

## **CAPÍTULO I**

### **Invasão de nicho acústico: rãs-touro e os efeitos da sobreposição espectral com as espécies nativas**

**Invasão de nicho acústico: rãs-touro e os efeitos da sobreposição espectral com  
as espécies nativas**

Artigo a ser submetido para a revista "Biological Invasions"

Camila Ineu Medeiros <sup>1</sup>, Camila Both <sup>2</sup>, Taran Grant <sup>3</sup>, Sandra Maria Hartz <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do sul, 91501-970. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

Corresponding author: [camilamedeiros22@yahoo.com.br](mailto:camilamedeiros22@yahoo.com.br)

<sup>2</sup> Programa de Pós graduação em Biodiversidade animal, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima s/n°. CEP 97105-900. Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós graduação em Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 05508 090. São Paulo, São Paulo, Brasil.

## RESUMO

As invasões biológicas constituem uma das principais ameaças à biodiversidade, podendo causar inúmeros impactos ecológicos. Espécies invasoras que utilizam comunicação acústica podem afetar as nativas através da interferência no nicho acústico. A rã-touro *Lithobates catesbeianus* é um anuro com grande potencial invasor, amplamente distribuído na Mata Atlântica brasileira. A presença de machos da rã-touro em atividade de vocalização pode constituir uma importante fonte de ruído no ambiente, pois apresenta sobreposição espectral com grande parte das espécies nativas. Considerando que a sobreposição é um dos principais fatores de mascaramento acústico, o objetivo deste estudo foi testar efeitos da invasão acústica de *L. catesbeianus* sobre o canto de espécies nativas com e sem sobreposição espectral com a invasora. Realizamos um experimento em campo, introduzindo a vocalização da rã-touro para duas espécies com sobreposição espectral com a invasora e duas espécies sem sobreposição. Utilizamos também dois estímulos, um ruído branco e a vocalização de uma espécie nativa. Todas as espécies testadas foram expostas aos três estímulos. Comparamos essas gravações com as vocalizações espontâneas, antes e depois dos experimentos. Os resultados mostram que as espécies nativas alteram seus cantos em resposta ao canto da rã-touro. No entanto, os outros estímulos, ruído branco e principalmente a espécie nativa, também provocaram alterações nos cantos, em muitos casos similares àquelas exibidas em resposta à rã-touro. Como ambas as espécies de anuros utilizados nos experimentos têm cantos com frequência dominante baixa, que se propagam melhor no ambiente, é possível que as respostas das espécies nativas estejam relacionadas a essa frequência. Assim, espécies invasoras que produzem sinais de baixa frequência podem ter vantagens em relação às espécies nativas. Entretanto, os resultados reforçam que a introdução de quaisquer novos sons no ambiente tem potencial de modificar os cantos.

**Palavras-chave:** Invasões biológicas, Bioacústica, *Lithobates catesbeianus*.

## **ABSTRACT**

Biological invasions are a major threat to biodiversity, may causing many ecological impacts. Invasive species that use acoustic communication can affect the native species through interference in the acoustic niche. The bullfrog *Lithobates catesbeianus* is an anuran with great potential of invasion, widely distributed in the Brazilian Atlantic Rainforest. The presence of male bullfrog in vocalization activity can be an important source of noise in the environment because it presents spectral overlap with most of the native species. Considering that the overlap is a major factor of acoustic masking, the purpose of this study was to test the effects of the acoustic invasion of *L. catesbeianus* on the calls of the native species with and without spectral overlap with the invader. We conducted a field experiment, introducing the vocalization of bullfrogs for two species with spectral overlap with the invasive species and two non-overlapping species. We also used two stimuli, a white noise and a vocalization of a native species. All species tested were exposed to the three stimuli. We compared these recordings with spontaneous vocalizations before and after the experiments. Our results show that native species alter their calls in response to the bullfrog´ calls. However, the other stimuli, white noise and mainly native species, also caused changes in the calls of native species, in many cases similar to those shown in response to the bullfrog. As both species of frogs used in the experiments have songs with low dominant frequency, propagated better in the environment, it is possible that the responses of native species are related to this frequency. Therefore, invasive species which produce low frequency signals may have advantages over native species. However, the results reinforce that the introduction of new sounds in the environment has the potential to modify the native calls.

**Keywords:** Biological invasions, Bioacoustics, *Lithobates catesbeianus*

## INTRODUÇÃO

As invasões biológicas constituem uma das principais ameaças à biodiversidade, podendo causar homogeneização nos ecossistemas (Mack et al., 2000) e outros impactos ecológicos através de competição, predação, hibridizações ou alteração da dinâmica das comunidades nativas (Sax et al., 2007; Primack & Rodrigues, 2001). Recentemente, Both e Grant (2012), Farina et al. (2013) e Bleach et al. (2015) chamaram à atenção para um novo mecanismo pelo qual espécies invasoras podem afetar as nativas, através da interferência no nicho acústico. Nesses estudos os autores reportam efeitos negativos causados pelas vocalizações de espécies invasoras em anfíbios e aves. O mascaramento dos sinais acústicos pode afetar diretamente a reprodução e/ou o consumo de energia dos organismos. Os efeitos podem resultar em gastos energéticos elevados, perda de oportunidades de acasalamento ou forrageamento, interações agressivas desnecessárias e outros comportamentos críticos (Edge & Marcum, 1985; Krausman et al., 1986; Bradbury e Vehrencamp, 1998).

As interações acústicas são importantes em diversas funções ecológicas, tais como: seleção sexual, defesa de territórios, interações predador-presa, manutenção da coesão social, e orientação espacial (Wells, 2007; Reby et al., 1999; Rheindt, 2003; Hollen & Radford, 2009; Nogueira et al., 2012). A presença de novas fontes sonoras no ambiente pode desafiar o potencial de ajuste acústico (Rabin, 2003), afetando a comunicação entre espécies nativas (Dubois e Martens, 1984). Dentre essas novas fontes sonoras, os impactos antropogênicos são bem estudados para diversos grupos animais. Ruídos decorrentes do tráfego causam impactos sonoros para anfíbios, que podem alterar a frequência dominante ou outras características sonoras (Parris et al., 2009; Cunnington & Fahrig, 2010; Bee & Swanson, 2007). Além de afetar a atividade reprodutiva de mamíferos e aves, ruídos

antropogênicos podem implicar na redução da abundância de algumas populações à medida que o ruído aumenta (Laiolo & Tella, 2005; Rheindt, 2003). O tráfego, assim como outras fontes sonoras, mascara os sinais especialmente porque sobrepõe no espaço, tempo e frequência com as vocalizações nativas (Halfwerk et al., 2011).

Em anfíbios, interferências sobre os sinais acústicos podem ter consequências severas, uma vez que a vocalização está ligada diretamente à seleção sexual (Gerhardt, 1991). As fêmeas escolhem os machos guiadas por características da vocalização, tais como amplitude e frequência dominante dos sinais (Ryan, 1988; Gerhardt, 1991). O canto dos machos informa sua identidade, sexo, estado reprodutivo e localização espacial (Wells, 1977). Esses sinais são difundidos em larga escala, não direcionados para indivíduos em particular (Martof e Thompson, 1958; Wells, 1977), e sobrepõem no espaço acústico com as outras espécies da comunidade. Devido à competição por espaço os padrões dos sinais podem ser particionados para minimizar a sobreposição entre as espécies (Taper e Case 1992). Indivíduos com maior grau de sobreposição temporal e espectral representam uma pressão seletiva maior entre si (Gerhardt e Huber, 2002).

Neste estudo nós avaliamos os efeitos da invasão de nicho acústico pela rã-touro *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802), em espécies nativas com e sem sobreposição espectral com a invasora. A rã-touro é um anuro com grande potencial invasor, encontrado em mais de 40 países, e em pelo menos 130 municípios brasileiros (Both et al., 2011). A espécie possui uma vocalização de amplo espectro de frequências (Capranica, 1968), diferente do que é encontrado em grande parte das espécies nativas. A presença de machos da rã-touro em atividade de vocalização pode constituir uma importante fonte de ruído no ambiente. Os cantos têm pouca degradação e atenuação, e eficiência na propagação (Capranica, 1968; Llusia et al., 2013). O canto da rã-touro propagou-se de maneira mais eficiente do que as espécies nativas na Península Ibérica (Llusia et al., 2013), contrariando a Hipótese da adaptação acústica (Morton, 1975), que descreve como um ambiente pode influenciar

a evolução dos sistemas de comunicação. De acordo com essa hipótese seria esperado que os cantos das espécies invasoras exibissem propagação subótima, com desvantagem em relação às espécies nativas.

Nós realizamos um experimento em campo, introduzindo a vocalização da rã-touro em área onde não existe registro da sua ocorrência. Utilizamos quatro espécies nativas, duas com sobreposição de frequências com a espécie invasora e duas sem sobreposição. Além do canto da rã-touro, utilizamos dois estímulos, um ruído branco e a vocalização de uma espécie nativa, *Rhinella icterica*. Todas as espécies testadas foram expostas aos três estímulos, sendo gravadas as vocalizações espontâneas antes e depois dos experimentos. Considerando que a espécie invasora apresenta sobreposição espectral com grande parte das espécies nativas, nós esperamos que as espécies nativas expostas aos sinais acústicos da rã-touro apresentem alterações nos parâmetros dos cantos. Outra hipótese é que as espécies com sobreposição de frequências mostrem diferenças em alguns parâmetros espectrais, especialmente na frequência dominante dos sinais, em relação àquelas espécies que não têm frequência dominante dentro do espectro de vocalização da rã-touro.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Área e espécies de estudo*

O estudo foi conduzido no Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, (29°35'S, 50°15'W). No local, até o momento, não houve registro da ocorrência de *Lithobates catesbeianus* (Kwet & Di-Bernardo, 1999; Kwet 2001; Both et al., 2009, obs. pess.). As amostragens foram realizadas na primavera e verão (setembro a março), período da estação reprodutiva para anfíbios subtropicais.

Espécies com e sem sobreposição espectral com a invasora foram testadas sendo selecionadas a partir da frequência dominante dos seus cantos, baseadas nas descrições dos cantos presentes em Kwet (2001). As espécies amostradas com

sobreposição espectral com a rã-touro foram *Hypsiboas bischoffi* e *Scinax perereca*, e as espécies sem sobreposição espectral foram *H. leptolineatus* e *Dendropsophus minutus*.

A invasora, *L. catesbeianus* possui um repertório vocal com sete tipos diferentes de cantos, que foram descritos por Capranica (1968). O canto de anúncio (Figura 1a) varia entre 3 – 4 até 14 – 15 notas. Cada nota tem aproximadamente entre 0.6 - 1.5 s, e o intervalo entre as notas tem em média 0.8 s. A forma de onda do canto da espécie tem uma natureza praticamente periódica, o que dá origem a um relacionamento quase harmônico entre os componentes espectrais. O canto da rã-touro cobre uma ampla banda de frequências, que pode ir entre 90 – 4000 Hz, com concentração de energia e frequência dominante entre 200 - 400 Hz e 1000 - 2000 Hz. Os machos frequentemente cantam de maneira alternada e seus cantos podem ser emitidos mesmo depois de cessada a estação reprodutiva, sendo que nessas épocas os cantos podem ter funções diferentes.

*Hypsiboas bischoffi* é endêmica do sul e sudeste do Brasil, ocorrendo em áreas montanhosas da Mata Atlântica brasileira (Marcelino et al., 2009). A espécie apresenta dois tipos básicos de vocalização, notas do tipo A constituem as notas do canto de anúncio (Figura 2a), enquanto as notas do tipo B são, provavelmente, territoriais. O primeiro canto é composto por uma ou duas notas multipulsionadas, com duração média variando de 0.05 - 0.1s. São emitidas entre 3 - 24 notas por minuto, e a frequência ocupa uma banda entre 1100 - 2500 Hz, sendo a frequência dominante entre 1400 - 2100 Hz (Kwet, 2001; Pombal, 2010). A vocalização do tipo B é emitida principalmente quando a densidade de machos é alta, e é composta por uma série de pulsos. Cada nota tem duração de 1.26s e 21 pulsos. A banda de frequência está entre 1000 - 2400 Hz, com frequência dominante entre 1700 - 2000 Hz (Pombal, 2010). *Scinax perereca* ocorre na Mata Atlântica desde a região sul de São Paulo, até Misiones, na Argentina (Pombal et al., 1995). Apresenta somente um tipo de nota multipulsionada (Figura 2b), com duração média variando entre 0.28 - 0.37s. O

número de pulsos por nota varia entre 19 - 26, o intervalo entre as notas de 0.71 - 1.60s, e a taxa de canto varia de 18 - 50 notas por minuto. A frequência está entre 1100 - 4000 Hz, sendo a frequência dominante entre 1300 - 1500 Hz (Kwet, 2001; Pombal, 2010). *Hypsiboas leptolineatus* ocorre em pântanos e sistemas fluviais em campos de altitude no planalto das Araucárias nos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná (Cruz & Caramaschi 1998, Kwet & Di-Bernardo 1999, Hiert & Moura 2007). Apresenta dois tipos de canto, um canto de anúncio (Figura 2c) e um canto territorial. O canto de anúncio é multipulsionado e composto por três a quatro notas, com duração variando entre 0.04 - 0.1s, e o número de pulsos por nota varia de 3 - 16 pulsos. Já o canto agressivo é mais longo, formado por 11 - 21 pulsos, com duração entre 0.004 - 0.015s. A frequência dominante nos dois cantos está entre 3500 e 5200 Hz (Kwet, 2001; Lignau, 2009). *Dendropsophus minutus* está amplamente distribuída na América do Sul, sendo encontrada tipicamente em áreas abertas (Frost, 2011). Apresenta três tipos de notas, chamadas de A, B e C (Cardoso & Haddad, 1984). Notas do tipo A são multipulsionadas (Figura 2d), com duração média de 0.19s. A frequência está entre 2000 - 6000 Hz, com frequência dominante em duas faixas (fundamental e harmônico), entre 2200 - 2800 Hz e 4000 - 5500 Hz respectivamente. Notas do tipo B não são multipulsionadas e são harmônicas, e a faixa de frequência fundamental está entre 2000 - 2200 Hz e o segundo harmônico entre 4000 - 4500 Hz, sendo a frequência dominante de 4100 - 5512 Hz e a duração dessa nota é de 0.06s. Já a nota C, assim como a nota A é multipulsionada e também apresenta estrutura harmônica. A fundamental está entre 2000 - 2700 Hz, o segundo harmônico entre 4000 - 5000 Hz e a frequência dominante está entre 2300 - 4400 Hz. A duração dessa nota varia de 0.05 - 0.08s ou mais longas, variando entre 0.13 - 0.17s (Kwet, 2001; Lignau, 2009; Pombal, 2010).

A espécie que utilizamos como estímulo interespecífico, *Rhinella icterica*, co-ocorre com as espécies no local de estudo. A espécie ocorre no centro, sudeste e sul do Brasil, nordeste da Argentina e leste do Paraguai (Kwet & Di-Bernardo, 1999). Esta

espécie utiliza diversos habitats, áreas florestadas ou abertas, e se reproduz em corpos d'água permanentes ou temporários, e mesmo em habitats perturbados (Silvano et al., 2010). A espécie apresenta canto de anúncio (Figura 1b) com uma nota multipulsionada, com duração entre 0.03 - 0.04s e intervalo entre as notas variando entre 0.05 - 0.058s. A escolha desta espécie foi devido à frequência dominante do canto, que assim como o da rã-touro é baixa, ocupando uma faixa entre 400 - 900 Hz, com frequência dominante entre 500 - 600 Hz (Kwet, 2001; Pombal, 2010).

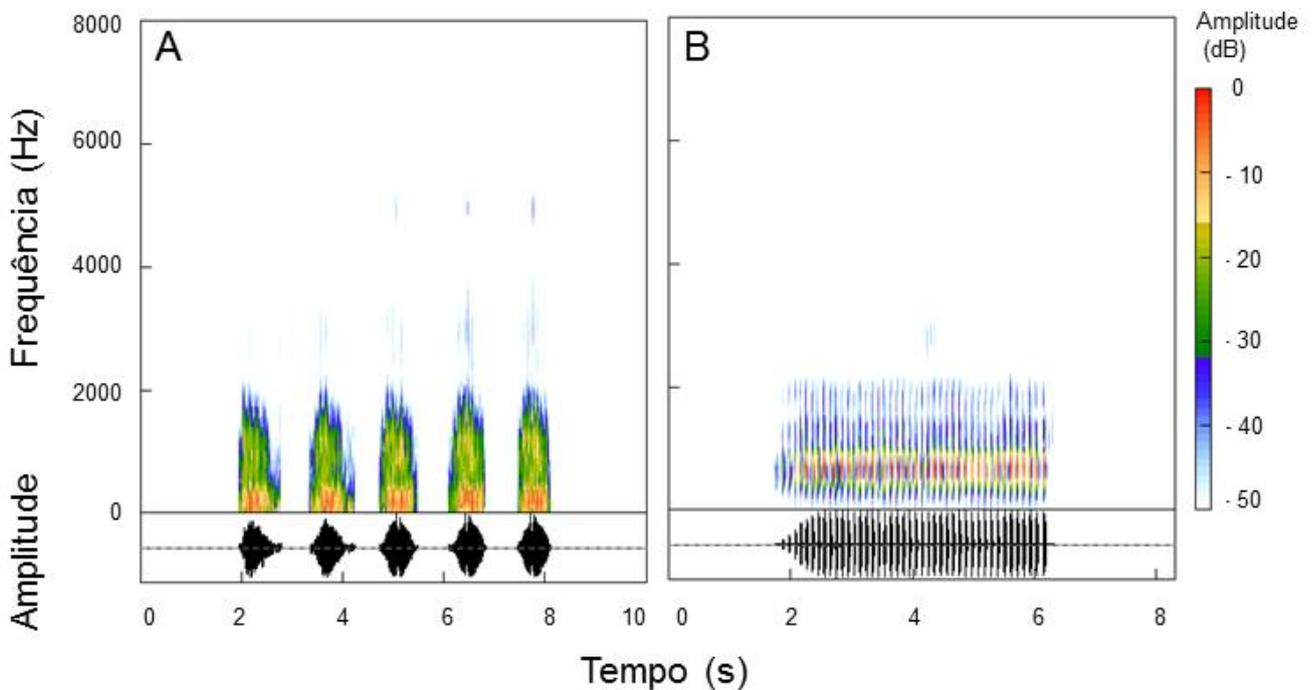


Figura 1. Espectrogramas e sonogramas dos cantos de anúncio dos dois anuros utilizados como playback estímulo, *Lithobates catesbeianus* (A) e *Rhinella icterica* (B). Os sons são os mesmos que foram utilizados nos experimentos, e representam um único indivíduo de cada espécie.

#### *Estímulos acústicos testados*

Para testar se a presença da rã-touro provoca algum efeito sobre o canto das espécies nativas seguimos o protocolo de gravação A-B-A, proposto por McGregor et al. (1992), sendo: 5 min. da atividade de vocalização espontânea; 5 min. de resposta ao som do estímulo testado; 5 min. posteriores ao estímulo. Para avaliar se as alterações provocadas pela rã-touro não podem ser provocadas por outros estímulos,

nós utilizamos além do estímulo da rã-touro mais dois estímulos diferentes para cada espécie testada: um ruído branco e o canto de *Rhinella icterica*. Utilizamos essa espécie, para assegurar que não seja o efeito apenas de um som desconhecido, como são o ruído branco e a presença da rã-touro. Assim como a rã-touro, *R. icterica* possui um grande tamanho corpóreo em relação à maioria das espécies nativas e frequência dominante baixa. Para esses estímulos também seguimos o protocolo A-B-A.

O estímulo acústico da rã-touro foi obtido através de gravação da vocalização de um macho solitário em campo, no município de Faxinal do Soturno (29°83' S, 53°82' W). Da mesma forma, o estímulo de *Rhinella icterica* também foi obtido de um macho solitário em campo, mas no mesmo local em que o estudo foi desenvolvido. Para todos os estímulos padronizamos o SPL (Sound Pressure Level) a 1 metro de distância, e o gravador na mesma intensidade de gravação (24 bits/ 96kHz). Selecionamos notas emitidas por um único macho das duas espécies (*comprimento-rostro-cloaca*: 128 mm – *L. catesbeianus*/ 136 mm – *R. icterica*) e com elas construímos um playback estímulo de 5 min. O playback da rã-touro consiste em notas do canto de anúncio de 0.81s e com frequência dominante de 172.3 Hz, separadas por intervalos regulares de 30s. O estímulo de *R. icterica* consiste em notas do canto de anúncio, de 4.44s e frequência dominante de 689.1 Hz, também separadas por intervalos regulares de 30s. O ruído branco foi o único estímulo com estrutura temporal diferente, sendo reproduzido continuamente dentro dos 5 min de estímulo, por representar alguma outra fonte de ruído abiótica. Para este caso, partimos do pressuposto que sons abióticos não apresentam padrão específico e muitas vezes se apresentam de maneira contínua. Cada um dos três playbacks estímulo foi estruturado com 5 minutos de silêncio (pré-estímulo), 5 minutos com o estímulo (durante o estímulo) e mais 5 minutos de silêncio (pós-estímulo), pois dessa forma não foi preciso intervir durante as gravações.

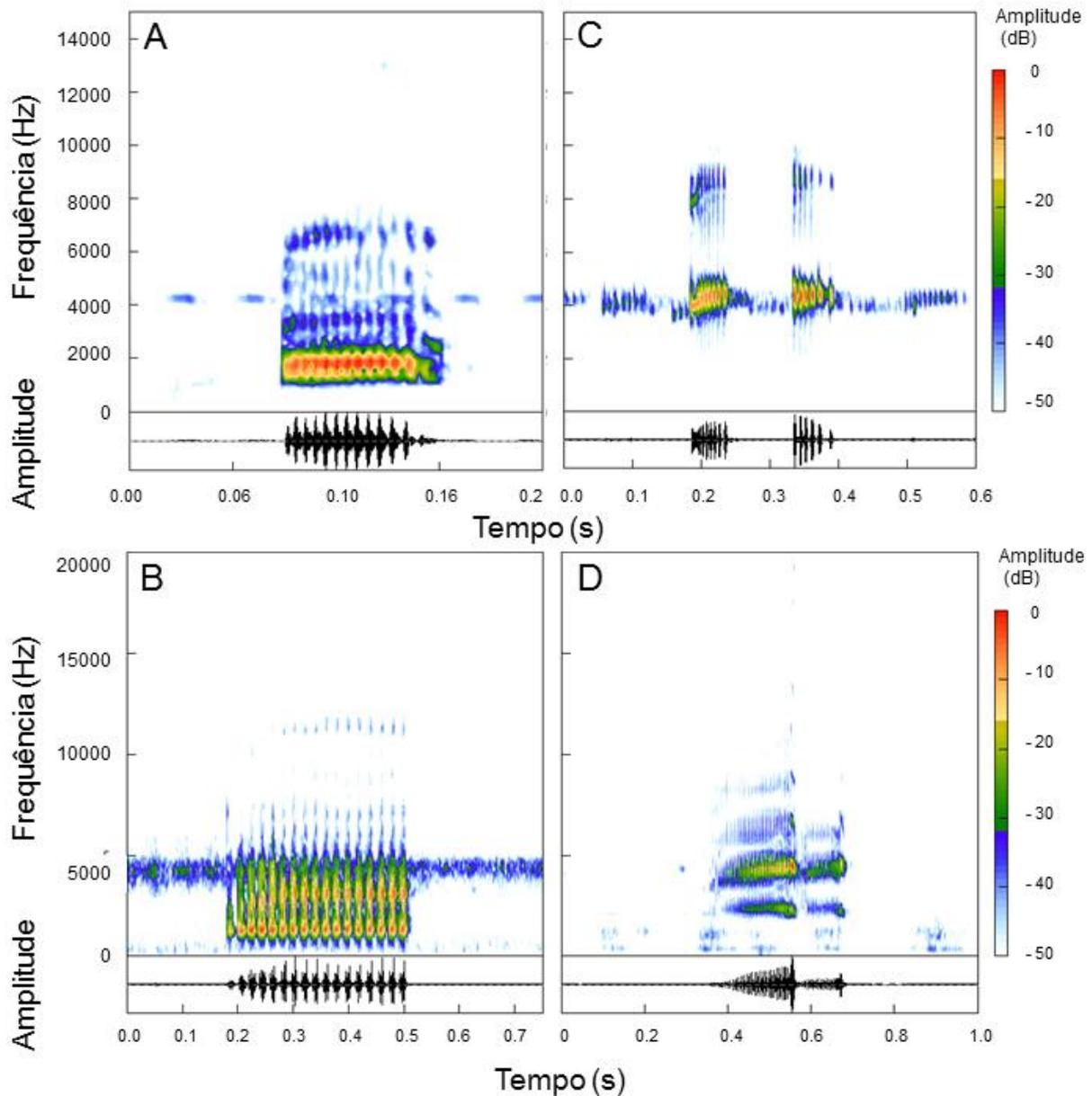


Figura 2. Espectrogramas e sonogramas dos cantos de anúncio das espécies nativas expostas aos playbacks estímulo. Espécies com sobreposição de frequências com a rã-touro, *Hypsiboas bischoffi* (A) e *Scinax perereca* (B), e espécies sem sobreposição de frequência dominante com a invasora, *H. leptolineatus* (C) e *Dendropsophus minutus* (D). Os sonogramas e espectrogramas representam um único indivíduo de cada espécie.

### Experimento

Selecionamos entre 12 (*Scinax perereca*) e 18 (demais espécies) machos em atividade de vocalização para cada uma das espécies testadas. Para *S. perereca* gravamos um número menor de indivíduos porque não foi possível encontrar mais

machos cantores na estação reprodutiva durante as amostragens. Seis indivíduos de cada espécie foram expostos a um dos playbacks estímulo: rã-touro, ruído e *Rhinella icterica*. A exceção foram os indivíduos de *S. perereca*, para os quais utilizamos quatro indivíduos por playback estímulo.

Após a seleção do macho focal, seguiu-se a reprodução de um dos três playbacks estímulo. As gravações foram realizadas através de microfone uni-direcional (Sennheiser ME 66-K6P) acoplado a gravador digital (Sony PCM-M10), sendo a distância de gravação padronizada de 1 m do macho focal. Os machos focais testados estavam no mínimo 5 m distantes um do outro. Antes das gravações o ruído ambiente foi mensurado, a 1 m de distância da poça de estudo, utilizando-se um decibímetro, e a presença de machos não-focais nas gravações foi verificada através de procura ativa, e se preciso realizamos a retirada do indivíduo. Após as gravações, o macho focal testado foi coletado, medido, fotografado e mantido em cativeiro, para que não houvesse pseudo-replicação. Ao término de cada experimento de cada espécie (cerca de 7 dias), eles foram liberados no mesmo local em que foram coletados.

#### *Análise dos cantos*

Antes das análises os 15 min de gravação foram separados em três momentos (pré-estímulo – durante o estímulo – pós-estímulo), resultando em três arquivos de 5 min para cada indivíduo. Essas gravações foram analisadas usando RAVEN PRO v. 1.5. (Bioacoustics Research Program, 2014), onde construímos espectrogramas e sonogramas. Nós contamos os cantos emitidos em cada um dos períodos de tempo, para calcular a taxa de canto (notas – 1/ min).

Para medir os demais parâmetros dos cantos, aleatorizamos 20 notas em cada período para *Scinax perereca* e *Dendropsophus minutus* (60 por indivíduo), e 10 notas para *Hypsiboas leptolineatus* e *H. bischoffi* (30 por indivíduo), pois nessas espécies alguns indivíduos emitiram menos de 20 notas ao longo dos 5 min de gravação. Além disso, *H. leptolineatus* e *H. bischoffi* também emitiram cantos agressivos, que foram

contados e analisados separadamente. Para os cantos agressivos também aleatorizamos 20 notas (60 por indivíduo). Analisamos os seguintes parâmetros temporais e espectrais das notas aleatorizadas: Frequência dominante (Hz), Frequência central (Hz), Duração das notas (s) e Intervalo entre as notas (s).

Medimos o grau de sobreposição temporal entre os indivíduos gravados e os estímulos. Dentro do período estímulo dos playbacks realizamos uma contagem do número de notas das espécies nativas que apresentam sobreposição com alguma nota das espécies-estímulo (*L. catesbeianus* e *R. icterica*), e também do número de notas livre de qualquer sobreposição.

#### *Análise estatística*

As diferenças nos parâmetros dos cantos avaliados, entre os períodos e estímulos considerados foram testadas por Análise de Variância utilizando testes de aleatorização. O tipo de estímulo e o período (A-B-A) foram considerados fatores fixos, e os indivíduos foram tratados como blocos. Consideramos a hipótese nula de que qualquer nota e/ou taxa de canto podem ser emitidas por qualquer indivíduo em qualquer período e durante qualquer estímulo. Nós utilizamos 1000 permutações e a estatística pseudo-F como critérios de teste (Anderson, 2001). Para determinar quais os períodos e estímulos diferiam, foram utilizadas análises de contrastes entre pares (Pillar & Orłóci, 1996). Essas análises foram realizadas no MULTIV v. 2.4.2 (Pillar, 2006).

Para avaliar se os machos ajustaram seus cantos dentro do período de estímulo de 5 min, para evitar sobreposição com os estímulos dos dois anuros, comparamos a proporção de chamadas que apresentaram sobreposição temporal com a proporção de sobreposição de cantos esperados por acaso. As proporções esperadas foram calculadas a partir dos playbacks estímulo, onde consideramos o tempo total (s) dentro dos 5 min em que foram emitidas notas da rã-touro e de *R.*

*icterica* (todas as notas dos playbacks estímulo somadas) e o tempo total disponível para o macho cantar (300s). Para testar se o grau de sobreposição temporal entre cantos gravados e os sinais acústicos dos playbacks estímulo diferiram daquele esperado ao acaso, utilizamos o teste exato de Fisher (Fisher, 1935) conforme proposto em Bleach et al. (2015). Essas análises foram realizadas em ambiente R (R Development Core Team, 2012).

## RESULTADOS

### *Espécies com sobreposição espectral com *Lithobates catesbeianus**

#### *Hypsiboas bischoffi*

Dos 18 indivíduos gravados, 14 emitiram também cantos agressivos, geralmente em todos os períodos. Apenas a taxa de canto do anúncio diferiu entre os três períodos ( $F = 0.22$ ;  $p = 0.03$ ). Ela foi maior durante o estímulo do ruído do que no pré-estímulo, e continuou maior durante o pós-estímulo. O mesmo ocorreu com os estímulos da rã-touro e do *R. icterica*. Tanto nos cantos de anúncio, quanto nos agressivos somente a frequência dominante e a duração das notas diferiram durante os experimentos. Para a frequência dominante dos cantos de anúncio dessa espécie a interação entre os períodos e estímulos foi importante ( $F = 0.031$ ;  $p = 0.01$ ). A frequência dominante foi menor durante a reprodução do estímulo da rã-touro e do *R. icterica*, e se manteve menor mesmo depois que eles cessaram, e foi maior para o ruído. A duração das notas foi maior durante a reprodução de todos os estímulos e continuou maior mesmo pós-estímulo ( $F = 0.055$ ;  $p = 0.001$ ) (Figura 3). Com relação aos cantos agressivos, a frequência dominante diferiu entre os estímulos, sendo menor durante a reprodução dos estímulos da rã-touro e *R. icterica*, e maior para o ruído ( $F = 0.007$ ;  $p = 0.05$ ). A duração das notas foi afetada pela interação entre os

períodos e estímulos ( $F = 0.059$ ;  $p = 0.001$ ), as notas foram menores durante a reprodução de todos os estímulos, e maiores depois, especialmente depois do ruído (Figura 4).

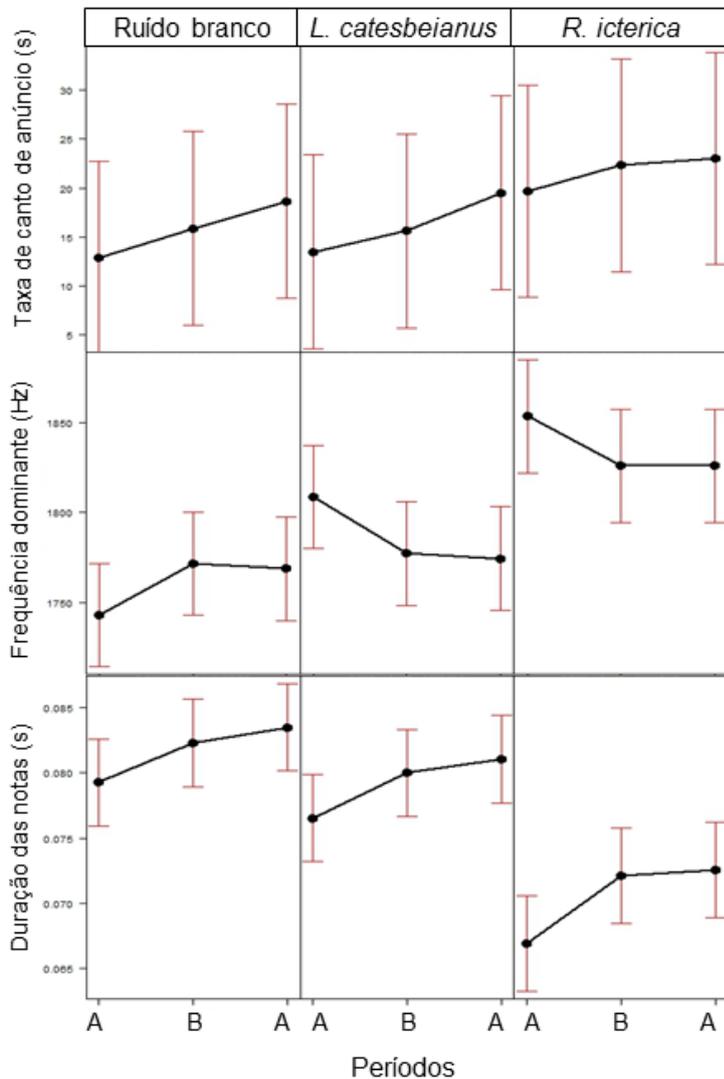


Figura 3. Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos parâmetros dos cantos de anúncio de *Hypsiboas bischoffi*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.

O teste exato de Fisher para análise de sobreposição temporal dos cantos, para os dois playbacks estímulo, Rã-touro e *Rhinella icterica*, revelou que a proporção dos cantos de *H. bischoffi* com sobreposição com os sinais dos estímulos não foi diferente do esperado ao acaso ( $p = 0.56$ ).

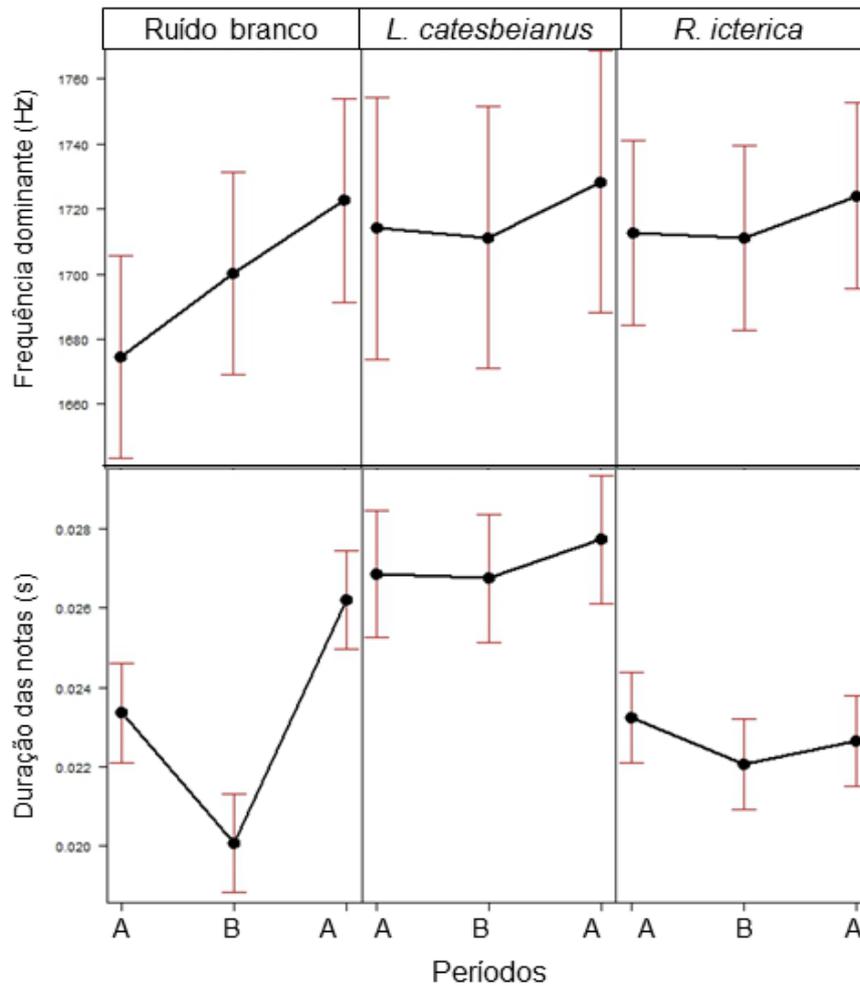


Figura 4. Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos parâmetros dos cantos agressivos de *Hypsiboas bischoffi*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.

### *Scinax perereca*

A taxa de canto dessa espécie não foi alterada em nenhum dos tratamentos ( $p > 0.5$ ). Para todos os outros parâmetros avaliados, a interação entre os períodos e estímulos foi importante. A frequência dominante foi maior durante e depois a reprodução dos cantos da rã-touro e *R. icterica*, e menor no ruído ( $F = 0.038$ ;  $p = 0.001$ ). A frequência central sofreu grande redução durante a reprodução dos estímulos da rã-touro e do ruído, se mantendo menor no pós-estímulo também. No entanto, para o estímulo de *R. icterica* as respostas foram opostas e a frequência central foi um pouco maior ( $F = 0.222$ ;  $p = 0.001$ ). A duração das notas foi menor

durante os estímulos do ruído e da rã-touro, e maior durante o estímulo de *R. icterica* ( $F = 0.044$ ;  $p = 0.001$ ). O intervalo entre as notas foi maior durante e depois o ruído, e menor para *R. icterica* ( $F = 0.040$ ;  $p = 0.001$ ) (Figura 5).

O Teste de Fisher para análise de sobreposição temporal mostrou que a proporção de cantos de *S. perereca* com sobreposição com os sinais dos estímulos, para os dois playbacks estímulo, não foi diferente do esperado ao acaso ( $p = 0.67$ ).

#### *Espécies sem sobreposição espectral com Lithobates catesbeianus*

##### *Hypsiboas leptolineatus*

Dos 18 indivíduos gravados, 14 também emitiram cantos agressivos, geralmente em todos os períodos. A taxa de canto diferiu somente para os cantos de anúncio ( $F = 4.475$ ;  $p = 0.04$ ). Ela foi maior durante e depois a reprodução dos estímulos do ruído e da rã-touro. No entanto a taxa de canto apresentou aumento maior durante a reprodução do ruído. Quanto aos cantos de anúncio, a interação entre os períodos e estímulos foi importante na frequência dominante ( $F = 0.020$ ;  $p = 0.04$ ). Essa frequência foi um pouco maior depois da reprodução do ruído e dos cantos de *R. icterica*, no entanto, a frequência dominante apresentou maior decréscimo depois da reprodução dos cantos da rã-touro. A frequência central foi maior durante os cantos de *R. icterica* e do ruído, e menor durante o canto da rã-touro ( $F = 0.003$ ;  $p = 0.003$ ). A duração das notas foi menor durante e depois a reprodução do ruído e depois da rã-touro ( $F = 0.021$ ;  $p = 0.01$ ). O intervalo entre as notas foi menor durante e depois os cantos de *R. icterica* ( $F = 0.012$ ;  $p = 0.03$ ) (Figura 6).

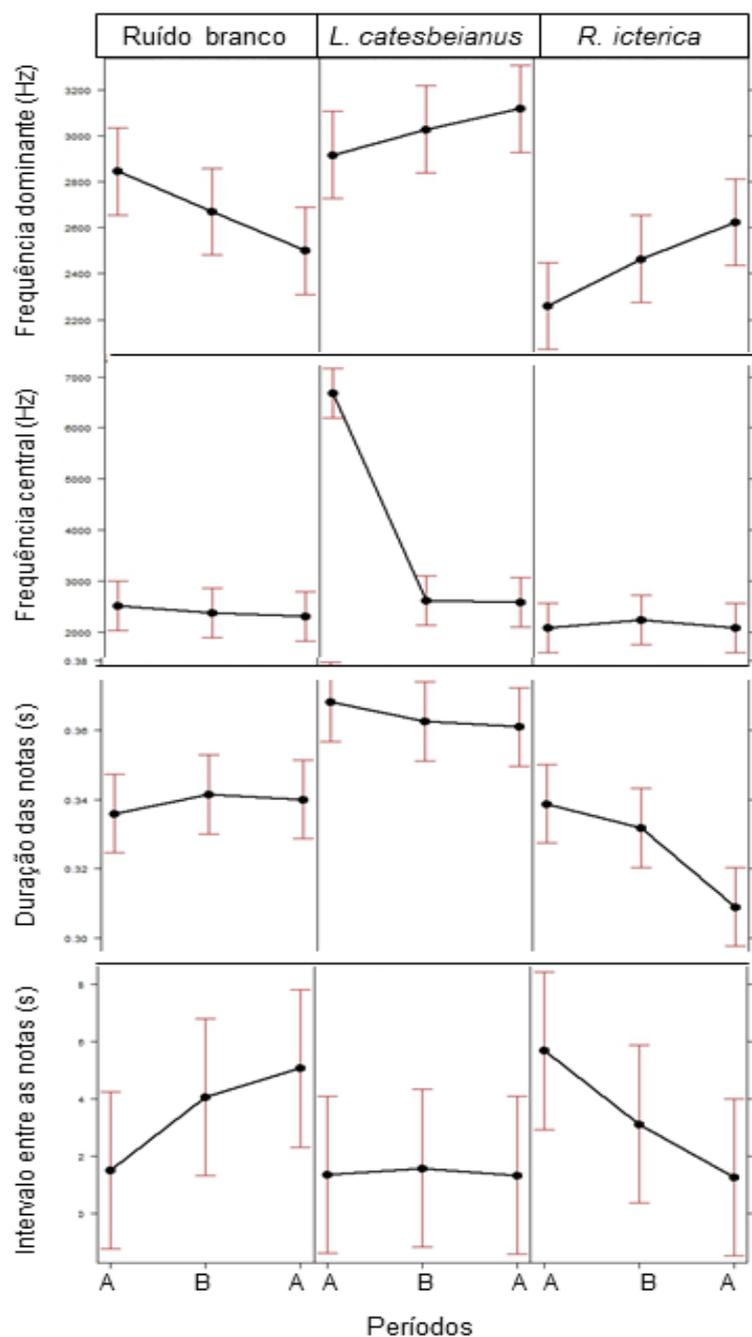


Figura 5. Principais efeitos (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo sob os cantos de anúncio de *Scinax perereca*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.

Quase todos os parâmetros dos cantos agressivos de *H. leptolineatus* sofreram alterações, à exceção do intervalo entre as notas, que não diferiu ( $p > 0.5$ ). Os parâmetros acústicos mostraram-se afetados pela interação entre os períodos e estímulos considerados. A frequência dominante foi acentuadamente menor durante

os testes utilizando o canto da rã-touro, esse padrão foi observado durante e depois dos períodos de estímulos. Ela foi também um pouco menor após a exposição ao ruído e ao *R. icterica* ( $F = 0.041$ ;  $p = 0.001$ ). A frequência central sofreu as mesmas alterações do que a frequência dominante ( $F = 0.045$ ;  $p = 0.001$ ). A duração das notas foi maior após a exposição aos estímulos do ruído e da rã-touro, e menor durante o estímulo da rã-touro e do *R. icterica* ( $F = 0.101$ ;  $p = 0.001$ ) (Figura 7).

Quanto à análise de sobreposição temporal, o teste de Fisher indicou que a proporção de cantos de *H. leptolineatus* com sobreposição com os sinais dos estímulos, para ambos os playbacks estímulo, não foi diferente do esperado ao acaso ( $p = 0.62$ ).

#### *Dendropsophus minutus*

Tanto a taxa de canto quanto o intervalo entre as notas não foram alterados nos diferentes tratamentos ( $p > 0.05$ ). A frequência dominante foi afetada pela interação entre os períodos e estímulos ( $F = 0.012$ ;  $p = 0.04$ ). Essa frequência foi um pouco menor durante e depois da exposição aos estímulos dos playbacks da rã-touro e *R. icterica*, e maior para o ruído, diminuindo pós estímulo. A frequência central também foi afetada pela interação entre períodos e estímulos ( $F = 0.014$ ;  $p = 0.02$ ), e sofreu as mesmas alterações que a frequência dominante. Na duração das notas a interação também foi importante ( $F = 0.015$ ;  $p = 0.005$ ). Em geral, a duração foi menor durante a exposição ao ruído e *R. icterica*, e menor durante e depois os cantos da rã-touro (Figura 8). As tabelas de Anova de todos os resultados deste capítulo estão nos apêndices 2-5 desta dissertação (págs. 118-125).

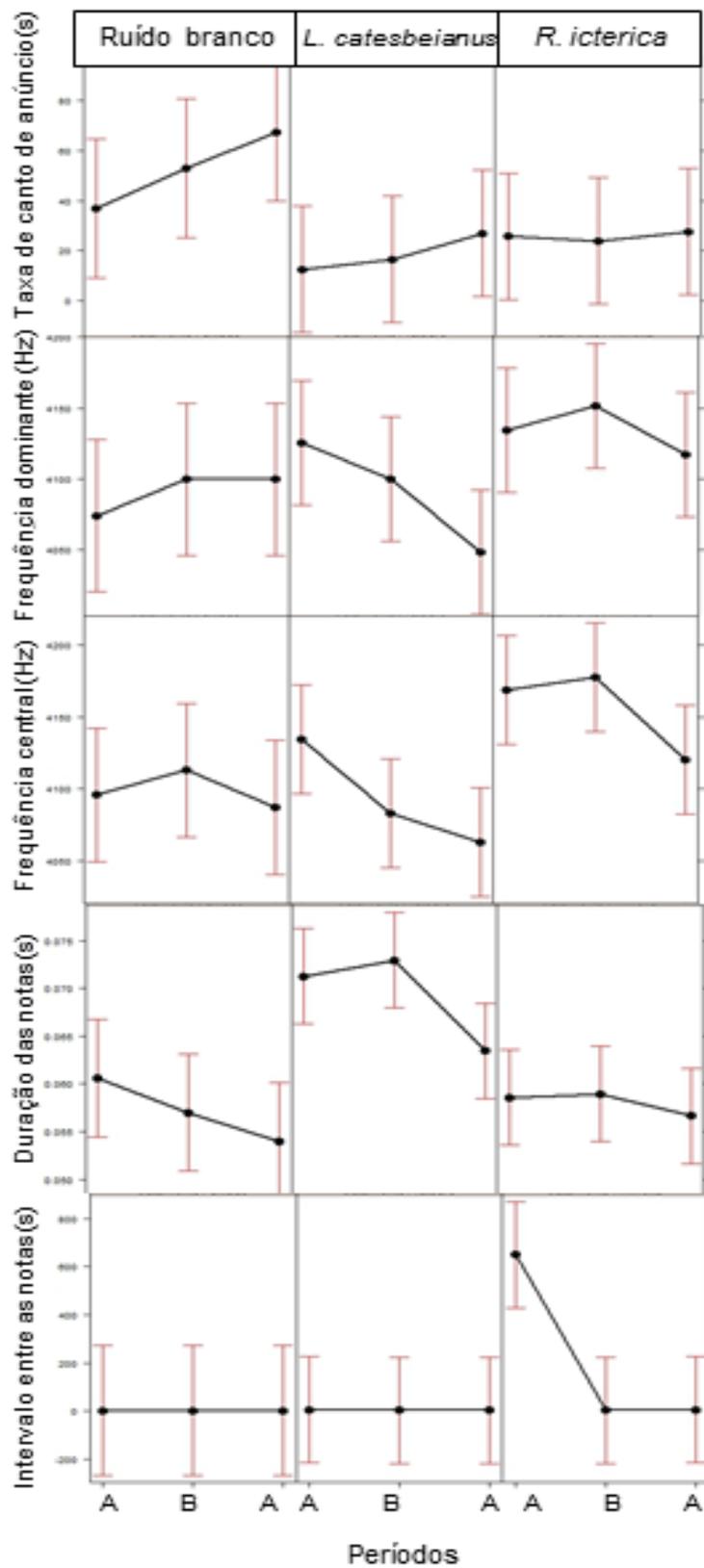


Figura 6. Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos cantos de anúncio de *Hysiboa leptolineatus*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella ictERICA*.

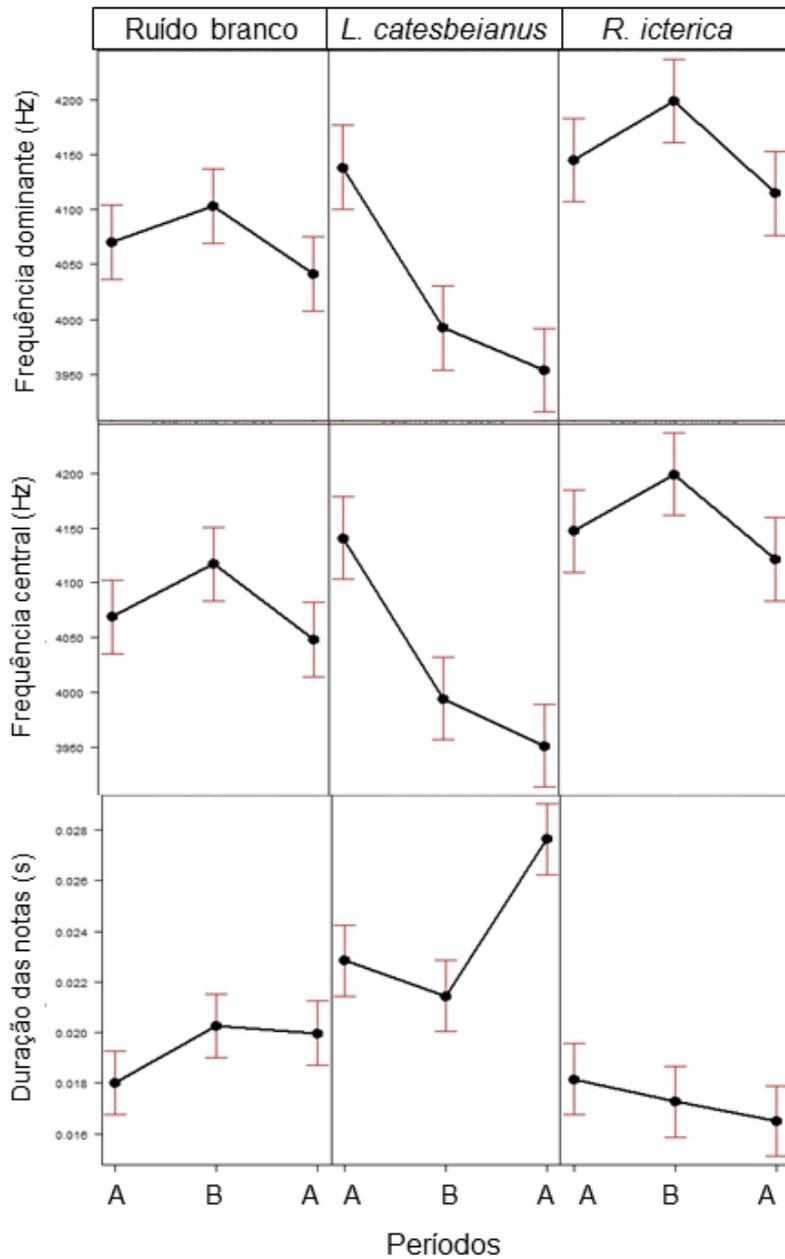


Figura 7. Efeitos principais (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos cantos agressivos de *Hypsiboas leptolineatus*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella ictérica*.

Com relação à análise de sobreposição temporal, o teste de Fisher revelou que a proporção de cantos de *D. minutus* com sobreposição com os sinais dos estímulos, para os dois playbacks estímulo, não foi diferente do esperado ao acaso ( $p = 0.62$ ).

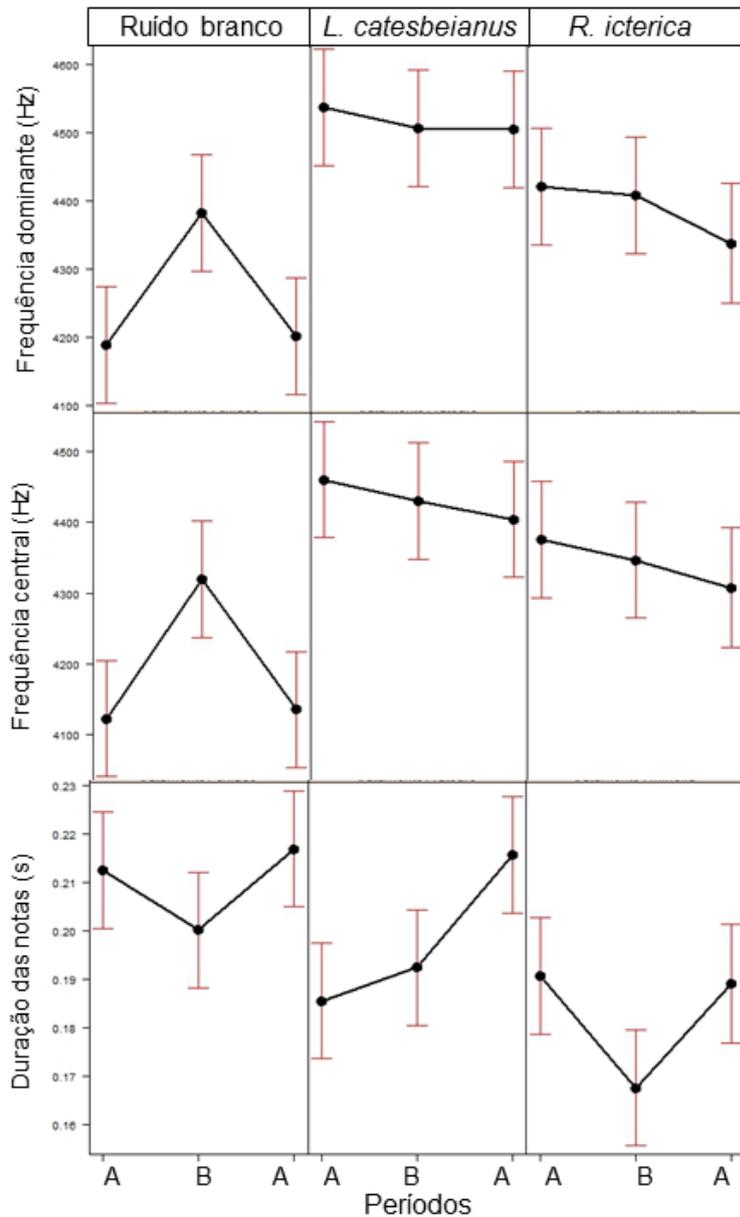


Figura 8. Principais efeitos (média e erro padrão) dos cantos dos playbacks estímulo nos cantos de anúncio de *Dendropsophus minutus*. As letras indicam o tipo de período utilizado de acordo com o padrão A-B-A, sendo A = atividade de vocalização espontânea; e B = durante exposição a um dos três estímulos, ruído branco, *Lithobates catesbeianus* ou *Rhinella icterica*.

## DISCUSSÃO

No nosso estudo, as respostas das espécies nativas não foram exclusivas para os cantos da espécie invasora, *Lithobates catesbeianus*, e foram observadas em todos os estímulos testados. No entanto, não encontramos diferenças gerais nas respostas

das espécies dentro e fora do espectro. De acordo com as nossas hipóteses, esperávamos maiores diferenças entre as respostas das espécies com e sem sobreposição com a rã-touro na frequência dominante. Todavia, esse parâmetro foi menor para os cantos da rã-touro em todas as espécies, exceto em *Scinax perereca*. *Hypsiboas leptolineatus*, mesmo não apresentando sobreposição de frequência dominante com a rã-touro, foi a espécie que respondeu mais fortemente ao estímulo da invasora. Essa espécie apresentou frequência dominante acentuadamente menor durante os cantos da espécie invasora, tanto para os cantos de anúncio quanto para cantos agressivos. Cabe destacar que, ao contrário do que esperávamos, as espécies alteraram a frequência dominante também para os cantos de *Rhinella icterica*, no entanto para esse estímulo, *H. leptolineatus* mostrou aumento na frequência, de maneira oposta a alteração observada durante os experimentos com a rã-touro. Isso sugere que as alterações nos cantos em resposta a novos sons são espécie-específicas e estímulo-específicas.

Machos de anuros cantam em coros com muitos outros machos de várias espécies, e inclusive de coespecíficos, que apresentam alto grau de sobreposição espectral entre si (Gerhardt e Huber, 2002). Muitos cantores já estão adaptados para vocalizar em ambientes ruidosos, com altos níveis de sobreposição. Assim, em cada espécie podemos notar adaptações diferentes. Porém, é preciso considerar que alterações apresentadas em resposta a um dado ruído/ som, podem não funcionar bem para outros tipos de ruídos. Sun e Narins (2005), Kaiser et al. (2011) e Cunnington e Fahrig (2010), também já encontraram diferenças interespecíficas nas respostas em assembleias de anuros tropicais e temperadas. Os resultados também indicam que as modificações nos cantos das espécies para lidar com novos sons no ambiente podem variar muito de espécie para espécie.

Diversos estudos afirmam que a sobreposição espectral é um fator chave no mascaramento dos sinais. Por exemplo, Planque & Slabbekoorn (2008) encontrou que a sobreposição espectral causava o mascaramento dos sinais em aves. O problema

na invasão da rã-touro pode não ser a vocalização com amplo espectro de frequências, mas por representar uma nova fonte sonora em um ambiente que já tem suas próprias características. Ou seja, não necessariamente pelas características espectrais do seu canto, e sim por ser mais uma fonte de modificação na “paisagem acústica”. Contudo, cabe destacar que o canto da rã-touro na Península Ibérica contrariou a Hipótese da Adaptação acústica (Morton, 1975), propagando-se de maneira mais eficiente do que o canto das espécies nativas, tanto em substratos terrestres quanto em aquáticos. Assim, é possível que espécies invasoras com grandes tamanhos corpóreos se beneficiem porque podem emitir sinais com baixas frequências e propagação mais eficiente que as espécies nativas. (Llusia et al., 2013).

No nosso estudo, as espécies nativas também responderam aos cantos de *Rhinella icterica*. Dessa forma, é possível que as respostas das espécies também estejam ligadas ao fato de que *R. icterica*, assim como a rã-touro, possui grande tamanho corpóreo e frequência dominante baixa. Sendo assim, as mudanças observadas podem ser devido à competição na eficiência de propagação dos sinais, o que pode indicar uma estratégia de adaptação acústica para competir com a eficiência de propagação de sons com baixa frequência muito próximos do macho cantor. Cabe lembrar que três das espécies (exceto *S. perereca*) passaram a emitir cantos com frequência dominante mais baixa durante os cantos dos dois anuros, maximizando a propagação dos seus cantos em resposta aos estímulos de baixa frequência.

Encontramos efeito de todos os tipos de ruídos nos cantos, mas todas as espécies responderam com mudanças maiores nos parâmetros para os dois anuros do que para o ruído. No entanto, não podemos descartar o fato de que a exposição dos indivíduos ao ruído ocorreu de maneira contínua, enquanto que a exposição aos anfíbios testados tinha intervalos regulares. Alguns anfíbios são adaptados para inserir seus cantos em lacunas silenciosas nos intervalos dos cantos de outros indivíduos na comunidade (Zelick & Narins, 1985). Dessa forma, pode ser que simplesmente não seja adaptativo ou viável aos indivíduos “esperar” por um intervalo nas vocalizações

invasoras e eles emitam cantos com taxa inalterada. Por exemplo, *H. leptolineatus* apresentou taxas de canto bem maiores durante a exposição ao ruído do que nos outros estímulos, indicando que ao não existir intervalos, a espécie possa adotar uma estratégia competitiva de emitir mais cantos. Tal ajuste temporal foi observado em outros estudos com ruídos antropogênicos, especialmente do tráfego, que também não têm padrão espectral específico e são geralmente contínuos, onde houve alterações nas taxas de canto tanto para anfíbios como para outros grupos animais (Rheindt, 2003; Parris et al., 2009; Cunnington & Fahrig, 2010; Bee & Swanson, 2007).

Alterações nos cantos sejam elas espectrais, na estrutura temporal ou na maior emissão de cantos, podem representar maior gasto energético para o animal (Wells, 1977). Essas mudanças podem comprometer a fidelidade e integridade do sinal para o receptor (Gehardt, 1991), o que pode afetar a seleção sexual e, portanto a adaptação. Além disso, existe uma discussão sobre o efeito dos distúrbios de ruídos em comunidades de aves e anfíbios. Illner (1992) e Reijnen et al. (1997), argumentam que os distúrbios na comunicação acústica não são provavelmente o mecanismo geral que causa redução nas densidades, mas que o fator mais importante nesse caso pode ser o stress que a poluição sonora causa. Para avaliar essa questão são necessários novos estudos com novas abordagens.

As mudanças no canto de anfíbios anuros podem ser adaptativas do ponto de vista evolutivo, no entanto, devemos considerar que no nosso estudo os ruídos duravam por apenas cinco minutos. No caso de invasões sonoras reais, e mais precisamente no caso da rã-touro, os sons persistem por longas horas durante a noite e por muitos meses (Medeiros, 2012), inclusive por mais tempo do que a própria temporada reprodutiva da maioria dos anuros nativos. Outro ponto que precisa ser considerado é que podem existir espécies sem habilidade em adaptação vocal a novas fontes sonoras. Em um estudo, *Hyla arborea* pareceu não ser hábil em ajustar a frequência ou a duração dos seus cantos para aumentar a transmissão dos sinais, mesmo em altas intensidades de ruído (Lengagne, 2008). Entender as diferenças na

habilidade de adaptação vocal pode ser útil para entender porque algumas espécies vivem bem em ambientes barulhentos enquanto outras não. No caso da introdução de novas fontes sonoras, espécies sem tal habilidade poderiam ser deslocadas, ou até mesmo extintas.

Além disso, mudanças nos componentes do canto podem tornar um macho mais conspícuo aos seus predadores, já que muitos predadores de anfíbios são acusticamente guiados. Em experimentos de playback com *Physalaemus pustulatus*, as fêmeas escolhiam machos com cantos de alta complexidade. No entanto, ao adicionar informação aos cantos, os machos ficavam mais vulneráveis ao *Rhinella marina*, um predador que usa as vocalizações para localizar a presa (Wells, 1977). Dessa forma, qualquer ruído que cause alterações nos cantos de espécies nativas pode tornar os machos dessa espécie mais suscetíveis aos predadores.

Cabe lembrar que no nosso experimento introduzimos o canto de somente um macho, e rãs-touro cantam em coros de 4 a 8 machos, aproximadamente (Both e Grant, 2012; obs. pess.). No caso de uma invasão, podemos esperar um efeito maior dos cantos da rã-touro na comunidade acústica. As espécies nativas tendem a responder com alterações, tanto espectrais como temporais a novos ruídos no ambiente. Dessa forma, devemos esperar alterações na diversidade acústica de espécies nativas com qualquer tipo de introdução sonora, especialmente se a espécie invasora vocalizar em frequências baixas. Não somente no caso da rã-touro, mas para quaisquer outros grupos que utilizam a comunicação acústica para interações ecológicas e seleção sexual, já que demonstramos que os animais respondem a introdução de novas fontes sonoras no ambiente, mesmo sem sobreposição de frequências.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos a Abner Pontelli, Rafael Henrique, Dilson Peixoto, Patrícia Barcarolo, Friedrich Keppeler, Rógger Antunes e André Luza pela ajuda nas atividades de campo e/ ou laboratório. Agradecemos também ao ICMBio pela licença concedida para a realização deste trabalho (nº 42411-1), a CAPES pela bolsa de mestrado de CIM, ao CNPq (processo 306816/2010-5) pela bolsa pesquisadora de SMH, e PPG Ecologia UFRGS e FAPESP pelo financiamento dos equipamentos e atividades de campo.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

Anderson, M. J. 2001 Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 626–639. (doi:10.1139/ cjfas-58-3-626).

Bee, M. A.; Swanson, E. M. 2007. Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, 74: 1765-1776.

Bioacoustics Research Program. 2014. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.

Bleach, I. T.; Beckmann, C.; Both, C.; Brown, G. P.; Shine, R. 2015. Noisy neighbours at the frog pond: effects of invasive cane toads on the calling behaviour of native Australian frogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Online.

Both, C.; Grant, T. 2012. Biological invasions and the acoustic niche: the effect of bullfrog calls on the acoustic signals of white-banded tree frogs. *Biology Letters*, 8: 714–716.

Both, C.; Lingnau, R.; Santos-Jr., A. P.; Lima, L. P.; Madalozzo, B.; Grant, T. 2011. Widespread occurrence of the american bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae), in Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 6: 127-134.

Both, C.; Solé, M.; Dos Santos, T. G.; Cechin, S. Z. 2009. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia*, 624: 125-138.

Bradbury, J. W.; Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Cardoso, A.J.; Haddad, C.F.B. 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia: Anura). *Ciência & Cultura* 36, 1393– 1399.

Capranica, R. R. 1968. The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Behaviour*, 31: 302–324.

Cruz, C. A. G.; Caramaschi, U. 1998. Definição, composição e distribuição geográfica do grupo de *Hyla polytaenia* Cope, 1870 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Boletim do Museu Nacional (N. S.) Zoologia*, 392: 1-19.

Cunnington, G. M.; Fahrig, L. 2010. Plasticity in the vocalizations of anurans in response to traffic noise. *Acta Oecologica*, 36: 463-470.

Dubois, A.; Martens, J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. *Journal für Ornithologie*, 125: 455-463.

Edge, W. D., & Marcum, C. L. 1985. Movements of elk in relation to logging disturbances. *Journal of Wildlife Management*, 49, 741-744.

Farina, A.; Pieretti, N.; Morganti, N. 2013. Acoustic patterns of an invasive species: the Red-billed Leiothrix (*Leiothrix lutea* Scopoli 1786) in a Mediterranean shrubland, *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, DOI:10.1080/09524622.2012.761571.

Fisher, R. A. 1935. The logic of inductive inference. *Journal of the Royal Statistical Society Series A* 98: 39–54.

Frost, D. R. 2011. Amphibian species of the world online reference. American Museum of National History. [http:// research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php](http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php).

Gerhardt, H. 1991. Female mate choice in treefrogs: Static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42: 615-635.

Gerhardt, H. C.; Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. Chicago: The University of Chicago Press. 531 p.

Halfwerk, W.; Holleman, L. J. M.; Lessells, C. M.; Slabbekoorn, H. 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, 48: 210-219.

Hiert, C.; Moura, M. O. 2007. Anfíbios do Parque Municipal das Araucárias, Guarapuava- Paraná. Editora Unicentro, Guarapuava, PR. 44 p.

Hollen, L. I.; Radford, A. N.; 2009. The development of alarm call behavior in mammals and birds. *Animal Behaviour*, 78: 791–800. doi:10.1016/j.anbehav.2009.07.021.

Illner, H. 1992: Effects of roads with heavy traffic on grey partridge (*Perdix perdix*) density. *Gibier Fanne Sauvage* 9: 467-480.

Kaiser, K.; Scofield, D. G.; Alloush, M.; Jones, R. M.; Marczak, S.; Martineau, K.; Oliva, M. A., 2011. When sounds collide: the effect of anthropogenic noise on a breeding assemblage of frogs in Belize, Central America. *Behaviour*, 148: 215–232.

Krausman, P. R., Leopold, B. D., & Scarbrough, D. L. 1986. Desert mule deer response to aircraft. *Wildlife Society Bulletin*, 14, 68-70.

Kristine Kaiser, K.; Hammers, J. L. 2009. The effect of anthropogenic noise on male advertisement call rate in the neotropical treefrog, *Dendropsophus triangulum*. *Behaviour*, 146: 1053-1069.

Kwet, A. 2001. Frösche im brasilianischen Araukarienwald. Anrengemeinschaft des Araukarienwaldes von Rio Grande do Sul: Diversität, Reproduktion und Ressourcenaufteilung. Münster, Natur und Tier-Verlag, 192p.

Kwet, A. & Di-Bernardo, M. 1999. Anfíbios - Amphibien - Amphibians. Porto Alegre, EDIPUCRS, 108p.

Laiolo, P.; Tella, J. L. 2005. Habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in Dupont's lark. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1183–1193.

Lengagne, T. 2008. Traffic noise affects communication behaviour in a breeding anuran, *Hyla arborea*. *Biological Conservation*, 141: 2023–2031.

Lignau, R. 2009. Distribuição temporal, atividade reprodutiva e vocalizações em uma assembleia de anfíbios anuros de uma Floresta Ombrófila Mista em Santa Catarina, sul do Brasil. Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, PUCRS. 94 pp.

Llusia D, Gómez M, Penna M, Márquez R (2013) Call Transmission Efficiency in Native and Invasive Anurans: Competing Hypotheses of Divergence in Acoustic Signals. *PLoS ONE* 8(10): e77312. doi:10.1371/journal.pone.0077312.

Mack, R. N.; Simberloff, D.; Lonsdale, W. M.; Evans, H.; Clout, M. N.; Bazzaz, F. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology*, 5:1-20.

Marcelino, V. R.; Haddad, C. F. B.; Alexandrino, J. 2009. Geographic Distribution and Morphological Variation of Striped and Nonstriped Populations of the Brazilian Atlantic Forest Treefrog *Hypsiboas bischoffi* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology*, 43(2):351-361.

Martof, B. S.; Thompson, E. F. 1958. Reproductive behavior of the chorus frog (*Pseudacris nigrita*). - *Behaviour* 13, p. 243-258.

McGregor, P. K., T. Dabelsteen, M. Shepherd, And S. B. Pedersen. 1992. The signal value of matched singing in Great Tits: evidence from interactive playback experiments. *Animal Behavioral*, 43: 987-998.

Medeiros, C. I. 2012. Fenologia Reprodutiva da rã-touro *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) (Shaw, 1802) no Brasil Subtropical, com visão geral de aspectos reprodutivos em áreas nativas e invadidas. Universidade Federal de Santa Maria. Trabalho de conclusão de curso. 30 pp.

Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am Nat* ,109: 17–34. doi:10.1086/282971.

Planque, R.; Slabbekoorn, H. 2008. Spectral Overlap in Songs and Temporal Avoidance in a Peruvian Bird Assemblage. *Ethology*, 114: 262–271.

Parris, K. M.; Velik-Lord. M.; North, J. M. A. 2009. Frogs Call at a Higher Pitch in Traffic Noise. *Ecology and Society* 14(1): 25 [online].

Pillar, V. D. 2006. MULTIV: multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. See <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/MULTIV.html>.

Pillar, V. D.; Orłóci, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, 7: 585-592.

Pombal Jr., J. P. 2010. O espaço acústico em uma taxocenose de anuros (Amphibia) do sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 68 (1-2): 135-144.

Pombal Jr., J. P.; Bastos, R. P.; Haddad, C. F. B. 1995. Vocalizações de algumas espécies do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae) do sudeste do Brasil e comentários taxonômicos. *Naturalia*, 20: 213-225.

Primack, B. P.; Rodrigues, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Editora Planta, Londrina. 328p.

R Development Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabin, L. A.; Mccowan, B.; Hooper, S. L.; Owings, D. H. 2003. Anthropogenic Noise and its Effect on Animal Communication: An Interface Between Comparative Psychology and Conservation Biology. *International Journal of Comparative Psychology*, 16(2): 172-192.

Reby, D.; Cargnelutti, B.; Joachim, E.; Aulagnier, S. 1999. Spectral acoustic structure of barking in roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age- and individual-related variations. *Comptes Rendus Acad Sci Ser III-Sci Vie- Life Sci.*, 322: 271–279.

Rheindt, F. E. 2003. The impact of roads on birds: Does song frequency play a role in determining susceptibility to noise pollution? *Journal of Ornithology*, 144: 295-306.

Sax, D. F. Stachowicz, J. J. Brown, J. H.; Bruno, J. F.; Dawson, M. N.; Gaines, S. D.; Grosberg, R. K.; Hastings, A.; Holt, R. D.; Mayfield, M. M.; O'Connor, M.; Rice, H. R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol.*, 22: 465–71.

Sun, J. W. C.; Narins, P. M. 2005. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. — *Biol. Conserv.*, 121: 419-427.

Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System* (Ed. by B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington & W. Walkowiak), pp. 637–677. New York: John Wiley.

Reijnen, R.; Foppen, R.; Veenbaas, G. 1997. Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity and Conservation* 6:567-581.

Ryan, M. J. 1986. Factors influencing the evolution of acoustic communication: biological constraints. *Brain Behav Evol* 28: 70–82. doi:10.1159/000118693. PubMed: 3567542.

Taper, M. L.; Case, T. J. 1992. Coevolution among competitors. In: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 8 (eds Futuyma, D. & Antonovics, J.). Oxford University Press, New York, pp. 63–109.

Wells, K. D. 1977. The courtship of frogs. Pp. 233 – 262 in Taylor, D. H.; Guttman, S. I. (eds.), *The reproductive Biology of Amphibians*. New York. Plenum Press.

Zelick, R. D.; Narins, P. M. 1982. Analysis of acoustically evoked call suppression behaviour in a neotropical treefrog. *Anim Behav.*, 30: 728–733.

## **CAPÍTULO II**

### **Mudanças na diversidade e composição funcional acústica em comunidades invadidas pela rã-touro na Mata Atlântica do sul do Brasil**

**Mudanças na diversidade e composição funcional acústica em comunidades  
invasoras pela rã-touro na Mata Atlântica do sul do Brasil**

Artigo a ser submetido para a revista "Functional Ecology"

Camila Ineu Medeiros <sup>1</sup>, Camila Both <sup>2</sup>, Taran Grant <sup>3</sup>, Sandra Maria Hartz <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do sul, 91501-970. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

camilamedeiros22@yahoo.com.br

<sup>2</sup> Programa de Pós graduação em Biodiversidade animal, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima s/n°. CEP 97105-900. Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós graduação em Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 05508 090. São Paulo, São Paulo, Brasil.

## RESUMO

Espécies invasoras podem causar alteração na estrutura e diversidade das comunidades, ou perda de espécies em escala local, algumas vezes resultando em homogeneização das comunidades invadidas. As medidas de diversidade funcional são eficientes para testar os impactos das espécies invasoras sobre as comunidades nativas, pois tais medidas podem ser mais sensíveis às alterações ambientais. A rã-touro *Lithobates catesbeianus*, nativa da América do Norte, e amplamente distribuída no Brasil, tem o potencial de alterar a comunicação das espécies nativas, uma vez que apresenta sobreposição espectral com grande parte destas espécies. Nosso objetivo, neste estudo, foi testar se a presença de machos cantores da rã-touro em áreas invadidas da Mata Atlântica brasileira altera a diversidade e composição acústica destas comunidades. Para isso, nós testamos três hipóteses: 1) A presença de machos cantores da rã-touro altera a diversidade funcional acústica em comunidades invadidas; 2) Rãs-touro promovem mudanças na composição funcional acústica das comunidades invadidas; 3) Se presentes, as mudanças provocadas acarretam em homogeneização acústica dos sítios invadidos. Para isso, nós utilizamos dados coletados em 15 pares de poças em ambientes com e sem a presença da espécie invasora. Comparamos a diversidade e composição funcional dessas poças utilizando atributos acústicos. A diversidade e composição funcional foram diferentes entre as poças no atributo de sobreposição de frequência dominante com a frequência dominante da rã-touro, sendo as poças invadidas mais homogêneas do que poças não invadidas. Nestas poças, a rã-touro parece ser um agente de seleção favorecendo machos que vocalizam em frequências mais altas e apresentam menores tamanhos corpóreos. Assim, os anfíbios destas comunidades não sobrepõem frequências com a rã-touro, o que parece refletir um mecanismo para evitar a sobreposição espectral com a espécie invasora.

**Palavras-chave:** Bioacústica, Composição, Homogeneidade, Anuros, *Lithobates catesbeianus*

## ABSTRACT

Invasive species can cause changes in the structure and diversity of communities, or loss of species at the local, sometimes resulting in homogenization of the invaded communities. Functional diversity measures are efficient to test the impacts of invasive species on native communities, because such measures may be more sensitive to environmental changes. The bullfrog *Lithobates catesbeianus*, native from North America, and widely distributed in Brazil, has the potential to change the communication of the native species, as it features spectral overlap with many of these species. Our goal in this study was to test whether the presence of male singers of the bullfrog in invaded areas of the Brazilian Atlantic Forest alter the diversity and acoustic composition of these communities. For this, we tested three hypotheses: 1) The presence of male singers of the bullfrog changes the acoustic functional diversity in invaded communities; 2) Bullfrogs promote changes in acoustic functional composition of the invaded communities; 3) If present, caused changes result in acoustic homogenization of the invaded sites. For this, we use data collected in 15 pairs of puddles in environments with and without the presence of invasive species. We compared the functional diversity and composition of these pools using acoustic attributes. The diversity and functional composition differed between ponds on the dominant frequency overlap with the bullfrog trait, and the ponds invaded were more homogeneous than ponds not invaded. In these pools, the bullfrog seems to be a selection agent favoring males that vocalize at higher frequencies and have lower bodily sizes. Thus, amphibians from these communities do not overlap frequencies with the bullfrog, which seems to reflect a mechanism to avoid spectral overlap with invasive species.

**Keywords:** Bioacoustics, Composition, homogeneity, Anuran, *Lithobates catesbeianus*.

## INTRODUÇÃO

As invasões biológicas podem ser caracterizadas como um processo multi-estágio em que uma espécie invasora pode, ou não, transpor uma série de barreiras entre introdução e invasão (Richardson, 2011). Ao alcançar uma dada região diferente daquela nativa, uma espécie invasora se reproduz, frequentemente atingindo grande tamanho populacional, e se dispersa de forma rápida (Simberloff & Rejmánek, 2011). Essas invasões resultam principalmente de alterações ecológicas provocadas em grande parte pelos humanos, especialmente por atividades como transporte e comércio (Blackburn et al., 2011). Poucas espécies exóticas sobrevivem no novo ambiente, pois para se estabelecerem em uma nova comunidade essas espécies precisam superar a resistência ecológica (Rahel, 2000). Além de determinar o sucesso do processo de invasão, filtros bióticos e abióticos em conjunto com os atributos do organismo invasor, podem levar ao sucesso de ocupação e dispersão no novo ambiente (Kolar & Lodge, 2001; Facon et al., 2006). As invasões biológicas são uma das principais ameaças à biodiversidade (Neville and Murphy, 2001; McGeoch et al., 2010) e podem resultar em gastos de bilhões de dólares para o manejo e reparação dos danos causados (Pimentel et al., 2000).

Efeitos ecológicos aparentes resultantes das invasões podem não ser detectados em muitos casos (Blackburn et al 2011). Contudo, as espécies invasoras podem alterar a diversidade de espécies nas comunidades nativas e conseqüentemente a estrutura e funcionamento da comunidade. Elas podem causar perda de espécies em escala local, diminuindo a diversidade alfa (Olden & Poff, 2003). Esses efeitos podem causar homogeneização biótica resultando em semelhança na composição entre os sítios invadidos (Olden & Poff, 2003; Both & Mello, 2015). Recentemente, foi sugerido que espécies invasoras têm o potencial de promover mudanças no nicho acústico das espécies nativas (Both & Grant, 2012; Farina et al., 2013; Bleach et al., 2015; Medeiros et al., 2015) e, dessa forma podem alterar a

estrutura e diversidade acústica das comunidades nativas, o que pode resultar em homogeneização de caracteres acústicos, para evitar a sobreposição temporal e/ ou espectral entre as espécies.

A comunicação acústica está ligada diretamente à seleção sexual em anfíbios, aves, insetos e muitos mamíferos (Wells, 1977; Byers & Kroodsma, 2009). Além de ser essencial na defesa de território, fuga de predadores, para manter a coesão social, localizar presas e orientação (Reby et al., 1999; DeRuiter et al., 2009; Hollen & Radford, 2009; Nogueira et al., 2012). Como o *fitness* dos indivíduos é relacionado diretamente com a eficiência desta comunicação, fatores externos influenciando a transmissão dos sinais podem desempenhar um papel importante na ecologia das espécies em uma comunidade (Goutte et al., 2013). Uma das espécies com maior distribuição no mundo, a rã-touro *Lithobates catesbeianus*, nativa do Canadá, Estados Unidos e México (Frost, 1985; Amphibian Species of the World, 2013) é um anuro com grande potencial invasor. A espécie está distribuída em mais de 40 países (Lever, 2003), e em pelo menos 130 municípios brasileiros, onde pode ser encontrada principalmente em áreas de Mata Atlântica (Both et al., 2011). Esse bioma, altamente fragmentado, apresenta menos de 8% da sua vegetação original (Fundação SOS Mata Atlântica/ INPE 2009) e condições climáticas favoráveis ao desenvolvimento das populações da rã-touro (Giovanielli et al., 2008). Apesar da ampla distribuição da espécie, a situação da invasão começou a chamar atenção dos pesquisadores há pouco tempo (Both et al., 2011).

Uma maneira eficiente de testar a existência de impacto causado pela presença de espécies invasoras em comunidades são as medidas de diversidade funcional e filogenética (Winter et al., 2009; Cianciaruso et al., 2009). Através delas é possível acessar a vulnerabilidade da comunidade à invasão (Winter et al., 2009; Cianciaruso et al., 2009), pois são mais sensíveis às mudanças ambientais do que as medidas de diversidade taxonômica (Cianciaruso et al., 2009). Por exemplo, a competição interespecífica pode fazer com que os organismos ajustem seus sinais

para explorar melhor o espaço acústico, minimizando a sobreposição espectral e temporal com outros indivíduos (*Hipótese do nicho acústico*, Krause, 1987). Portanto, as espécies invasoras podem criar perturbações de origem biótica, alterando a estrutura natural acústica em comunidades invadidas (Pijanowski et al., 2011). Assim, as interações interespecíficas podem afetar atributos dos cantos das espécies, o que pode resultar em mudanças na estrutura funcional acústica da comunidade.

Em algumas áreas invadidas a rã-touro pode ser negativamente correlacionada com a abundância e ocorrência de certas espécies nativas (Kupferberg, 1997; Kiesecker & Blaustein 1998; Kats & Ferrer 2003; Wang & Li, 2009). No Brasil, estudos realizados não encontraram evidências de que as populações de espécie invasora estejam promovendo a redução da riqueza de anfíbios nativos da Mata Atlântica, nem mudanças na composição taxonômica ou filogenética dessas comunidades (Both et al., 2014; Both & Mello, 2015). No entanto, a presença dos machos da rã-touro em atividade de vocalização pode representar uma importante fonte de alteração ambiental. Os machos possuem vocalização com amplo espectro de frequências, entre 90 e 4.000 Hz (Capranica, 1968), apresentando sobreposição espectral com grande parte das espécies nativas, além de possuírem frequência dominante baixa, entre 200 - 400 Hz e 1000 - 2000 Hz, com pouca degradação no ambiente (Capranica, 1968; Llusia et al., 2013). Em áreas subtropicais, a pressão de seleção causada pelo canto dos machos da rã-touro pode ser significativa, já que cantam de outubro a março, estendendo-se desde o começo da tarde até a manhã do dia seguinte, por aproximadamente 13/ 14 horas por dia (Medeiros, 2012).

Comunidades de anfíbios são ideais para estudar efeitos de distúrbios porque refletem rapidamente as diferenças na modificação da paisagem, pois apresentam alta sensibilidade à modificação do habitat (Pineda et al., 2005). A pressão sonora é importante para estas comunidades, sendo que a sobreposição de frequências é um dos principais meios de mascaramento acústico (Goutte et al., 2013). Neste trabalho nós testamos a hipótese de que a presença de machos cantores da rã-touro em áreas

invadidas da Mata Atlântica brasileira altera a diversidade acústica e promove mudanças na composição acústica das comunidades nativas de anfíbios. Nós também testamos a hipótese de que as mudanças provocadas pela presença de machos cantores, se presentes, acarretam na homogeneização das comunidades. Esta abordagem é inédita e pode ser uma boa medida dos impactos na estrutura das comunidades nativas causados por espécies que se utilizam de comunicação acústica. Para isso, utilizamos dados coletados em 30 poças em ambientes com e sem a presença de machos cantores da espécie invasora em áreas da Mata Atlântica do sul do Brasil (15 pares), e comparamos a diversidade e composição funcional destas poças utilizando atributos acústicos.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Área de estudo*

Os dados das comunidades de anfíbios foram coletados por Both et al. (2014), que amostraram poças invadidas e não invadidas na Mata Atlântica no sul do Brasil. As comunidades foram amostradas em três áreas distintas. A primeira delas (A1) localizada no estado do Rio Grande do Sul (29°25'46" – 29°25'46" S/ 53°35'29" - 53°12'44" W), caracterizada por Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2004). A segunda área do estudo (A2) localiza-se no oeste do estado de Santa Catarina (26°47'25" – 27°09'24" S/ 52°58'57" – 52°37'57" W), sendo Floresta Estacional Decidual e áreas mistas de Floresta Ombrófila (IBGE, 2004). A última área do estudo (A3), localizada no leste do estado de Santa Catarina (26°41'51" – 27°02'27" S/ 49°15'48" – 49°04'25" W) é caracterizada por Floresta Ombrófila Densa (IBGE, 2004). Todas essas áreas têm clima adequado para o estabelecimento de *Lithobates catesbeianus* (Giovanelli et al., 2008), e possuem populações estabelecidas (Both et al., 2011). A área amostrada é altamente fragmentada e a invasão pela rã-touro data de pelo menos 10 anos.

### *Comunidades de anfíbios*

Utilizamos um total de 30 poças, sendo 15 pares comparáveis entre si (com áreas e profundidades similares e distância máxima de 20 Km entre os pares), sendo sempre uma poça com a presença da rã-touro e outra sem, em cada par. Nós utilizamos dados tanto de corpos d'água naturais como artificiais. Consideramos invadidas todas aquelas poças onde os machos de rãs-touro estavam em atividade de vocalização, e poças sem machos cantores foram consideradas como poças não invadidas. O pool de espécies foi composto por 29 espécies nativas pertencentes a seis famílias: Alsodidae, Bufonidae, Hylidae, Leiuperidae Leptodactylidae e Microhylidae (Both & Mello, 2015) (Tabela 1).

Os dados foram coletados durante a estação reprodutiva dos anfíbios, em fevereiro-março (verão) e outubro-novembro (primavera) de 2010. A amostragem dos indivíduos em atividade de vocalização foi realizada no período noturno, iniciando 30 minutos após o pôr-do-sol. O esforço amostral foi proporcional ao tamanho e complexidade de cada poça (Scott & Woodward, 1994). Uma descrição mais detalhada da coleta de dados está disponível em Both et al. (2014). Para variáveis das poças amostradas consultar apêndices 6 e 7 desta dissertação (págs. 126 e 127).

### *Atributos dos cantos*

Nós extraímos os parâmetros espectrais e temporais dos cantos no guia sonoro “Sound guide of the calls of frogs and toads from southern Brazil and Uruguay” (Kwet & Márquez, 2010). Os cantos de *Scinax imbegue* foram cedidos por Axel Kwet, e os cantos de *Leptodactylus joyli* foram cedidos pela Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard - FNJV (indivíduos tombados na Coleção Herpetológica UNICAMP, sob os números 30709 e 30710). Para cada espécie construímos espectrogramas no RAVEN PRO V. 1.5 (Bioacoustics Research Program, 2014) onde aleatorizamos 10 notas de cada canto para cada espécie, exceto para *Elachistocleis bicolor*, que possuía no guia um sonograma com apenas quatro notas. Analisamos dois parâmetros nas notas

aleatorizadas, o principal parâmetro espectral, a frequência dominante (Hz) e um parâmetro temporal, a duração das notas (s), e utilizamos a média em cada parâmetro, para todas as espécies. Consideramos a sobreposição de frequências como atributo para caracterizar o possível mascaramento acústico causado pela rã-touro nas comunidades invadidas. Para isso utilizamos como atributo qualitativo a presença ou não da frequência dominante, de cada espécie, dentro do espectro da primeira harmônica de frequência dominante da rã-touro, que concentra maior energia. Ou seja, quais espécies sobrepõem a frequência dominante com frequência dominante da espécie invasora e quais não sobrepõem. Utilizamos também um atributo morfológico, o comprimento-rostro-cloacal (CRC), que foi compilado a partir do mesmo guia sonoro e do guia “Anfíbios da Mata Atlântica” (Haddad et al., 2008). Para esse parâmetro utilizamos o CRC médio.

Tabela 1. Espécies de anfíbios registradas nas comunidades amostradas, com suas respectivas abundâncias, somadas, em poças invadidas e não invadidas.

	Poças invadidas	Poças não invadidas
<b>Espécies</b>		
<i>Leptodactylus latrans</i>	19	17
<i>Leptodactylus plaumanni</i>	0	16
<i>Leptodactylus latinasus</i>	2	0
<i>Leptodactylus fuscus</i>	0	5
<i>Leptodactylus gracilis</i>	2	1
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	1	0
<i>Leptodactylus jolyi</i>	0	4
<i>Physalaemus falcipes</i>	15	11
<i>Physalaemus cuvieri</i>	62	85
<i>Physalaemus gracilis</i>	9	13
<i>Physalaemus nanus</i>	13	0
<i>Dendropsophus minutus</i>	54	45
<i>Dendropsophus sanborni</i>	11	4
<i>Hypsiboas faber</i>	9	21
<i>Hypsiboas semilineatus</i>	24	7
<i>Hypsiboas albomarginatus</i>	0	5
<i>Scinax granulatus</i>	8	9
<i>Scinax perereca</i>	9	0
<i>Scinax imbegue</i>	51	103
<i>Scinax fuscovarius</i>	37	25
<i>Bokermannohyla hylax</i>	40	8
<i>Dendropsophus weneri</i>	37	123
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0	1
<i>Dendropsophus nanus</i>	0	3
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	22	14
<i>Rhinella icterica</i>	1	0
<i>Rhinella abei</i>	2	11
<i>Sphaenorhynchus surdus</i>	0	69
<i>Elachistocleis bicolor</i>	0	8
<b>Total de indivíduos</b>	<b>428</b>	<b>608</b>

#### *Diversidade e composição funcional*

A diversidade funcional acústica das poças invadidas e não invadidas foi estimada através do índice Entropia Quadrática de Rao (Rao, 1982), sendo calculado um índice para cada poça. Esse índice incorpora a abundância relativa das espécies e pode ser utilizado tanto com um único atributo quanto com múltiplos atributos (Botta-Dukát, 2005). Esse índice é calculado a partir da soma das dissimilaridades entre as espécies com base nos atributos funcionais ponderados pelas abundâncias relativas.

A Entropia de Rao é dada por:

$$FD = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

onde  $d_{ij}$  expressa a dissimilaridade entre cada par de espécies, que é medida pelos atributos funcionais. O FD expressa a diferença média entre duas espécies selecionadas aleatoriamente, com reposição, e representa o somatório dos atributos entre todos os possíveis pares de espécies ponderada pela abundância relativas das espécies.

Para o cálculo da Entropia de Rao utilizamos três matrizes diferentes descrevendo a abundância dos machos cantores nativos nas comunidades (matriz W): a matriz da composição na primavera; matriz de composição no verão; e matriz de composição total (indivíduos cantores das duas estações somados). Nas análises das poças do verão excluimos quatro poças com a presença da espécie invasora e quatro sem a presença, pois nessas poças não foram observados machos cantores. Utilizamos cinco matrizes diferentes descrevendo os atributos acústicos mensurados para cada espécie (matriz B): a matriz total; e matrizes com cada atributo separadamente. O uso dos atributos separados foi utilizado para identificar quais deles representam melhor a resposta das comunidades à presença da espécie invasora. Antes de construir a matriz B total nós observamos a correlação entre os atributos medidos nas espécies utilizando o Coeficiente de Correlação de Spearman. Os atributos de frequência dominante, CRC e sobreposição de frequência dominante com a frequência dominante da rã-touro são altamente correlacionados (Tabela 2), e por isso utilizamos apenas a frequência dominante e a duração das notas na matriz B total.

Tabela 2. Correlação entre os atributos acústicos extraídos para as espécies presentes nas comunidades amostradas.

	Freq. dominante	Duração notas	CRC	Sobrep. Freq.dom.
Freq. dominante	1	0.240959	-0.66684	-0.80072
Duração notas	0.240959	1	-0.1407	-0.20614
CRC	-0.66684	-0.1407	1	0.633463
Sobrep. Freq. dom.	-0.80072	-0.20614	0.633463	1

Para extrair os descritores da composição funcional nós utilizamos o método de “Composição ponderada difusa da comunidade” (*Fuzzy Weighted Community Composition - FWCC*) (Pillar & Orłóci, 1993; Pillar, 1999; Pillar & Sosinski, 2003; Pillar et al., 2009). Dessa forma, extraímos a matriz X, que é obtida a partir da multiplicação das matrizes W e U', sendo esta última matriz obtida a partir da matriz B (Figura 1). Essa matriz corresponde à composição funcional de espécies ponderada pelos atributos nas comunidades. A matriz X foi obtida no pacote SYNCSA no programa R (Debastiani & Pillar, 2012). Nós repetimos os cálculos para cada uma das matrizes W (primavera, verão e total) utilizando a matriz B total (frequência dominante + duração das notas) para caracterizar os cantos das espécies.

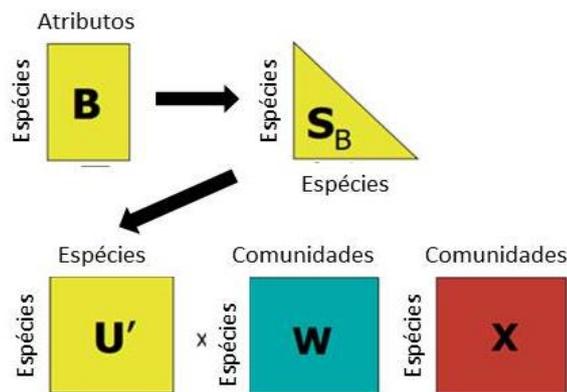


Figura 1. Esquema mostrando o método FWCC para obtenção da matriz X. A matriz U' é obtida a partir da matriz B, resultando em uma matriz com o grau de pertencimento entre as espécies baseada em suas similaridades. A matriz X é obtida pela multiplicação da matriz U' com a matriz W, e representa a composição funcional ponderada pelos atributos, considerando a semelhança entre as espécies na comunidade.

Submetemos a matriz X a uma análise de coordenadas principais (PCoA; Legendre & Legendre, 1998), utilizando Bray-Curtis como medida de dissimilaridade. Assim, obtivemos as coordenadas principais da estrutura funcional acústica das comunidades de anfíbios. Utilizamos os dois primeiros eixos da PCoA como descritores da estrutura funcional acústica das comunidades nas análises a seguir. Esse método é similar ao método descrito por Duarte (2011) para obtenção de descritores da variação na estrutura filogenética entre comunidades.

#### *Análise de dados*

Para testar se a diversidade funcional acústica foi diferente nas poças invadidas e não invadidas realizamos Testes-T pareados, comparando os valores obtidos, com o teste da Entropia quadrática de Rao, em uma poça com a presença e outra sem a invasora.

Nós testamos se a composição funcional acústica observada nas comunidades invadidas difere das comunidades não invadidas, e se o número de machos cantores de *Lithobates catesbeianus* é um preditor das mudanças na composição das comunidades, através do uso de modelos lineares. Para isso, utilizamos os dois primeiros eixos da PCoA, que descrevem a estrutura funcional acústica das

comunidades, como variáveis resposta e o fator presença/ ausência da espécie invasora como variável preditora em uma Análise de Variância. Utilizamos esses mesmos eixos descrevendo a composição da comunidade acústica, no entanto a abundância de rãs-touro foi utilizada como variável preditora em uma Análise de Regressão. Em ambas as análises com os modelos lineares, a comparação entre poças invadidas e não invadidas foi feita em blocos dentro das três grandes áreas amostrais (A1, A2 e A3). Nessas análises nós utilizamos 999 permutações, que foram restritas dentro das áreas amostrais (Anderson, 2001).

Poças com a presença de machos cantores da rã-touro podem ter composições acústicas mais homogêneas entre si do que as poças não invadidas. Nós avaliamos o quanto as comunidades invadidas podem ser mais homogêneas com relação à variação funcional dos atributos acústicos do que as comunidades não invadidas utilizando um teste multivariado de homogeneidade de dispersões (Anderson, 2006). Este teste obtém centróides de dispersão das poças invadidas e não invadidas (matriz  $W$  total) e calcula a distância média das poças do seu respectivo centróide. O teste foi realizado utilizando 999 permutações bloqueadas entre as três áreas amostrais.

Todas as análises foram realizadas em Ambiente R (R Development Core Team, 2012), nos pacotes `vegan`, `SYNCSA` e `FactoMineR` (Oksanen et al., 2009; Debastiani & Pillar, 2012; Lê et al., 2008). Consideramos o  $p$  menor de 0.1 significativo porque, mesmo com um  $n$  amostral pequeno e com uma abordagem relativamente simplificada da comunidade acústica, é possível que existam tendências indicando que a espécie invasora pode estar afetando as comunidades nativas. Levando em consideração as proporções da invasão pela rã-touro no Brasil, não cabe o risco de ignorar indícios de impactos em comunidades invadidas devido ao  $n$  amostral relativamente reduzido.

## **RESULTADOS**

### Diversidade funcional

A diversidade funcional acústica não foi diferente entre as poças invadidas e não invadidas para nenhuma das matrizes de composição (primavera, verão e total) quando todos os atributos foram considerados (total  $t = 1.5$ ,  $p = 0.15$ ; primavera  $t = 0.009$ ,  $p = 0.99$ ; verão  $t = 0.42$ ,  $p = 0.68$ ). No entanto, quando testamos com os atributos separados houve diferença entre as poças invadidas e não invadidas para as análises com dois atributos. O atributo de duração das notas apresentou diferença entre as poças invadidas e não invadidas somente na matriz de composição total ( $t = 1.94$ ,  $p = 0.07$ ; Figura 2). O atributo de sobreposição de frequência dominante com a frequência dominante da rã-touro também mostrou diferenças entre as poças invadidas e não invadidas. Tal diferença ocorreu somente durante o verão ( $t = 2.05$ ,  $gl = 10$ ,  $p = 0.06$ , Figura 3). Nas outras matrizes de composição nenhum destes atributos revelaram diferenças significativas entre poças invadidas e não invadidas. As análises de diversidade funcional com os outros atributos separados também não revelaram diferenças significativas entre as poças invadidas e não invadidas para nenhuma das matrizes de composição ( $p > 0.1$ ).

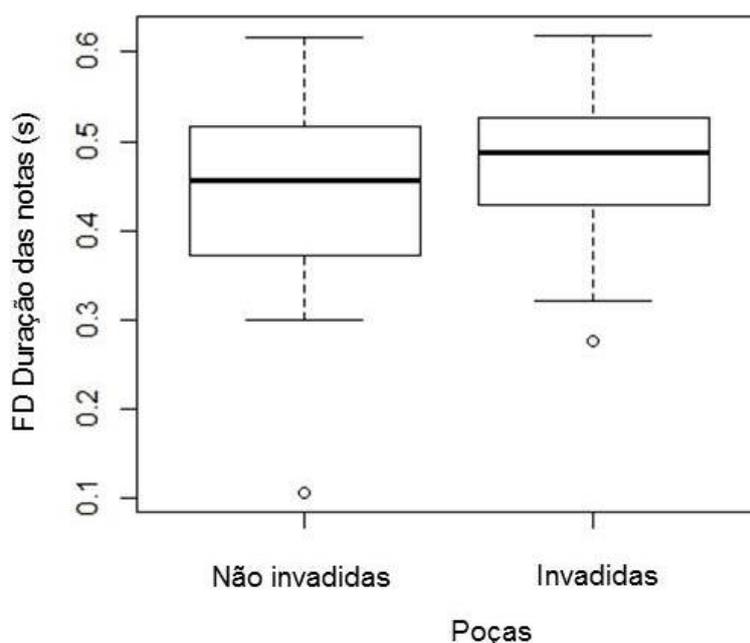


Figura 2. Valores da diversidade funcional medida pela Entropia de Rao para o atributo de duração das notas, mostrando as diferenças entre valores máximos e mínimos, média e erro padrão, em poças invadidas e não invadidas. Poças não invadidas possuem menor diversidade funcional para este atributo do que as poças invadidas.

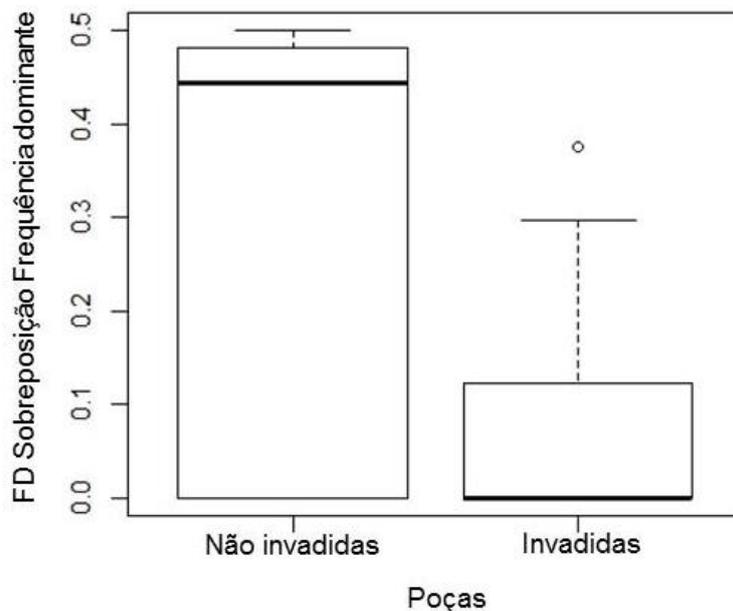


Figura 3. Valores da diversidade funcional medida pela Entropia de Rao para o atributo de Sobreposição de frequência dominante com a frequência dominante da rã-touro, mostrando as diferenças entre valores máximos e mínimos, média e erro padrão, em poças invadidas e não invadidas. Poças não invadidas possuem maior diversidade funcional para este atributo do que as poças invadidas.

### *Composição funcional*

A composição funcional acústica das poças foi afetada pelo número de machos cantores da espécie invasora. Quando considerada a matriz de composição de machos cantores na primavera, descrita através do primeiro eixo da PCoA, observou-se que a medida que o número de machos cantores da espécie invasora aumenta nas poças, a composição acústica das comunidades reduz acentuadamente ( $R^2 = 0.10$ ,  $F = 3.50$ ,  $p = 0.04$ ; Figura 4). Ou seja, um maior número de machos cantores nas poças tem um efeito homogeneizador sobre as comunidades nativas. O segundo eixo da PCoA da composição de machos cantores na primavera não foi relacionada com a abundância de machos cantores da rã-touro ( $R^2 = 0.004$ ,  $F = 0.11$ ,  $p = 0.60$ ). Os dois primeiros eixos da ordenação descrevendo a comunidade acústica no verão e a composição total também não foram relacionados com a abundância dos machos cantores da rã-touro. À medida que a abundância de rãs-touro aumenta nas poças invadidas, essas comunidades apresentam espécies que cantam em frequências dominantes mais altas, do que nas poças não invadidas. As ANOVAs utilizando

presença/ ausência dos machos cantores da rã-touro como variável preditora não foram significativamente diferentes entre as poças invadidas ou não invadidas para nenhum dos eixos da matriz X ( $p > 0.1$ ).

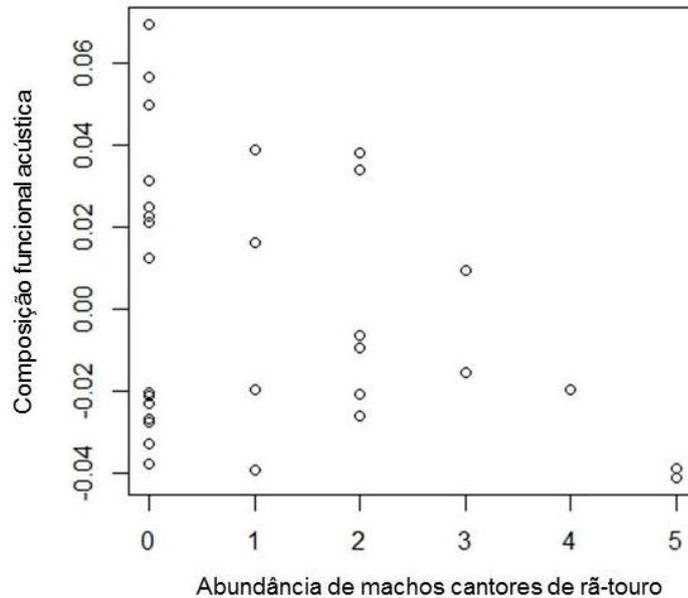


Figura 4. Relação entre a composição funcional acústica, dada pelo eixo 1 da ordenação feita a partir da matriz X, e a abundância de machos cantores da rã-touro nas poças amostradas.

#### *Homogeneidade funcional*

Poças invadidas têm composição funcional mais homogênea do que as poças não invadidas ( $F = 2.96$ ;  $p = 0.07$ ). Na figura 5 é possível observar as diferentes variâncias entre as composições das poças invadidas e não invadidas. Tais resultados corroboram a tendência já observada através da análise da estrutura da composição funcional descrita anteriormente. As poças invadidas possuem centróide de dispersão menor que as poças não invadidas, com espécies que cantam em frequências dominantes mais altas, enquanto as poças não invadidas têm centróide de dispersão maior, mostrando distribuição de frequências mais heterogêneas, apresentando tanto espécies que cantam em altas frequências, como espécies que cantam em baixas frequências (Figura 5).

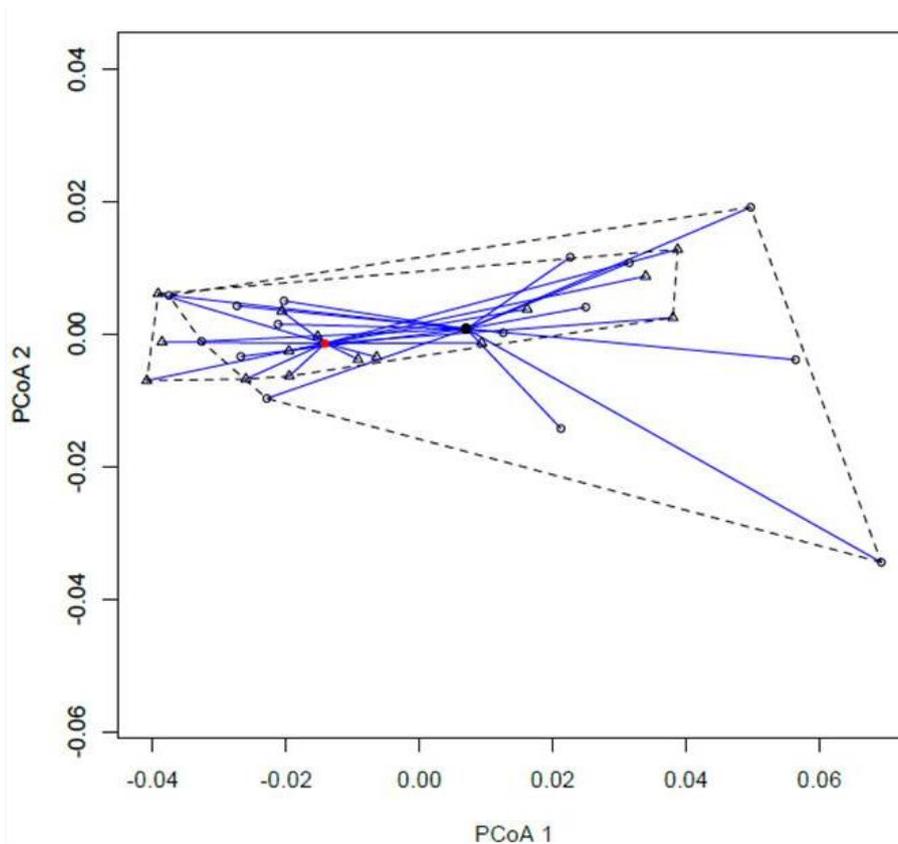


Figura 5. Análise de coordenadas principais das comunidades de anuros das poças invadidas e não invadidas em três áreas de estudo na Mata Atlântica no Sul do Brasil. Círculos vermelhos indicam os centróides das poças invadidas, que são representadas pelos triângulos. Círculos pretos indicam os centróides das poças não invadidas, representadas pelos círculos abertos. Os polígonos indicam a dispersão máxima das comunidades em cada grupo.

## DISCUSSÃO

Uma nova espécie em uma comunidade pode competir com as espécies nativas por recursos, incluindo o espaço acústico. A competição interespecífica é um potente mecanismo de seleção nas características que influenciam o nicho ecológico das espécies (Adams & Rohlf, 2000; Dayan & Simberloff, 2005). Essa interferência pode causar seleção afetando as interações interespecíficas (Grether et al., 2009), e pode resultar em mudança no nicho realizado das espécies (Sax et al., 2007). No caso de interferência no espaço acústico, essas interações podem resultar em mudanças na estruturação funcional acústica das comunidades nativas, como indicado no

presente estudo. É possível que nas comunidades invadidas amostradas, as interações e consequente competição pelo espaço acústico entre a rã-touro e as espécies nativas tenham alterado a estrutura funcional acústica dessas comunidades.

A rã-touro possui diversas características que fazem dela uma espécie com grande potencial invasor: comportamento predatório generalista, grande tamanho corpóreo, alta taxa de fecundidade e temporada reprodutiva prolongada (Emlen, 1976; Bury & Whelan, 1984; Govindarajulu et al., 2006; Boelter & Cechin, 2007). Contudo, no Brasil, não há registro de impactos ou declínio de espécies nativas causados pela rã-touro. Mesmo possuindo dieta generalista, a espécie se alimenta de acordo com a disponibilidade de presas, não exercendo uma pressão de predação preferencial sobre alguns táxons (Boelter et al., 2012). Além disso, não há evidências de que esteja alterando a diversidade das comunidades nativas (Both et al., 2014; Both & Mello, 2015). Tais impactos, entretanto, são reportados para áreas invadidas no Hemisfério Norte, onde a rã-touro co-ocorre com espécies congêneres (Kats and Ferrer 2003; Kraus 2009), diferentemente do que ocorre no Brasil (veja em Both et al., 2014).

Neste trabalho, nós testamos três hipóteses para verificar possíveis impactos da rã-touro em comunidades acústicas nativas. Primeiramente, não encontramos uma “diferença geral” entre comunidades nativas invadidas e não invadidas quanto à diversidade funcional. Contudo, quando testamos com os atributos separados, a diversidade de duração das notas foi maior nas poças invadidas do que nas poças não invadidas.

De acordo com a hipótese do nicho acústico (Krause, 1987) as interações entre as espécies podem levar ao arranjo complexo dos sinais na paisagem sonora. Sendo assim, a competição interespecífica pelo espaço acústico pode fazer com que os organismos ajustem seus sinais para explorar nichos vagos do espectro, minimizando a sobreposição espectral ou temporal com as vocalizações dos outros indivíduos. O resultado encontrado no nosso trabalho com relação à diversidade de duração de notas está de acordo com esta hipótese, já que encontramos menor diversidade de

duração de notas nas poças invadidas pelas rãs-touro. O que corrobora uma das previsões da teoria que espera que habitats menos perturbados exibam maiores níveis de coordenação entre as vocalizações interespecíficas do que habitats mais perturbados, onde as assembleias de espécies foram alteradas (Pijanowski, et al., 2011). Sendo assim, é possível que a menor diversidade de duração de notas observada nas poças invadidas seja por adaptação das espécies para evitar a sobreposição temporal com as vocalizações da espécie invasora.

Também encontramos diferenças em relação ao principal meio de mascaramento acústico, ou seja, na sobreposição de frequências. Nossos resultados mostram diferenças na diversidade funcional para o atributo de sobreposição de frequência dominante com a frequência dominante da rã-touro. Esse atributo foi menor nas poças invadidas, no verão, do que nas poças não invadidas. Já a composição funcional acústica, que diz respeito à segunda hipótese do nosso estudo, foi alterada pela presença da espécie invasora e apresenta diferenças entre as poças invadidas e não invadidas. Há uma diferença entre essas poças em escala local, conforme esperado, sendo que existe homogeneização de frequências em poças invadidas, onde somente as espécies com frequências dominantes mais altas estão cantando. Como a frequência dominante está diretamente relacionada com o CRC (Ryan, 1988; Duellman & Trueb, 1994; Gerhardt & Huber, 2002; Wells, 2007), é possível que nas poças invadidas os indivíduos de menores tamanhos corpóreos são favorecidos em relação àqueles de grandes tamanhos corpóreos.

Recentemente dois estudos forneceram evidências do deslocamento de nicho acústico por espécies invasoras (Both & Grant, 2012; Farina et al., 2013). Entretanto, pouca atenção é dada às consequências da invasão de nicho acústico por espécies introduzidas, especialmente focando em comunidades. As interações acústicas são essenciais para a ecologia dos anfíbios, além de serem dispendiosos energeticamente, os sinais acústicos estão diretamente ligados à seleção sexual (Wells, 1977; MacNally, 1981; Taigen e Wells, 1985). As fêmeas escolhem os machos

pelas vocalizações, guiadas por características temporais e espectrais dos cantos, principalmente a frequência dominante dos sinais (Duellman & Trueb, 1986; Gerhardt, 1991). No entanto, as características dos ruídos de fundo também desempenham um papel importante na detecção e reconhecimento dos sinais. De acordo com Llusia et al. (2013), a competição sonora entre espécies nativas e invasoras pode ser significativa, principalmente se as invasoras apresentam cantos com grande amplitude sonora, sobreposição do espectro de frequências com as espécies nativas e baixa atenuação no ambiente. Por sua vez, o canto da rã-touro combina todas essas características.

De acordo com a nossa hipótese inicial, nós encontramos evidências sugerindo que a rã-touro pode agir como um agente de seleção, homogeneizando a composição acústica nas comunidades invadidas. Quando muitas espécies usam o mesmo espaço acústico isso pode levar a interferência e ao mascaramento dos sinais (Planque & Slabbekoorn, 2008). A seleção pode então agir no sentido de promover mudanças na estrutura ou mesmo na distribuição dos sinais (Taper & Case, 1992), como encontrado neste estudo. Nossos resultados mostram que nas comunidades invadidas há predomínio de espécies que cantam em frequências mais altas do que a espécie invasora. É possível que o padrão encontrado seja o mecanismo das espécies nativas para evitar a sobreposição com a rã-touro. Por exemplo, em comunidades de morcegos, espécies que vocalizam em grandes bandas de frequências são mais adaptadas em desviar a frequência para evitar interferência, já que sofrem mais sobreposição espectral do que as espécies que usam faixas estreitas de frequência (Ulanovsky et al., 2004). No caso do nosso estudo, é possível que as espécies nativas que sobrepõem com a rã-touro não tenham essa adaptação, pois só cantam em baixas frequências, e deixam de cantar por não conseguirem evitar o mascaramento, sendo, portanto, deslocadas do espaço acústico.

A Hipótese do nicho acústico (Krause, 1987) postula que adaptações comportamentais podem ser desencadeadas por interferência interespecífica, quando

os cantos dos organismos contêm características de frequência e de tempo semelhantes. Outra hipótese complementar, a Hipótese “eco-campo” de Farina e Belgrano (2006) defende que um organismo utiliza os sinais que ele identifica no ambiente sonoro para construir um modelo cognitivo usado para corresponder as variáveis espaciais. O resultado que encontramos no nosso estudo parece combinar essas duas hipóteses, já que as espécies nativas que têm sobreposição com a espécie invasora adotam o comportamento de não cantar para não sobrepor o espaço acústico, adaptando o nicho para evitar sobreposição. A mudança observada pode ser o resultado de evolução adaptativa decorrente das interações bióticas com a espécie invasora, já que as espécies de altas frequências deixaram de cantar nas poças invadidas, e por essas poças apresentarem a mesma diversidade taxonômica, é possível que ainda ocorram nas poças, ficando excluídas somente do espaço acústico. (Both & Mello, 2015; obs. pess.).

Cabe ressaltar que a diferença encontrada no nosso trabalho é na composição funcional acústica, pois é comum observarmos a co-ocorrência da rã-touro com espécies como *Rhinella spp.*, *H. faber* e *L. latrans* (Medeiros, C.I. & Both, C.; obs. pess.), justamente as espécies com baixas frequências dominantes e grandes tamanhos corpóreos. Ainda, nas poças onde os machos da espécie invasora estão cantando, eles co-ocorrem com espécies que cantam em frequências dominantes altas. Entretanto, sinais de frequências mais baixas têm melhor propagação e menor atenuação e degradação no ambiente (Llusia et al., 2013). Assim, podemos concluir que nos ambientes invadidos a rã-touro é a espécie que consegue propagar melhor os sinais com relação às espécies nativas que estão cantando.

Neste estudo nós avaliamos a diversidade funcional acústica, contudo não sabemos quais os reais impactos que a seleção e a mudança na distribuição de frequências nas poças invadidas podem causar nas comunidades ao longo do tempo. Alterações nos cantos estão intimamente ligadas com o *fitness* dos indivíduos (Ryan, 1988) e ambientes nativos podem ser particularmente vulneráveis à introdução de

espécies generalistas que produzem sinais de baixa frequência e grande amplitude, como *Lithobates catesbeianus* (Llusia et al., 2013). A eficiência de propagação dos sinais dos cantos de anúncio confere à espécie invasora vantagem adaptativa na comunicação acústica e reprodução, favorecendo o processo de estabelecimento e dispersão em detrimento das espécies nativas.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos ao Axel Kwet por ceder os cantos de *Scinax imbegue* e ao Luís Felipe Toledo e Cynthia Prado pelos cantos de *Leptodactylus jolyi*, cedidos pela Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard (FNJV). Agradecemos também ao PPG Ecologia UFRGS, a CAPES pela bolsa de mestrado de CIM, ao CNPq (processo 306816/2010-5) pela bolsa pesquisadora de SMH.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

Adams, D. C.; Rohlf, F. J. 2000. Ecological character displacement in Plethodon: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97: 4106–4111.

Amphibian species of the world. Disponível em: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>.

Anderson, M. J. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. Can J Fish Aquat Sci 58:626–639. doi: 10.1139/cjfas-58-3-626.

Anderson, M. J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62: 245–253.

Bioacoustics Research Program. 2014. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.

Blackburn, T.M.; Pyšek, P.; Bacher, S.; Carlton, J.T.; Duncan, R.P.; Jarošík, V.; Wilson, J.R.U.; Richardson, D. M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 333-339.

Bleach, I. T.; Beckmann, C.; Both, C.; Brown, G. P.; Shine, R. 2015. Noisy neighbours at the frog pond: effects of invasive cane toads on the calling behaviour of native Australian frogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Online.

Boelter, R. A.; Cechin, S. Z., 2007. Impact of the bullfrog diet (*Lithobates catesbeianus*, Anura, Ranidae) on native fauna: case study from the region of Agudo-RS-Brazil. *Natureza & Conservação* 5(2): 115-123.

Boelter, R. A.; Kaefer, I. L.; Both, C.; Cechin, S. 2012. Invasive bullfrogs as predators in a Neotropical assemblage: What frog species do they eat?. *Animal Biology*, DOI 10.1163/157075612X634111.

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16: 533-540.

Both, C. 2012. Invasão de *Lithobates catesbeianus* na Mata Atlântica sul do Brasil: relações com espaço, ambiente e anfíbios nativos. Dissertation, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil

Both, C.; Grant, T. 2012. Biological invasions and the acoustic niche: the effect of bullfrog calls on the acoustic signals of white-banded tree frogs. *Biology Letters*, 8: 714–716.

Both, C., Lingnau, R., Santos-Jr, A. P., Lima, L. P., Madalozzo, B.; Grant, T. 2011. Widespread occurrence of the American bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae), in Brazil. *South American Journal of Herpetology* 6, 127-134.

Both, C.; Madalozzo, B.; Lingnau, R.; Grant, T. 2014. Amphibian richness patterns in Atlantic Forest areas invaded by American bullfrogs. *Austral Ecology*, 39: 864–874.

Both, C.; Melo, A. S. 2015. Diversity of anuran communities facing bullfrog invasion in Atlantic Forest ponds. *Biological Invasions*, 17(4):1137-1147.

Bury, R. B.; Whelan, J. A. 1984. Ecology and Management of the Bullfrog. U.S. Fish and Wildlife Service, Resource Publication 155, Washington, DC.

Byers, B. E.; Kroodsma, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, 77: 13–22. doi:10.1016/j.anbehav. 2008.10.003.

Capranica, R. R. 1968. The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Behaviour*, 31: 302–324.

Ciancaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9: 93–103.

Davis, M. A. 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press. 244p.

Dayan, T.; Simberloff, D. 2005. Ecological and communitywide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*, 8: 875–894.

Debastiani, V. J. & Pillar, V. D. 2012. SYNCOSA – R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics*, 28, 2067–2068.

DeRuiter, S. L.; Bahr, A.; Blanchet, M. A.; Hansen, S. F.; Kristensen, J. H. et al. 2009. Acoustic behaviour of echolocating porpoises during prey capture. *J Exp Biol* 212: 3100–3107. doi:10.1242/jeb.030825. PubMed: 19749102.

Duarte, L.D.S. 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*, 120, 208–215.

Duellman, W. E. Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill, 670p.

Emlen, S. T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1:283-313.

Facon, B.; Genton, B. J.; Shykoff, J.; Jarne, P.; Estoup, A.; David, P. 2006. General ecoevolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology e Evolution*, 21(3): 130-135.

Farina A.; Belgrano A. 2006. The eco-field hypothesis: Toward a cognitive landscape. *Landscape Ecology* 21: 5–17.

Farina, A.; Pieretti, N.; Morganti, N. 2013. Acoustic patterns of an invasive species: the Red-billed Leiothrix (*Leiothrix lutea* Scopoli 1786) in a Mediterranean shrubland, *Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording*, DOI:10.1080/09524622.2012.761571.

Frost, D. R. 1985. *Amphibian species of the world: A taxonomic and geographical reference*. Allen Press, Lawrence.

Frost, D. R. 1985. *Amphibian species of the world: A taxonomic and geographical reference*. Allen Press, Lawrence.

Fundação SOS Mata Atlântica, INPE. 2009. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período 2005–2008*. São Paulo.

Gerhardt, H. 1991. Female mate choice in treefrogs: Static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42: 615-635.

Gerhardt, H. C.; Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans?: common problems and diverse solutions*. Chicago: University of Chicago Press.

Giovanelli, J. G. R., Haddad, C. F. B.; Alexandrino, J. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions*, 10: 585-590.

Goutte, S.; Dubois, A.; Legendre, F. 2013. The Importance of Ambient Sound Level to Characterise Anuran Habitat. PLoS ONE 8(10): e78020. doi: 10.1371/journal.pone.0078020.

Govindajurulu, P.; Price, W. M. S.; Anholt, B. R. 2006. Introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in Western Canada: Has Their Ecology Diverged? Journal of Herpetology 40(2): 249-260.

Grether, G. F.; Losin, N.; Anderson, C. N.; Okamoto, K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. 2009. Biol. Rev., 84: 617–635.

Haddad, C. F. B.; Toledo, L. F.; Prado, C. P. A. 2008. Anfíbios da Mata Atlântica: guia dos anfíbios anuros da Mata Atlântica. Ed. Neotropica, São Paulo. 244 pp.

Hollen, L. I.; Radford, A. N.; 2009. The development of alarm call behavior in mammals and birds. Animal Behaviour, 78: 791–800. doi:10.1016/j.anbehav.2009.07.021.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de vegetação do Brasil. [http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/default\\_prod.shtm](http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/default_prod.shtm).

Kats, L. B.; Ferrer, R. P. 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. Diversity Distribution, 9: 99-110.

Kiesecker, J. M., and A. R. Blaustein. 1998. Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). Conservation Biology, 12: 776-787.

Kolar, C. S.; Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecology Evolution*, 16: 199–204.

Krause B. 1987. Bioacoustics, habitat ambience in ecological balance. *Whole Earth Review*, 57: 14–18.

Kupferberg, S. J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California River: the role of larval competition. *Ibid.*, 78: 1736-1751.

Kwet, A.; Márquez, R. 2010. Sound guide of the calls of frogs and toads from southern Brazil and Uruguay/ Guia de cantos das rãs e sapos do sul do Brasil e Uruguai/ Guía sonora de los sonidos de ranas y sapos del sur de Brasil y Uruguay. Fonoteca, Madrid, double CD and booklet.

Lê, S.; Josse, J; Husson, F. 2008 FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1): 1–18.

Legendre, P.; Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*, 2nd edn Elsevier, Amsterdam.

Lever, C. 2003. *Naturalized amphibians and reptiles of the world*. Oxford University Press, New York.

Llusia, D.; Gómez, M.; Penna, M.; Márquez, R. 2013. Call Transmission Efficiency in Native and Invasive Anurans: Competing Hypotheses of Divergence in Acoustic Signals. *PLoS ONE* 8(10): e77312. doi:10.1371/journal.pone.0077312.

Mcgeoch, M. A.; Butchart, S. H. M.; Spear, D.; Marais, E.; Kleynhans, E. J.; Symes, A.; Chanson, J.; Hoffmann, M. 2010. Global indicators of biological invasion: species

numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, 16: 95–108.

MacNally, R. 1981. On the reproductive energetics of chorusing males: Energy depletion profiles, restoration and growth in two sympatric species of *Ranidella* (Anura). *Oecologia*, 51: 181-188.

Medeiros, C. I. 2012. Fenologia Reprodutiva da rã-touro *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) (Shaw, 1802) no Brasil Subtropical, com visão geral de aspectos reprodutivos em áreas nativas e invadidas. Universidade Federal de Santa Maria. Trabalho de conclusão de curso. 30 pp.

Medeiros, C. I.; Both, C.; Grant, T.; Hartz, S. M. 2015. Invasão de nicho acústico: rã-touro e os efeitos da sobreposição espectral com as espécies nativas.

Neville, L. E.; Murphy, S. 2001. Invasive alien species: forging cooperation to address a borderless issue. *International Association for Ecology Newsletter Spring/Summer*: 3–7.

Nogueira, S. S. C.; Pedroza, J. P.; Nogueira-Filho, S. L. G.; Tokumaru, R. S. 2012. The Function of Click Call Emission in Capybaras (*Hydrochoerus Hydrochaeris*). *Ethology* 118: 1001–1009. doi:10.1111/eth.12001.

Oksanen J.; Blanchet, F. G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, M. H. H.; Wagner, H. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.15-4. 2009.

Olden, J. D.; Poff, N.L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am Nat* 162:442–60.

Pijanowski, B. C.; Villanueva Rivera, L. J.; Dumyahn, S. L.; Farina, A.; Krause, B. L.; Napoletano, B. M.; Gage, S. H.; Pieretti, N. 2011. Soundscape Ecology: The Science of Sound in the Landscape. *BioScience*, 61(3): 203-216.

Pillar, V. 1993. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, Suécia, v. 10, p. 631-640.

Pillar, V.; Sosinski, E. E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 14, p. 323.

Pillar, V. D.; Duarte, L. d. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, 13: 587-596.

Pillar, V.; Duarte, L. d. S.; Sosinski, E. E.; Joner, F. 2009 . Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, v. 20, p. 334-348.

Pillar, V.; Orlóci, L. 1993. Taxonomy and perception in vegetation analysis.. *Coenoses*, Gorizia, Italia, v. 8, p. 53-66.

Pimentel, D.; Lach, L.; Zuniga, R.; Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, 50:53-65.

Pineda, E.; Moreno, C.; Escobar, F.; Halffter, G. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conserv. Biol.*, 19: 400–410.

Planque, R.; Slabbekoorn, H. 2008. Spectral Overlap in Songs and Temporal Avoidance in a Peruvian Bird Assemblage. *Ethology*, 114: 262–271.

R Development Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. 30.03.2012.

Rabin, L. A.; Mccowan, B.; Hooper, S. L.; Owings, D. H. 2003. Anthropogenic Noise and its Effect on Animal Communication: An Interface Between Comparative Psychology and Conservation Biology. *International Journal of Comparative Psychology*, 16(2): 172-192.

Rahel, F. J. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288: 854-856.

Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21: 24-43.

Reby, D.; Cargnelutti, B.; Joachim, E.; Aulagnier, S. 1999. Spectral acoustic structure of barking in roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age- and individual-related variations. *Comptes Rendus Acad Sci Ser III-Sci Vie- Life Sci.*, 322: 271–279.

Richardson, D.M.; Pysek, P.; Rejmanek, M.; Barbour, M.G.; Panetta, F.D.; West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93-107.

Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System* (Ed. by B. Frittsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington & W. Walkowiak), pp. 637–677. New York: John Wiley.

Sax, D. F.; Stachowicz, J. J.; Brown, J. H.; Bruno, J. F.; Dawson, M. N.; Gaines, S. D.; Grosberg, R. K.; Hastings, A.; Holt, R. D.; Mayfield, M. M.; O'Connor, M. I.; Rice, W. R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 465-471.

Scott, J.; Woodward, B. D. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: surveys at breeding sites. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians* (eds W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L. C. Hayek & M. S. Foster) pp. 92–6. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Simberloff, D.; Rejmánek, M. 2011. *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.

Stinson, K. A.; Kaufman, S. K.; Durbin, L.; Lowenstein, F. 2007. Impact of garlic mustard invasion on a forest understory community. *Northeastern Naturalist*, 14: 73–88.

Taigen, T., Wells, K. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology*, 155: 163-170.

Taper, M. L.; Case, T. J. 1992. Coevolution among competitors. In: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 8 (eds Futuyma, D. & Antonovics, J.). Oxford University Press, New York, pp. 63–109.

Wang, Y.; Li, Y. 2009. Habitat Selection by the Introduced American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) on Daishan Island, China. *Journal of Herpetology* 43, 205-211.

Wells, K. D. 1977. The courtship of frogs. Pp. 233 – 262 in Taylor, D. H.; Guttman, S. I. (eds.), *The reproductive Biology of Amphibians*. New York. Plenum Press.

Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25, 3: 666–693.

Winter, M.; Schweiger, O.; Klotz, S.; Nentwig, W.; Andriopoulos, P.; Arianoutsou, M.; Basnou, C.; Delipetrou, P.; Didziulis, V.; Hejda, M.; Hulme, P. E.; Lambdon, P. W.; Pergl, J.; Pysek, P.; Roy, D. B.; Kühn, I. 2009. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 21721–21725.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A situação da invasão de *Lithobates catesbeianus* começou a chamar atenção dos pesquisadores há pouco tempo no Brasil. Apesar do seu grande potencial invasor, existem poucos estudos sobre possíveis impactos da espécie em áreas invadidas, e os existentes são recentes. Boelter et al., (2012) exploraram, através da dieta, quais espécies de anfíbios rãs-touro preferem comer a fim de verificar a existência de predação diferencial. No entanto eles encontraram que a espécie costuma preda conforme a disponibilidade de recurso, como esperado para espécies generalistas. Both et al. (2014) testaram a abundância de rãs-touro como um preditor da riqueza de anuros em áreas de Mata Atlântica e não encontraram nenhuma evidência de redução de riqueza nas comunidades associada à invasão da rã-touro. Em outro estudo, Both & Mello (2015) não encontraram diferença na diversidade taxonômica nem filogenética entre sítios invadidos e não invadidos, os mesmos estudados no segundo capítulo desta dissertação. Contudo, foi sugerido que rãs-touro têm o potencial de afetar o nicho acústico das espécies nativas (Both & Grant, 2012). Como a vocalização está ligada diretamente com o fitness dos anfíbios (Ryan, 1988) e a produção sonora exige muito gasto energético (MacNally, 1981; Taigen & Wells, 1985), testar se a espécie invasora pode causar alteração nos parâmetros dos cantos, ou mesmo na diversidade ou composição funcional, é uma importante medida de impacto nas comunidades nativas, sendo a abordagem utilizada neste estudo inédita, tanto nos campos de Bioacústica, como no da Biologia da Invasão.

Neste estudo, nós avaliamos potenciais impactos da rã-touro sobre o nicho acústico das espécies nativas, sob duas perspectivas distintas. Primeiramente, testamos se a presença do canto da espécie invasora seria capaz de alterar os cantos de espécies nativas no nível de indivíduo e, se a sobreposição espectral teria alguma influência sobre o canto das espécies nativas. O que encontramos, no entanto, foi que as espécies nativas respondem de maneira distinta entre si, e também entre os

diferentes tipos de ruídos. Assim, adaptações que servem para uma determinada espécie ou determinado tipo de ruído podem não funcionar bem para outros ruídos.

Mesmo encontrando que as espécies nativas respondem também ao ruído branco e especialmente à espécie nativa, não podemos deixar de dar atenção à problemática da invasão da rã-touro juntamente com a abordagem de invasão de nicho acústico. Nós encontramos que a espécie causa alteração nos parâmetros dos cantos, inclusive na frequência dominante. Ainda mais se considerarmos que encontramos aqui que mesmo uma espécie sem sobreposição (*Hypsiboas leptolineatus*) alterou esse parâmetro de maneira mais intensa durante os cantos da rã-touro. Ainda, cabe destacar que no nosso estudo isolamos somente o fator “canto”, contudo, após uma invasão real, e consequentes interações interespecíficas entre rãs-touro e as espécies nativas, sendo a rã-touro uma espécie predadora, as espécies nativas podem passar a interagir de outra forma, modulando seus cantos na presença da espécie de maneira diferente da encontrada aqui, ou até mesmo deixando de emitir cantos para evitar a predação.

Essa abordagem referente ao impacto da espécie invasora, depois de estabelecida e interagindo com as espécies nativas, é tratada no segundo capítulo desta dissertação. A preocupação com deslocamento de nicho ligado a caracteres acústicos acaba sendo reforçada pelo que encontramos no segundo capítulo. Mesmo que tenhamos usado apenas alguns parâmetros dos cantos para descrever a comunidade acústica, sabendo que os cantos são extremamente complexos, o mais importante deste trabalho é que mesmo com esta abordagem relativamente simplificada da comunidade acústica, encontramos tendências interessantes indicando que outros processos podem estar ocorrendo nestas comunidades. A grande questão encontrada no nosso estudo é que mesmo que não tenhamos detectado grandes mudanças nos parâmetros dos cantos em nível de indivíduos, se comparado com os outros ruídos, podemos perceber que a presença da rã-touro em áreas invadidas da Mata Atlântica pode ser a responsável por causar seleção na faixa de frequências em

comunidades nativas. Este efeito sobre a diversidade local parece ter resultado em homogeneização acústica, causando um aumento de semelhança na composição funcional acústica nos sítios invadidos. Esse resultado é interessante, porque além de tratar-se de uma abordagem inédita com a finalidade de avaliar impactos por espécies invasoras em comunidades nativas, traz o primeiro relato de mudanças em comunidades nativas causadas por *L. catesbeianus* no Brasil. Através dos cantos, podemos perceber que espécies com tamanhos corpóreos menores estão co-ocorrendo com a rã-touro, enquanto as maiores não estão, ou simplesmente estão deixando de cantar. Não sabemos ao certo as consequências que este resultado pode implicar nas comunidades nativas, pois com a homogeneização funcional acústica é possível estar havendo homogeneização funcional em outros níveis, e a perda de certos grupos funcionais pode ter grande impacto em uma comunidade, já que pode implicar em perda em algumas interações específicas ou mesmo de certos serviços ecossistêmicos, que podem ser fundamentais para o funcionamento e manutenção destas comunidades (De Bello et al., 2010).

Levando em consideração as proporções de invasão da rã-touro no mundo, e mais especificamente no Brasil, novos estudos com novas abordagens devem estudar o potencial de impacto que a espécie pode causar nas comunidades nativas. Devem-se observar tanto impactos em nível acústico, que podem ser bons indicadores de outros processos, como outros tipos de impactos ecológicos em indivíduos ou comunidades, tais como deslocamento de nicho em espécies equivalentes ecológicas, competição por recursos em adultos e larvas, possibilidade da espécie ser carreador de doenças e patógenos, dentre outros.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Boelter, R. A.; Kaefer, I. L.; Both, C.; Cechin, S. 2012. Invasive bullfrogs as predators in a Neotropical assemblage: What frog species do they eat?. *Animal Biology*, DOI 10.1163/157075612X634111.

Both, C.; Grant, T. 2012. Biological invasions and the acoustic niche: the effect of bullfrog calls on the acoustic signals of white-banded tree frogs. *Biology Letters*, 8: 714–716.

Both, C.; Madalozzo, B.; Lingnau, R.; Grant, T. 2014. Amphibian richness patterns in Atlantic Forest areas invaded by American bullfrogs. *Austral Ecology*, 39: 864–874.

Both, C.; Melo, A. S. 2015. Diversity of anuran communities facing bullfrog invasion in Atlantic Forest ponds. *Biological Invasions*, 17(4):1137-1147.

De Bello, F.; Lavorel, S.; Gerhold, P.; Reier, U.; Pärtel, M. 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biological Conservation*, 143: 9–17.

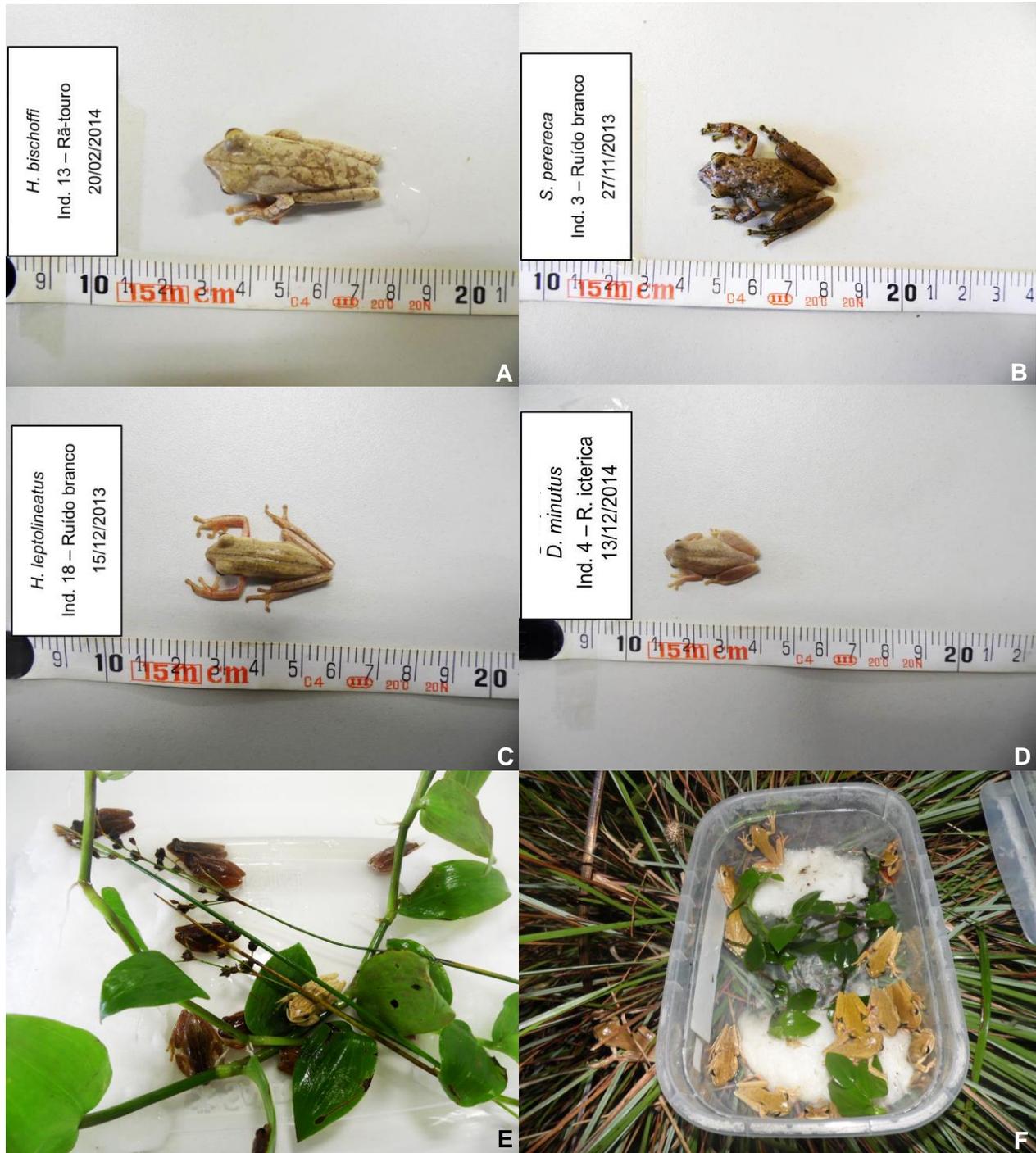
MacNally, R. 1981. On the reproductive energetics of chorusing males: Energy depletion profiles, restoration and growth in two sympatric species of *Ranidella* (Anura). *Oecologia*, 51: 181-188.

Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System* (Ed. by B.

Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington & W. Walkowiak), pp. 637–677.  
New York: John Wiley.

Taigen, T., Wells, K. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology*, 155: 163-170.

## APÊNDICES



Apêndice 1. Indivíduos gravados durante os experimentos do Capítulo I, mostrando em detalhes o procedimento adotado após as gravações. Todos os indivíduos foram coletados, medidos e fotografados. Na figura, um indivíduo de cada espécie submetido a um dos playbaks estímulo (Rã-touro, *Rhinella icterica* ou Ruído branco), *Hypsiboas bischoffi* (A), *Scinax perereca* (B), *Hypsiboas leptolineatus* (C) e *Dendropsophus minutus* (D). Detalhe de indivíduos de *D. minutus* mantidos em cativeiro até o término dos experimentos (E), e soltura de indivíduos de *H. bischoffi* após os experimentos (F).

Apêndice 2. Tabelas de Anova para os experimentos do Capítulo I com a espécie dentro do espectro da invasora, *Hypsiboas bischoffi*. Tabela de Anova para a taxa de canto de anúncio (A), tabela de Anova para a frequência dominante dos cantos de anúncio (B), tabela de Anova para a duração das notas dos cantos de anúncio (C), tabela de Anova para a frequência dominante dos cantos agressivos (D), tabela de Anova para a duração das notas dos cantos agressivos (E).

TABELA A

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	5.5146		
Fator tempo: Entre grupos	0.12122	0.22821	0.039
Contrastes:			
1 -1 0	0.036244	0.0089594	0.223
1 0 -1	0.12085	0.029911	0.014
0 1 -1	0.02473	0.006022	0.145
Fator tratamento: Entre grupos	0.01166	0.021952	0.226
Contrastes:			
1 -1 0	0.0022299	0.00081499	1
1 0 -1	0.011601	0.0024314	1
0 1 -1	0.0036588	0.00074611	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.038691 0.53116	0.072843	0.721
Total	6.2173		

TABELA B

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	4.0049e+006		
Fator tempo: Entre grupos	12108	0.004451	0.369
Contrastes:			
1 -1 0	5639.7	0.0011547	0.339
1 0 -1	11492	0.0023247	0.21
0 1 -1	997.89	0.00022655	0.645
Fator tratamento: Entre grupos	3.0636e+005	0.11262	0.023
Contrastes:			
1 -1 0	60099	0.011835	1
1 0 -1	95757	0.025052	1
0 1 -1	3.0527e+005	0.06435	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	84668 2.7204e+006	0.031124	0.014
Total	7.1284e+006		

TABELA C

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	0.0087219		
Fator tempo: Entre grupos	0.00031063	0.055647	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	0.00019682	0.020184	0.001
1 0 -1	0.00026418	0.022959	0.001
0 1 -1	4.5762e-006	0.00038537	0.638
Fator tratamento: Entre grupos	0.0022534	0.40367	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	9.2977e-005	0.0086338	1
1 0 -1	0.0012664	0.12079	1
0 1 -1	0.0020382	0.25494	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	9.0246e-006 0.0055822	0.0016167	0.958
Total	0.016877		

TABELA D

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	8.6001e+006		
Fator tempo: Entre grupos	93053	0.0074805	0.054
Contrastes:			
1 -1 0	8956.8	0.0006115	0.426
1 0 -1	89080	0.0062566	0.017
0 1 -1	41543	0.0030993	0.092
Fator tratamento: Entre grupos	59377	0.0047733	0.143
Contrastes:			
1 -1 0	39629	0.0049416	1
1 0 -1	448.27	2.9487e-005	1
0 1 -1	46382	0.002424	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	45697 1.2439e+007	0.0036735	0.513
Total	2.1238e+007		

TABELA E

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	0.0030022		
Fator tempo: Entre grupos	0.00017963	0.05975	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	7.2172e-005	0.018474	0.001
1 0 -1	2.2369e-005	0.004365	0.035
0 1 -1	0.0001749	0.041055	0.001
Fator tratamento: Entre grupos	0.00045985	0.15296	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	0.00030921	0.069088	1
1 0 -1	0.00042952	0.14459	1
0 1 -1	8.9625e-006	0.0016959	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.00017738 0.0030063	0.059002	0.001
Total	0.0068254		

Apêndice 3. Tabelas de Anova para os experimentos do Capítulo I com a espécie dentro do espectro da invasora, *Scinax perereca*. Tabela de Anova para frequência dominante (A), tabela de Anova para frequência central (B), tabela de Anova para a duração das notas (C) e tabela de Anova para o intervalo entre as notas (D).

TABELA A

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	1.5812e+008		
Fator tempo: Entre grupos	3.7944e+005	0.0020826	0.58
Contrastes:			
1 -1 0	2.4272e+005	0.00091647	0.379
1 0 -1	3.2099e+005	0.0012092	0.384
0 1 -1	5460.3	2.1452e-005	0.889
Fator tratamento: Entre grupos	4.4995e+007	0.24695	0.003
Contrastes:			
1 -1 0	1.0853e+007	0.050924	1
1 0 -1	4.4949e+007	0.23605	1
0 1 -1	1.3355e+007	0.045727	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	7.1006e+006 1.822e+008	0.038971	0.001
Total	3.9279e+008		

TABELA B

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	7.7501e+008		
Fator tempo: Entre grupos	1.9207e+008	0.13677	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	1.3282e+008	0.049143	0.001
1 0 -1	1.5446e+008	0.057015	0.001
0 1 -1	8.1599e+005	0.0063516	0.002
Fator tratamento: Entre grupos	2.7813e+008	0.19805	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	1.4898e+008	0.056041	1
1 0 -1	2.4724e+008	0.094534	1
0 1 -1	1.9567e+007	0.20694	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	3.1274e+008 1.4043e+009	0.22269	0.001
Total	2.9623e+009		

TABELA C

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	0.19619		
Fator tempo: Entre grupos	0.0018906	0.041485	0.002
Contrastes:			
1 -1 0	1.5374e-007	8.0236e-007	0.974
1 0 -1	0.0014031	0.0076986	0.001
0 1 -1	0.0014327	0.0075949	0.001
Fator tratamento: Entre grupos	0.037456	0.82187	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	0.001335	0.0063074	1
1 0 -1	0.034366	0.3135	1
0 1 -1	0.022968	0.13503	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.0020307 0.045574	0.044558	0.001
Total	0.28314		

TABELA D

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	107.61		
Fator tempo: Entre grupos	5.1202	0.009851	0.061
Contrastes:			
1 -1 0	0.10116	0.000273	0.715
1 0 -1	3.1724	0.0065934	0.068
0 1 -1	4.4066	0.0093629	0.041
Fator tratamento: Entre grupos	12.56	0.024166	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	6.4593	0.014799	1
1 0 -1	1.0261	0.0020914	1
0 1 -1	11.33	0.029785	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	21.248 519.76	0.040881	0.001
Total	666.3		

Apêndice 4. Tabelas de Anova para os experimentos do Capítulo I com a espécie fora do espectro da invasora, *Hypsiboas leptolineatus*. Tabela de Anova para a taxa de canto de anúncio (A), tabela de Anova para a frequência dominante dos cantos de anúncio (B), tabela de Anova para a frequência central dos cantos de anúncio (C), tabela de Anova para a duração das notas dos cantos de anúncio (D), tabela de Anova para o intervalo entre as notas nos cantos de anúncio (E), tabela de Anova para a frequência dominante dos cantos agressivos (F), tabela de Anova para a frequência central dos cantos agressivos (G) e tabela de Anova para a duração das notas dos cantos agressivos (H).

TABELA A

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	8.9979		
Fator tempo: Entre grupos	0.26023	1.1151	0.033
Contrastes:			
1 -1 0	0.077969	0.012239	0.203
1 0 -1	0.25943	0.035872	0.074
0 1 -1	0.052951	0.0069262	0.216
Fator tratamento: Entre grupos	1.0444	4.4752	0.043
Contrastes:			
1 -1 0	0.91804	0.15207	1
1 0 -1	0.029333	0.0046347	1
0 1 -1	0.61917	0.084666	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.34817 0.23337	1.4919	0.061
Total	10.884		

TABELA B

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	5.6658e+006		
Fator tempo: Entre grupos	64622	0.0071911	0.161
Contrastes:			
1 -1 0	1318.3	0.00012774	0.791
1 0 -1	39896	0.0039478	0.141
0 1 -1	55719	0.00581	0.059
Fator tratamento: Entre grupos	1.6719e+005	0.018604	0.044
Contrastes:			
1 -1 0	47534	0.005406	1
1 0 -1	1.6693e+005	0.013402	1
0 1 -1	36311	0.0042408	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	1.8859e+005 8.9864e+006	0.020986	0.042
Total	1.5073e+007		

TABELA C

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	4.3999e+006		
Fator tempo: Entre grupos	2.1663e+005	0.031354	0.003
Contrastes:			
1 -1 0	36365	0.004445	0.12
1 0 -1	2.1441e+005	0.02822	0.001
0 1 -1	74172	0.0096276	0.03
Fator tratamento: Entre grupos	3.4848e+005	0.050437	0.005
Contrastes:			
1 -1 0	79246	0.0106	1
1 0 -1	3.4823e+005	0.038853	1
0 1 -1	95238	0.014046	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	83736 6.9092e+006	0.012119	0.199
Total	1.1958e+007		

TABELA D

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	0.0092701		
Fator tempo: Entre grupos	0.00051998	0.021532	0.01
Contrastes:			
1 -1 0	7.4198e-006	0.00032861	0.708
1 0 -1	0.00033287	0.013958	0.014
0 1 -1	0.00043968	0.017597	0.007
Fator tratamento: Entre grupos	0.0021313	0.088256	0.038
Contrastes:			
1 -1 0	0.0013335	0.050533	1
1 0 -1	0.0018249	0.075423	1
0 1 -1	3.8459e-005	0.0021845	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.00015642 0.024149	0.0064775	0.53
Total	0.036227		

TABELA E

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	30.296		
Fator tempo: Entre grupos	2.2667	0.012788	0.031
Contrastes:			
1 -1 0	1.5078	0.0088634	0.052
1 0 -1	1.8725	0.010397	0.034
0 1 -1	0.019728	0.00028324	0.717
Fator tratamento: Entre grupos	0.50934	0.0028736	0.062
Contrastes:			
1 -1 0	1.6496e-005	1.3598e-007	1
1 0 -1	0.3845	0.0030925	1
0 1 -1	0.37948	0.0021351	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	1.8822 177.24	0.010619	0.241
Total	212.2		

TABELA F

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	4.5829e+006		
Fator tempo: Entre grupos	1.4824e+006	0.065447	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	1.0733e+005	0.0054212	0.064
1 0 -1	1.3908e+006	0.072971	0.001
0 1 -1	7.2543e+005	0.033257	0.001
Fator tratamento: Entre grupos	2.1545e+006	0.095122	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	92662	0.0041946	1
1 0 -1	1.8717e+006	0.10208	1
0 1 -1	1.4263e+006	0.075472	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	9.4769e+005 2.265e+007	0.04184	0.001
Total	3.1818e+007		

TABELA G

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	4.577e+006		
Fator tempo: Entre grupos	1.428e+006	0.06497	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	72559	0.0037329	0.109
1 0 -1	1.3063e+006	0.06982	0.001
0 1 -1	7.6311e+005	0.035917	0.001
Fator tratamento: Entre grupos	2.1312e+006	0.096964	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	1.5478e+005	0.0072162	1
1 0 -1	1.9368e+006	0.10714	1
0 1 -1	1.2794e+006	0.069307	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	1.0097e+006 2.1979e+007	0.04594	0.001
Total	3.1125e+007		

TABELA H

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	0.0029801		
Fator tempo: Entre grupos	8.8996e-005	0.030077	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	2.3768e-006	0.00057156	0.504
1 0 -1	7.7985e-005	0.015	0.001
0 1 -1	5.3132e-005	0.0099497	0.002
Fator tratamento: Entre grupos	0.0011104	0.37528	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	0.00074051	0.15319	1
1 0 -1	0.00096075	0.23307	1
0 1 -1	4.5456e-005	0.012289	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.00029943 0.0029589	0.1012	0.001
Total	0.0074378		

Apêndice 5. Tabelas de Anova para os experimentos do Capítulo I com a espécie fora do espectro da invasora, *Dendropsophus minutus*. Tabela de Anova para frequência dominante (A), tabela de Anova para frequência central (B) e tabela de Anova para a duração das notas (C).

TABELA A

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	8.1229e+007		
Fator tempo: Entre grupos	1.2767e+006	0.0078779	0.031
Contrastes:			
1 -1 0	4.5428e+005	0.0028856	0.096
1 0 -1	2.033e+005	0.0010051	0.308
0 1 -1	1.259e+006	0.0081091	0.003
Fator tratamento: Entre grupos	1.2109e+007	0.074719	0.035
Contrastes:			
1 -1 0	1.2107e+007	0.052841	1
1 0 -1	2.8722e+006	0.1031	1
0 1 -1	3.1334e+006	0.013259	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	2.0813e+006 1.6206e+008	0.012843	0.043
Total	2.5876e+008		

TABELA B

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	7.5229e+007		
Fator tempo: Entre grupos	1.2404e+006	0.0084162	0.015
Contrastes:			
1 -1 0	3.7978e+005	0.0025075	0.125
1 0 -1	2.4769e+005	0.001355	0.236
0 1 -1	1.2351e+006	0.0090679	0.003
Fator tratamento: Entre grupos	1.0505e+007	0.07128	0.02
Contrastes:			
1 -1 0	1.0262e+007	0.047241	1
1 0 -1	1.3638e+006	0.075828	1
0 1 -1	4.0893e+006	0.01887	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	2.1192e+006 1.4738e+008	0.01438	0.021
Total	2.3647e+008		

TABELA C

Fonte de variacao	Soma de quadrados(Q)	F=Qb/Qw	P(FNULL>=F)
Fator Blocos: Entre grupos	0.27087		
Fator tempo: Entre grupos	0.0096978	0.027446	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	0.0020506	0.0050512	0.009
1 0 -1	0.00284	0.0061614	0.008
0 1 -1	0.0096796	0.022602	0.001
Fator tratamento: Entre grupos	0.017937	0.050762	0.001
Contrastes:			
1 -1 0	0.003418	0.0078085	1
1 0 -1	0.0056833	0.013391	1
0 1 -1	0.01785	0.042853	1
tempo x tratamento Dentro de grupos	0.0054265 0.35335	0.015357	0.005
Total	0.65728		



Apêndice 6. Localização das três áreas de estudo, do Capítulo II, na Mata Atlântica brasileira, no Sul do Brasil. Áreas em cinza escuro representam a extensão do Bioma Mata Atlântica no Brasil. Os círculos A1, A2 e A3 representam a distribuição das poças amostradas.

Apêndice 7. Coordenadas geográficas e características das 30 poças amostradas na Mata Atlântica do Sul do Brasil. As poças podem ser de dois tipos: naturais (N) ou antropogênicas (A).

Pares	Poças	Área	Longitude	Latitude	Rãs-touro	Tipo	Área (m <sup>2</sup> )	Profundidade (cm)
1	P1	A1	-53.48	-2.947.508.333	Sim	A	1456	94
	P99	A1	-5.342.335	-2.957.216.667	Não	N	850.715	54
2	P4	A1	-5.353.171.667	-294.745	Não	A	42.38	53
	PX3	A1	-5.358.613.333	-2.946.172.222	Sim	A	65.667	52
3	P5	A1	-5.354.653.333	-2.946.843.333	Não	N	57.146	69
	P92	A1	-5.352.195	-295.211	Sim	A	39.23	91
4	P6	A1	-5.334.438.333	-2.957.056.667	Sim	A	968.805	53
	P7	A1	-5.328.733.333	-2.946.385	Não	N	89.725	54
5	P14	A1	-5.353.046.667	-2.949.203.333	Sim	A	66.602	67
	P16	A1	-5.353.606.667	-2.951.348.333	Não	N	69.75	53
6	P29	A2	-5.296.925	-2.683.165	Sim	A	216.77	72
	P30	A2	-5.296.978.333	-2.683.063.333	Não	N	130.015	52
7	P31	A2	-5.295.255	-2.683.635	Sim	A	611.473	94
	P32	A2	-5.295.245	-268.394	Não	N	999.655	71
8	P47	A2	-5.275.226.667	-2.713.996.667	Sim	N	1.018.051	59
	P51	A2	-5.275.186.667	-27.163	Não	N	750.595	64.5
9	P61	A2	-5.289.981.667	-2.686.966.667	Sim	A	248.139	105
	P64	A2	-5.292.135	-2.688.663.333	Não	A	85.294	82
10	P68	A3	-4.910.661.667	-2.670.683.333	Não	N	166.112	95
	P70	A3	-4.909.238.333	-2.671.373.333	Sim	A	519.548	95
11	P74	A3	-4.911.901.667	-27.003	Sim	A	230.125	71
	P77	A3	-491.193	-2.700.916.667	Não	A	222.433	80
12	P79	A3	-4.911.926.667	-2.700.595	Não	A	198.507	89
	P84	A3	-4.911.248.333	-2.703.728.333	Sim	N	196.3	57.429
13	P82	A3	-4.911.165	-2.703.678.333	Sim	A	264.383	78
	P90	A3	-4.908.696.667	-2.705.733.333	Não	N	167.635	56
14	P87	A3	-4.908.634.722	-2.705.323.889	Sim	N	785.398	104
	P88	A3	-4.908.811.667	-2.705.676.667	Não	A	4.978.443	152
15	P94	A1	-533.386	-2.960.751.667	Sim	A	7.341.756	97
	P96	A1	-5.350.718.333	-2.960.966.667	Não	A	215.686	54