Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

Fatores ambientais e espaciais explicam diferentes dimensões da diversidade beta em escalas espaciais distintas

José Luiz Massao Moreira Sugai

Campo Grande
Outubro
2015

Fatores ambientais e espaciais explicam diferentes dimensões da diversidade beta em escalas espaciais distintas

José Luiz Massao Moreira Sugai

Tese apresentada como requisito para a obtenção do título de **Doutor em Ecologia**, pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Franco Leandro de Souza

Banca avaliadora

Dr._____

Dr._____

Dr._____

Dr._____

Dr._____

Dedico esse trabalho aos meus pais, Tadachi e Marisa.
Muito obrigado por toda dedicação, carinho,
esforço e sacrifícios feitos pelo bem estar dos filhos.

Agradecimentos

Primeiramente agradeço ao meu orientador, Franco Leandro de Souza, por toda paciência e sabedoria ao me auxiliar em tudo que precisei, em qualquer etapa da tese, além dos ótimos momentos de descontração. Muito obrigado pela parceria!

Agradeço aos meus pais Tadachi e Marisa, e as minhas irmãs e irmão Joyce, Melina, Larissa, Mariana, Tadachi e Carolina. Muito obrigado por todos os ótimos momentos de reunião de família e por todo o apoio nos momentos difíceis. Sem a ajuda de vocês esse trabalho não seria possível!

Agradeço a CAPES pela bolsa de doutorado.

Agradeço à Luiza Coelho e toda equipe da Estância Mimosa Ecoturismo pelo auxílio indispensável durante as coletas de campo, e também por ajudar na conservação da Serra da Bodoquena.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação por todo o apoio durante esses anos. Agradeço a todos os professores e amigos da Eco, pelas disciplinas e trocas de ideia construtivas, e à Rose, pelo auxílio indispensável aos alunos e organização do programa.

Agradeço também aos parceiros de longa data Breno, Dindon, Gabriel, Guilli, Frito, Alan, Amanda, Rob e Pri, pelos momentos tranquilos e engraçados necessários para arejar as ideias durante a tese, pelas trocas de ideias e pela parceria durante esses anos todos.

Índice

Resumo geral 1
General abstract.....2
Introdução geral 3

Capítulo 1: Importância de fatores determinísticos e estocásticos difere entre metacomunidades de anuros arborícolas e terrestres

Resumo 5
Abstract 6
Introdução 7
Métodos 10
Resultados 18
Discussão 34

Capítulo 2: Padrões de diversidade beta taxonômica e filogenética de anuros no Brasil

Resumo 37
Abstract 38
Introdução 39
Métodos 42
Reunião de inventários de anuros no Brasil e padrão da diversidade beta.....42
Variáveis climáticas atuais e passadas.....46
Variáveis espaciais, seleção de variáveis e partição de variância.....47
Resultados 50
Discussão 69

Conclusão geral 74
Literatura citada 76

Resumo geral

A diversidade beta (β) refere-se à variação na composição de espécies e representa a ligação direta entre a diversidade alfa e gama. Tradicionalmente aborda-se a importância de fatores relacionados ao nicho, e estocásticos ganharam mais atenção após a publicação da teoria neutra e da difusão do conceito de metacomunidades. No primeiro capítulo dessa tese analisamos os padrões de diversidade beta taxonômica de anuros arborícolas e terrestres em escala espacial local, identificando a importância de processos determinísticos relacionados ao nicho das espécies e estocásticos relacionados à neutralidade das espécies nos padrões das metacomunidades. No segundo, analisamos os padrões de diversidade beta taxonômica e filogenética de anuros em geral, apenas da família Hylidae e apenas Leptodactylidae em escala continental, incluindo também fatores históricos como variável explicativa. Nossos resultados mostram a importância de utilizar os diferentes componentes dos índices de diversidade beta e de decompor a matriz resposta original em grupos de espécies com características funcionais semelhantes. Recomendamos que futuros estudos sobre padrões de diversidade beta utilizem fatores espaciais representados também por matrizes de distâncias menos custosas para a dispersão das espécies entre as unidades amostrais geradas a partir de dos dados de resistência imposta pela da paisagem na dispersão.

General abstract

Beta diversity (β) refers to the variation in species composition, and is a direct link between alpha and gama diversity. Traditionally, studies address the importance of factors related to the niche and stochastic factors have gained more attention after the publication of the neutral theory and dissemination of the metacommunities concept. In the first chapter, we analyzed the patterns of arboreal and terrestrial frog's taxonomic beta diversity in small spatial scale, and identified the importance of deterministic processes (related to species niche) and stochastic (related to neutrality) in metacommunities patterns. In the second chapter, we analyze the patterns of taxonomic and phylogenetic beta diversity of frogs in general, only the Hylidae and only Leptodactylidae in continental scale, including also historical factors as an explanatory variable. Our results show the importance of using different beta diversity components diversity and to decompose the original response matrix into groups of species with similar functional characteristics. We recommend that future studies on patterns of beta diversity considering spatial factors as explanatory variables also represent it by matrices of least cost distances between the sampling units generated from altitude layers.

Introdução geral

O termo “diversidade beta” (β) foi utilizado inicialmente por Whittaker (1960, 1972) para se referir à variação na composição de espécies entre diferentes sítios amostrais e representa a ligação direta entre diversidade alfa (α, diversidade local; e.g. riqueza de espécies em uma unidade amostral) e gama (γ,“pool” de espécies regional; Anderson et al. 2011). Diversas medidas de diversidade β foram propostas desde a introdução do termo. Debates sobre como representá-la corretamente e qual os melhores métodos estatísticos para se explicar os padrões de variação tornaram-se comuns nas últimas décadas (Legendre et al. 2005, 2008, Tuomisto & Ruokolainen 2006, 2008, Laliberté 2008, Pélissier et al. 2008). Apesar do aumento no número de publicações sobre o tema, a partir dos anos 2000, não há consenso de qual a melhor medida para se representar a variação de diversidade β, pois depende de particularidades de cada estudo, sendo comum a utilização de medidas mais tradicionais (partição da diversidade γ em α e β) ou índices de distâncias ecológicas baseados em presença-ausência ou abundância das espécies (Legendre et al. 2008, Anderson et al. 2011). O mesmo se aplica para os métodos estatísticos, os quais devem ser utilizados nas situações adequadas, sendo comum correlação de matrizes com índices de distâncias (Mantel) e partição de variância da matriz original de espécies ou de eixos de ordenação da matriz de distância entre as variáveis explicativas (Legendre et al. 2005, 2008, Tuomisto & Ruokolainen 2006, 2008, Laliberté 2008, Pélissier et al. 2008, Anderson et al. 2011).

Tradicionalmente, aborda-se a importância de fatores locais relacionados ao nicho para variação da diversidade β, como seleção por filtros ambientais ou interação entre as espécies (Hutchinson 1957, Soberon 2007). Fatores estocásticos, como limitações na dispersão, ganharam mais atenção após a publicação da teoria neutra e a difusão do conceito de metacomunidades (Hubbell 2001, Leibold et al. 2004), apesar da

sua importância ser discutida há algumas décadas (Legendre & Fortin 1989, Borcard et al. 1992, Legendre 1993, Borcard & Legendre 1994). Diversos estudos mostram que fatores locais e regionais explicam simultaneamente padrões na natureza e devem ser considerados ao analisar padrões de diversidade β, sendo que a importância de cada um varia conforme características de cada estudo, como grupo taxonômico abordado ou escala espacial e/ou temporal (Leibold et al. 2004, Vellend 2010).

Grande parte dos estudos sobre padrões de diversidade β abordam apenas a variação na composição de espécies, desconsiderando a distância filogenética entre elas e entre as unidades amostrais (Graham & Fine 2008). Apesar de haver correlação entre variações de diversidade beta taxonômica e filogenética (Leprieur et al. 2012), ambas podem apresentar padrões diferentes dependendo das características do grupo taxonômico abordado e da escala espacial do estudo (Graham & Fine 2008, Weinstein et al. 2014). O aumento da quantidade de filogenias disponíveis possibilita incluir a relação filogenética das espécies em estudos biogeográficos e de metacomunidades, permitindo avaliar a importância de processos determinísticos, estocásticos e históricos não só nos padrões ecológicos, mas também nos evolutivos (Graham & Fine 2008, Leprieur et al. 2012, Peres-Neto et al. 2012, Weinstein et al. 2014).

Dividimos essa Tese em dois capítulos. No primeiro, analisamos os padrões de diversidade beta taxonômica de anuros arborícolas e terrestres em escala espacial local, identificando a importância de processos determinísticos (relacionados ao nicho das espécies) e estocásticos (relacionados à equivalência ecológica das espécies) nos padrões das metacomunidades. No segundo, analisamos os padrões de diversidade beta taxonômica e filogenética de anuros em geral, apenas da família Hylidae e apenas Leptodactylidae em escala continental, incluindo também fatores históricos como variável explicativa.

Capítulo 1: Importância de fatores determinísticos e estocásticos difere entre metacomunidades de anuros arborícolas e terrestres

Resumo

Processos determinísticos e estocásticos explicam padrões de metacomunidades na natureza e a importância de cada um depende de características de cada estudo. Nesse estudo avaliamos se a diversidade beta de anuros em escala espacial local é gerada por substituição ou aninhamento de espécies, e testamos se fatores ambientais locais, da paisagem e espaciais explicam variação na composição de espécies. Consideramos a matriz resposta com todas as espécies de anuros encontradas, apenas as arborícolas e apenas as terrícolas, a fim de saber se há diferença na importância de diferentes processos ecológicos em metacomunidades com características distintas. Coletamos através de busca ativa visual e auditiva pelos anuros em 23 unidades amostrais. Caracterizamos o ambiente de cada ponto em escala local e de paisagem e identificamos os gradientes ambientais presentes através de uma Análise de Componentes Principais. Representamos as relações espaciais entre as unidades amostrais pelo método de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhança e reduzimos o número de variáveis explicativas através do método de "Forward Selection". Extraímos a porcentagem de variação explicada apenas pelo ambiente local, pela paisagem, pelas estruturas espaciais e por suas interações usando Partição de Variância. A substituição de espécies é responsável pela variação na diversidade beta e a importância de processos determinísticos e estocásticos difere entre anuros arborícolas e terrestres. Os gradientes de vegetação são importantes para a variação da diversidade beta, além de mostrarem que dentro de um mesmo grupo taxonômico há subgrupos que respondem de forma distinta a fatores ambientais e espaciais.

Abstract

Deterministic and stochastic processes explain metacommunities patterns in nature, and their importance depends on the characteristics of each study. In this study we evaluated if the variation of anuran beta diversity in small spatial scale is generated by turnover or nestedness, and tested whether local environmental, landscape or spatial factors explain variation in anuran species composition. We considered the response matrix with all species of frogs found, arboreal only and terrestrial only, in order to know if the importance of different ecological processes differ between metacommunities with distinct characteristics. We conducted the study in the municipality of Bonito, Mato Grosso do Sul, Brazil, through active search visual in 23 sampling units. We characterized the environment of each point in the local and landscape scale, and identify the gradients present through principal component analysis. We use the method of Principal Coordinates of Neighbor Matrices to represent the spatial relationships between the sampling units. We reduced the number of explanatory variables and kept only those that contribute to the explanation of the response matrix through Forward Selection. We use the variance partition method to extract the percentage of variation explained by the local environment, landscape, spatial structures, and their interactions. The results show that turnover is the main responsible for the variation in species composition, and the importance of deterministic and stochastic processes differ between arboreal and terrestrial anurans. The results reinforce the importance of vegetation gradients on beta diversity variation, besides showing that within the same taxonomic group there are subgroups that respond to environmental and spatial factors differently.

Introdução

Padrões de diversidade beta (Whittaker 1960, Anderson et al. 2011) em escalas locais e regionais são explicados simplificadamente por dois tipos de processos: I) determinísticos (filtros ambientais, interação entre espécies e dinâmicas de recurso-consumidor), gerados pelas diferenciadas de nicho entre as espécies (Hutchinson 1957, Soberon 2007); e II) estocásticos (dispersão aleatória e deriva ecológica), gerados pela equivalência ecológica das espécies (Hubbell 2001, 2005). Ambos explicam simultaneamente padrões na natureza e a importância de cada um varia conforme características de cada estudo, como escala espacial ou temporal, além do grupo taxonômico abordado (Leibold et al. 2004, Vellend 2010, Chase & Myers 2011, Diniz-Filho et al. 2012). Identificar quais processos geram os padrões de biodiversidade é fundamental para desenvolver e testar teorias ecológicas (Hubbell 2001, Leibold et al.2004), além de mostrar como parâmetros da comunidade variam com mudanças ambientais locais e na paisagem, o que possibilitará estratégias de conservação e manejo (Bongers & Ferris 1999, Mouquet et al. 2013, Ochoa-Quintero et al. 2015).

A importância de considerar o arranjo espacial das unidades amostrais ao explicar padrões de beta diversidade é discutida há algumas décadas (Legendre & Fortin 1989, Borcard et al. 1992, Legendre 1993, Borcard & Legendre 1994), porém ganhou mais atenção após a publicação da teoria neutra e a difusão do conceito de metacomunidades (Hubbell 2001, Leibold et al. 2004). Devido à dificuldade de medir a dispersão de múltiplas espécies em metacomunidades, utilizam-se medidas indiretas representadas pela estrutura espacial ou conectividade das unidades amostrais (Jacobson & Peres-Neto 2010), as quais podem explicar padrões de diversidade beta em duas situações: 1) caso as espécies apresentem algum grau de equivalência ecológica (Hubbell 2001), as limitações na dispersão aleatória resultam em autocorrelação

espacial na composição de espécies; e 2) caso filtros ambientais atuem sobre as espécies devido à diferença em características intrínsecas (Hutchinson 1957, Soberon 2007) e estejam estruturados espacialmente, a variação na composição de espécies também estará estruturada espacialmente. No segundo caso, partição de variância entre componentes ambientais e espaciais nos permite avaliar a importância desses fatores separadamente e em conjunto (Borcard et al. 1992, Legendre et al. 2009).

Tradicionalmente, utilizam-se medidas ambientais locais ao explicar variações na composição de espécies de anuros (Bastazini et al. 2007, Keller et al. 2009, Xavier & Napoli 2011, Landeiro et al. 2014). Características de paisagem, como conectividade ou heterogeneidade ambiental, também devem ser usadas como variáveis explicativas, pois também são importantes na manutenção de populações e comunidades em escalas regional e local e influenciam diretamente na sobrevivência e dispersão das espécies (Gibbs 1998, Atauri & Lucio 2001, Buskirk 2005). .

Diferentes índices de similaridade ou dissimilaridade são usados para representar variação na composição de espécies e testar a importância de fatores determinísticos e estocásticos (Baselga 2010, Anderson et al. 2011, Borcard et al. 2011). Variações de diversidade beta resultam de dois fenômenos distintos: substituição de espécies (“turnover”) e aninhamento (“nestedness”) gerado por diferenças na riqueza de espécies e por locais menos diversos serem subgrupos de locais mais diversos (Baselga 2010, 2012). Identificar quais desses dois fenômenos geram as diferenças na diversidade beta e explicar suas variações é essencial para analisar e interpretar quais processos são importantes para os padrões de biodiversidade (Baselga 2010, 2012).

Diversos estudos mostram que fatores ambientais explicam grande parte das variações de comunidades de anuros, porém poucos abordam os efeitos espaciais ou características de paisagem (Buskirk 2005, Bastazini et al. 2007, Keller et al. 2009,

Xavier & Napoli 2011, Diniz-Filho et al. 2012, Rojas-Ahumada et al. 2012, Landeiro et al. 2014, Souza et al. 2014, Dias-Terceiro et al. 2015). As espécies da matriz resposta geralmente possuem diferentes características morfológicas, fisiológicas e ecológicas e, consequentemente, respondem de forma diferente às variáveis explicativas (Siqueira et al. 2012, Algarte et al. 2014). Para entender as diferenças na importância de fatores determinísticos ou estocásticos e quais características da comunidade levam a essas diferenças, é essencial desconstruir a matriz resposta original em grupos de espécies mais similares em determinada característica (e.g. capacidade de dispersão, modos reprodutivos, raridade, proximidade filogenética, etc.; Lindo & Winchester 2009, Siqueira et al. 2012, Algarte et al. 2014, Landeiro et al. 2014).

Nesse estudo avaliamos se a variação da diversidade beta de anuros em escala espacial pequena é gerada por substituição ou aninhamento de espécies e testamos se fatores ambientais (locais e de paisagem) e espaciais explicam variação na composição de espécies de anuros. Consideramos a matriz resposta com todas as espécies de anuros encontradas, apenas as arborícolas e apenas as terrestres, a fim de saber se há diferença na importância de diferentes processos ecológicos em metacomunidades com características distintas. Espera-se que gradientes ambientais tenham grande importância na diversidade beta nos três casos, já que anfíbios possuem requerimentos ambientais muito diversificados relacionados aos modos reprodutivos e alta sensibilidade a dessecação (Haddad & Prado 2005). Ao comparar arborícolas e terrestres, espera-se que o primeiro tenha menor capacidade de dispersão, pois no geral possuem maior dependência de vegetação e de ambientes mais úmidos para sua locomoção e reprodução ao compararmos com os terrestres. Portanto, também se espera que a estrutura espacial das unidades amostrais não relacionada com variáveis ambientais explique variação do grupo com maior capacidade de dispersão (anuros terrestres)..

Material e métodos

Realizamos o estudo no município de Bonito, Mato Grosso do Sul (Figura 1). A área está localizada na zona de amortecimento do Parque Nacional da Serra da Bodoquena e abrange a propriedade particular Estância Mimosa (-20.984473°; -56.514104°; WGS 84), a qual é destinada principalmente ao ecoturismo. O clima é do tipo Aw de acordo com a classificação de Köppen, com inverno seco no segundo semestre do ano e precipitação marcadamente estival (Peel et al. 2007). A temperatura média anual oscila entre 20 e 22°C e a precipitação média anual entre 1300 e 1700 mm, com chuvas mais fortes entre os meses de outubro e abril e seca entre maio e setembro (Uetanabaro et al. 2007).

Sorteamos 23 unidades amostrais (UA) adjacentes a corpos d'água lóticos e lênticos dentro da área de estudo de aproximadamente 15 km² (3X5 km), distribuídos em gradiente de áreas abertas à florestadas (Figura 1C e 2). Coletamos mensalmente durante doze meses divididos em duas estações chuvosas (seis meses cada): Dezembro/2012 – Maio/2013 e Outubro/2013 – Março/2014. Em cada estação chuvosa todas as UA foram percorridas uma vez, e os dados das duas estações para cada UA foram juntados a fim de garantir boa amostragem dos anuros em cada local. Delimitamos a UA através de uma parcela retangular de 10X40m (lado maior seguindo a margem do corpo d'água), onde foi registrada a presença dos anuros e variáveis ambientais. Amostramos através de busca ativa (Crump & Scott 1994) durante o dia e noite por duas pessoas durante duas horas em cada turno. Material testemunho e anuros com identificação duvidosa foram fotografados em vida, mortos com anestésico, fixados com formol 10% e conservados em álcool 70ºGL. Depositamos os espécimes (Licença SISBIO 10379) na Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS). A nomenclatura seguiu Frost (2015).

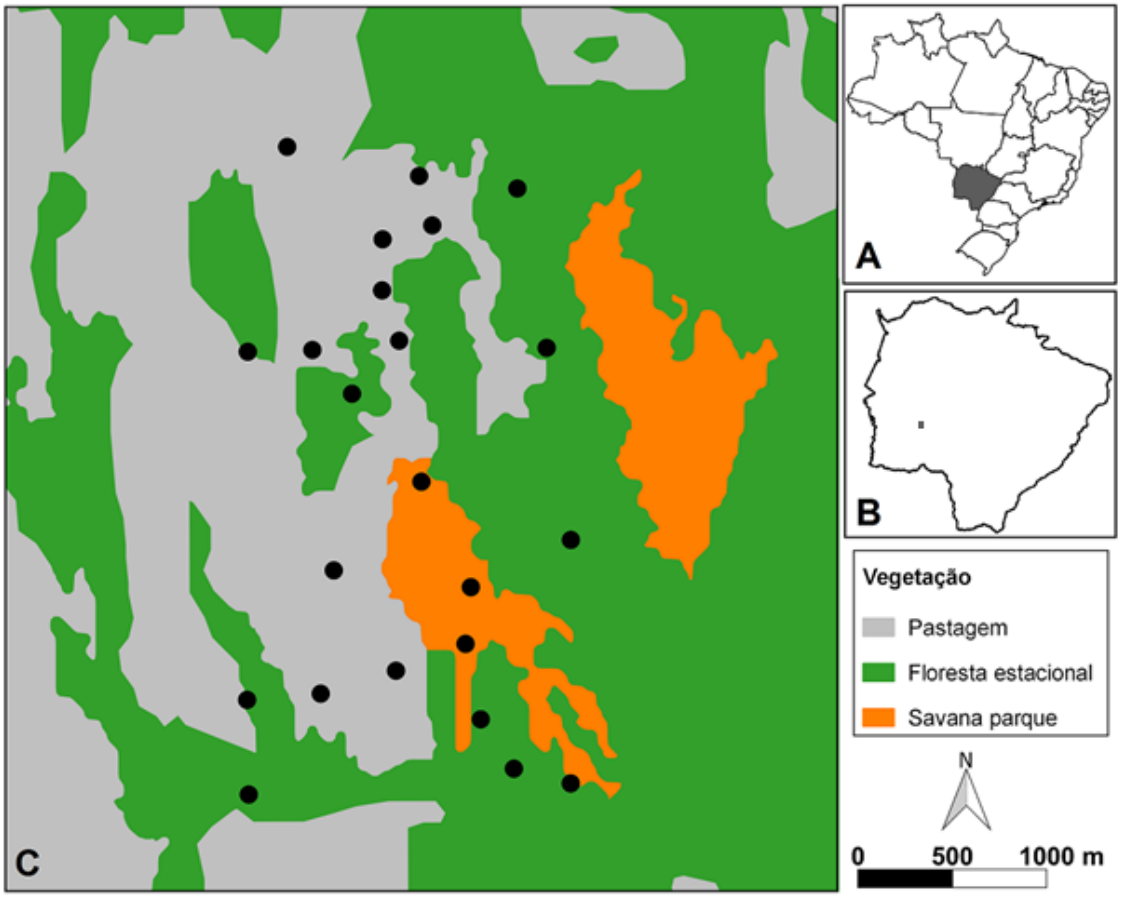

Figura 1. Área de estudo: A) localização do estado de Mato Grosso do Sul no Brasil, destacado em cinza escuro; B) localização da área amostrada no estado do Mato Grosso do Sul, destacada em cinza escuro; C) fitofisionomias presentes na área amostrada e distribuição das 23 unidades amostrais (pontos pretos).

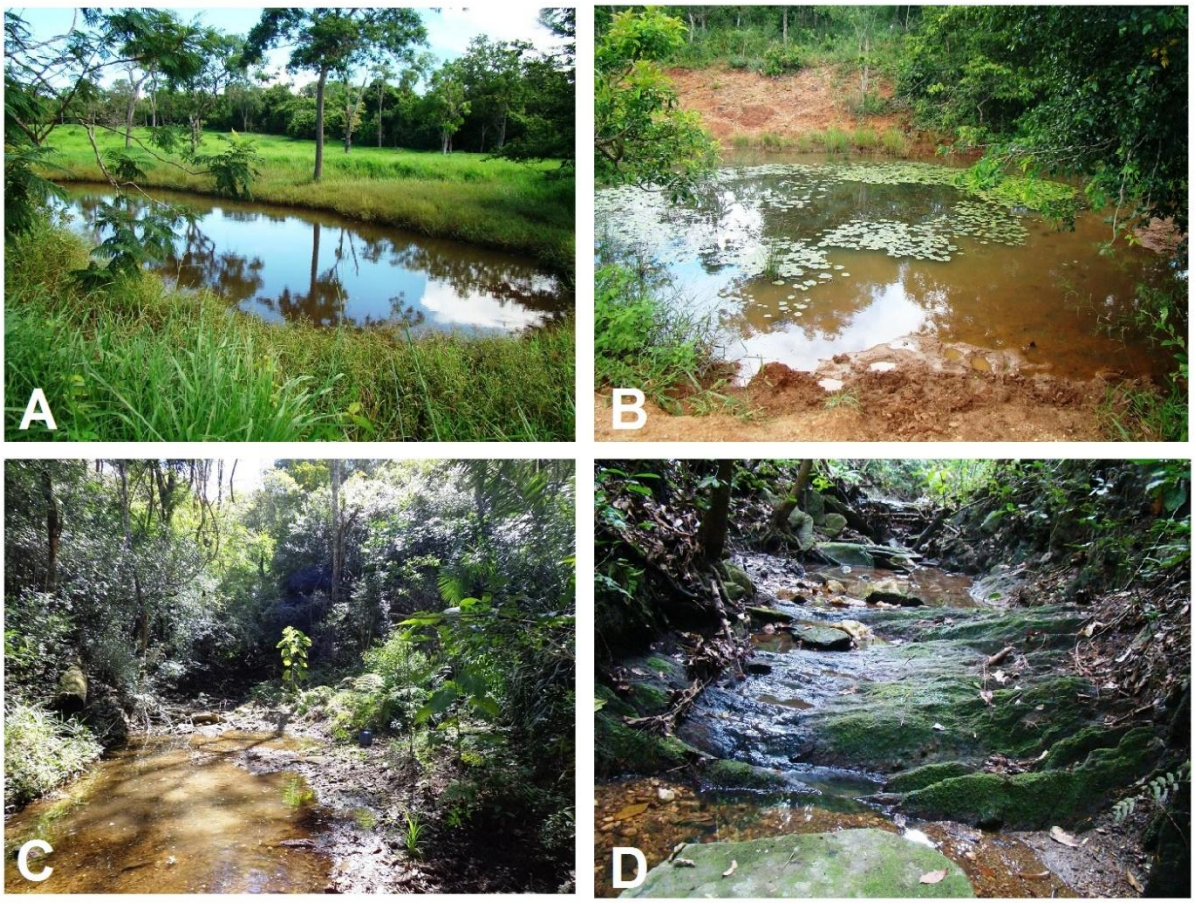

Figura 2.Tipos de ambientes amostrados na Estância Mimosa Ecoturismo, município de Bonito, Mato Grosso do Sul, Brasil. A e B representam corpos d'água lênticos em áreas abertas, com grande quantidade de vegetação herbácea nas margens (A) ou grande quantidade de solo exposto (B). C e D representam corpos d'água em áreas fechadas, com água parada em poças (C) ou levemente corrente e com grande quantidade de afloramentos rochosos (D).

Baselga (2010) propôs decompor o índice de Sorensen (βsor) em dois componentes diferentes: “turnover” (βsim), que representa a substituição de espécies, e “nestedness” (βsne), que representa a perda e/ou ganho de espécies. A partir dos dados das buscas ativas, montamos três matrizes de presença-ausência: a primeira possui todas as espécies de anuros, a segunda apenas as arborícolas e a terceira apenas as terrestres. Para cada um desses três conjuntos de dados extraímos um valor único de βsor, βsim e βsne a fim de avaliar o quanto do índice original resulta do “turnover” ou “nestedness” (Baselga 2010, 2012). Em seguida, criamos uma matriz de similaridade dos componentes βsim e βsne medidos par a par entre as unidades amostrais para cada caso (todos os anuros, apenas terrestres e apenas arborícolas), resultando em três matrizes βsim e três βsne.

Ordenamos as unidades amostrais conforme as matrizes de similaridade por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS; Borcard et al. 2011). Representamos a variação de βsim ou βsne pelos scores da ordenação, os quais foram utilizados como variável resposta (Anderson et al. 2011). Avaliamos a efetividade da ordenação pelo Diagrama de Shepard, o qual mostra o quanto das distâncias da matriz original (nesse caso as matrizes de βsim e βsne) explica as distâncias euclidianas das unidades amostrais no espaço n-dimensional da ordenação (Borcard et al. 2011).

Utilizamos o método "line intercept" para medir a maioria das variáveis ambientais (Babbit et al. 2010), no qual é medida a projeção vertical de componentes ambientais em uma linha paralela ao chão a fim de representar sua quantidade (em metros). Para isso, esticamos dentro da parcela de 10X40 m cinco linhas perpendiculares ao eixo de 40 m, distantes 10 m entre si e a aproximadamente 1 m do solo. Em cada linha medimos o comprimento (em metros) de seis componentes ambientais: 1) cobertura de dossel; 2) terra/areia exposta; 3) cascalho exposto; 4) rocha

exposta; 5) solo coberto por herbáceas; 6) solo coberto por serapilheira. Medimos também a profundidade da serapilheira (cm) em cinco pontos dentro da parcela com auxílio de uma régua. Para descrever a densidade da vegetação no sub-bosque ou de herbáceas (no caso de áreas não florestadas), utilizamos um bastão de dois metros dividido em três partes, e quantificamos o número de toques por galhos ou folhas até 67 cm de altura, de 68-134 cm e de 135-200 cm. No total, utilizamos 10 variáveis ambientais locais que descrevem a quantidade de dossel, cobertura de solo e densidade da vegetação. Somamos a quantidade (metros, centímetros ou número de toques) de cada variável ambiental em cada linha para obter um valor único da unidade amostral.

Para descrever a paisagem ao redor do corpo d'água, utilizamos um buffer com raio de 150 m ao redor do ponto central da unidade amostral, do qual extraímos a área das diferentes classes de vegetação. Utilizamos como base o shapefile do monitoramento da cobertura vegetal e uso de solo na porção brasileira da Bacia do Alto Paraguai feita no período de 2008-2012 (WWF 2012). Segundo o monitoramento, três classes de vegetação ocorrem na área amostrada (Figura 1C): pastagem, floresta estacional e savana parque. Além dessas variáveis, criamos um arquivo raster onde cada pixel possui o valor da distância de floresta estacional. A partir desse raster extraímos essa informação para cada UA. No total, utilizamos quatro variáveis de paisagem: 1) distância entre cada UA e floresta estacional; 2) quantidade de pastagem ao redor do corpo d'água; 3) quantidade de floresta estacional ao redor do corpo d'água; 4) quantidade de savana parque ao redor do corpo d'água. Extraímos todas as variáveis de paisagem através do software ArcGIS 10.1 (ESRI, http://www.esri.com/software/arcgis/index.html).

Utilizamos a Análise de Componentes Principais (ACP) de correlação para extrair variáveis sintéticas (ou componentes principais - PC) das combinações lineares

entre as variáveis ambientais originais. O número de PC obtidos é igual ao número de variáveis e cada eixo explica uma porcentagem complementar da variância total nos dados originais (Borcard et al. 2011). Utilizamos os eixos principais que representam gradientes ambientais interpretáveis através de altas correlações com as variáveis ambientais originais ("loadings"). Fizemos uma ACP para as variáveis ambientais locais (listar aqui o nome de cada uma das variáveis locais) e outra para as variáveis de paisagem (listar aqui o nome de cada uma das variáveis de paisagem) a fim de identificar os gradientes ambientais nessas duas escalas espaciais.

Utilizamos o método de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhança (PCNM; Borcard & Legendre 2002) para representar as relações espaciais entre as unidades amostrais. Essa análise utiliza como entrada uma matriz de distâncias geográficas e resulta em vários eixos ortogonais que podem ser utilizados como variáveis explicativas ao analisar a variação na composição de espécies estruturada espacialmente em regressões ou RDA (Borcard & Legendre 2002, Jacobson & Peres-Neto 2010, Dray et al. 2012). Ao serem usados como variável explicativa podem representar variáveis ambientais estruturadas espacialmente ou, caso não estejam correlacionados com nenhum fator ambiental, limitações na dispersão (Jacobson & Peres-Neto 2010).

Para reduzir o número de variáveis explicativas e manter apenas as que contribuam para a explicação da matriz resposta, utilizamos o método "Forward Selection" baseado em dois critérios: a seleção para caso o nível de significância (a = 0,05) for atingido ou o r^2 geral for excedido (Blanchet et al. 2008). Isso evita superestimar a explicação da variação da comunidade em análises como regressão ou RDA. A seleção das variáveis ambientais e espaciais foi feitas separadamente.

Para observar o padrão de “turnover” ou “nestedness” ao decorrer dos gradientes ambientais, produzimos gráficos onde as espécies estão ordenadas em relação ao gradiente ambiental. Construímos os gráficos ordenando as espécies nas três matrizes de presença-ausência (todos os anuros, apenas terrestres e apenas arborícolas) de acordo com a média ponderada calculada a partir dos valores do gradiente ambiental.

Utilizamos o método de partição de variância proposto por Borcard et al. (1992) com o R^2 ajustado conforme Peres-Neto et al. (2006) para extrair a porcentagem de variação explicada apenas pelo ambiente local, paisagem, pelas estruturas espaciais ou compartilhada por mais de uma (Figura 3). Portanto, a variável resposta são os scores da ordenação por NMDS das matrizes de distâncias, e as explicativas são os gradientes ambientais locais e de paisagem gerados pela PCA, além das estruturas espaciais geradas pela PCNM. Caso a variável resposta seja unidimensional, a partição é feita por regressão parcial, e caso seja multidimensional, a análise é feita por RDA. Os resultados são apresentados em um Diagrama de Venn (Figura 3; Borcard et al. 2011, Legendre et al. 2012), no qual cada círculo representa um conjunto de variáveis preditoras: as frações [a], [b] e [c] representam respectivamente a variação explicada apenas pelo ambiente local, paisagem ou estruturada espacialmente. A intersecção entre os círculos representa variação explicada pelos gradientes ambientais locais e de paisagem juntos (frações [d]), da paisagem estruturada espacialmente (fração [e]) ou do ambiente local estruturado espacialmente (fração [f]). A fração [g] representa a variação explicada por todos os gradientes ambientais juntos e estruturados espacialmente.

Todas as análises foram feitas no programa R versão 3.1.3 (R Core Team 2015), com auxílio do pacote “betapart” (Baselga et al. 2013) para extrair os índices de diversidade beta, "vegan" (Oksanen et al. 2015) para a PCA, NMDS, PCNM e partição de variância e “packfor” (Dray et al. 2013) para a “Forward Selection”.

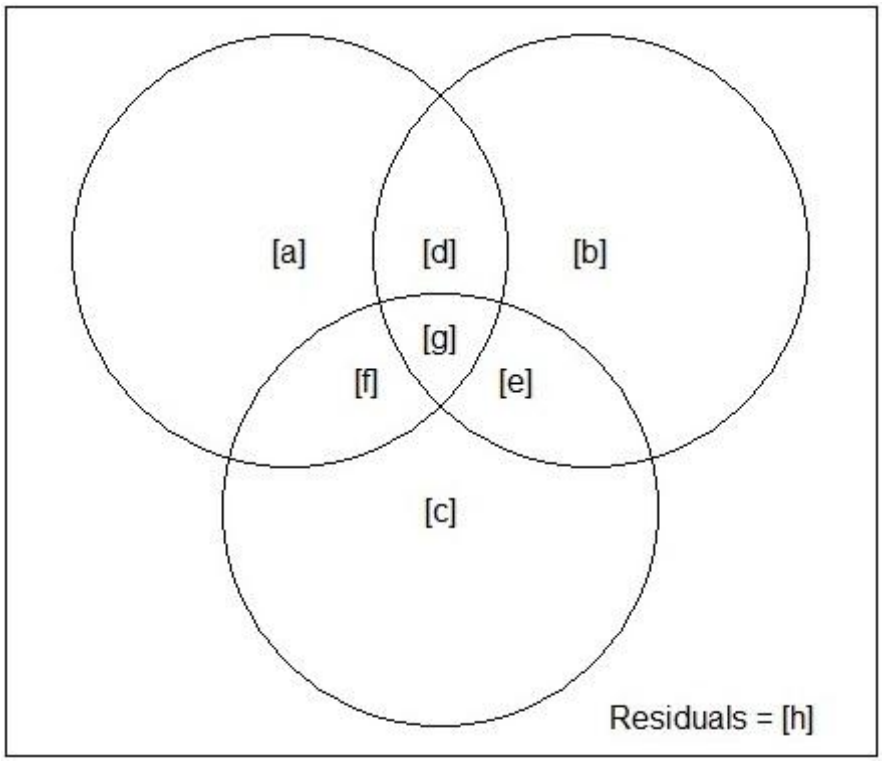

Figura 3. Diagrama de Venn utilizado para representar os resultados da partição de variância entre três variáveis explicativas. Cada círculo representa uma variável: as frações [a], [b] e [c] representam respectivamente a variação explicada apenas pelo ambiente local, paisagem ou estruturada espacialmente. A intersecção entre os círculos representa variação explicada pelos gradientes ambientais locais e de paisagem juntos (frações [d]), da paisagem estruturada espacialmente (fração [e]) ou do ambiente local estruturado espacialmente (fração [f]). A fração [g] representa a variação explicada por todos os gradientes ambientais juntos e estruturados espacialmente.

Resultados

Encontramos 27 espécies de anuros distribuídas em cinco famílias (Tabela 1, Figura 4). Leptodactylidae foi a mais representativa, com 12 espécies, seguida por Hylidae (10 espécies), Bufonidae (duas espécies), Microhylidae (duas espécies) e Dendrobatidae (uma espécie).

Ao observarmos os valores do índice de diversidade beta e seus componentes (βsor, βsim e βsne) calculados com todos os pontos, grande parte da variação na composição de espécies nos três casos (todos os anuros, apenas arborícolas ou terrestres) foi gerada por "turnover". Nos três casos, βsor=0,86. Quando consideramos todos os anuros, βsim=0,78 e βsne=0,08. Para arborícolas, βsim=0,71 e βsne=0,15. Para terrestres, βsim=0,80 e βsne=0,06.

A ordenação da matriz βsim e βsne foi representada em duas dimensões, pois quando ordenamos em uma dimensão os scores representam no máximo 70% da matriz de distâncias originais. A ordenação por NMDS em duas dimensões representou mais de 90% da variação na composição de espécies ao considerar a comunidade com todas as espécies de anuros (Diagrama de Shepard βsim r^2=0,92 e βsne r^2=0,96), apenas as espécies arborícolas (Diagrama de Shepard βsim r^2=0,96 e βsne r^2=0,90) e apenas as terrestres (Diagrama de Shepard βsim r^2=0,90 e βsne r^2=0,95).

Tabela 1. Lista de espécies de anuros encontrados na Estância Mimosa Ecoturismo, município de Bonito, MS, durante o período de Dezembro/2012 – Maio/2013 e Outubro/2013 – Março/2014, e seus respectivos hábitos.

Família/espécie	Hábito
BUFONIDAE	
Rhinella schneideri	Terrestre
Rhinella scitula	Terrestre
DENDROBATIDAE	
Ameerega picta	Terrestre
HYLIDAE	
Hypsiboas raniceps	Arborícola
Hypsiboas punctatus	Arborícola
Dendropsophus nanus	Arborícola
Dendropsophus minutus	Arborícola
Phyllomedusa azurea	Arborícola
Phyllomedusa sauvagii	Arborícola
Scinax fuscovarius	Arborícola
Scinax nasicus	Arborícola
Pseudis paradoxa	Semi-aquático
Trachycephalus typhonius	Arborícola
LEPTODACTYLIDAE	
Adenomera cf. *dyptix*	Terrestre
Adenomera sp.	Terrestre
Leptodactylus fuscus	Terrestre
Leptodactylus mystacinus	Terrestre
Leptodactylus elenae	Terrestre
Leptodactylus chaquensis	Terrestre
Leptodactylus podicipinus	Terrestre
Leptodactylus syphax	Terrestre
Leptodactylus labyrinthicus	Terrestre
Physalaemus nattereri	Terrestre
Physalaemus cuvieri	Terrestre
Physalaemus albonotatus	Terrestre
MICROHYLIDAE	
Elachistocleis matogrosso	Terrestre
Chiasmocleis albopunctata	Terrestre

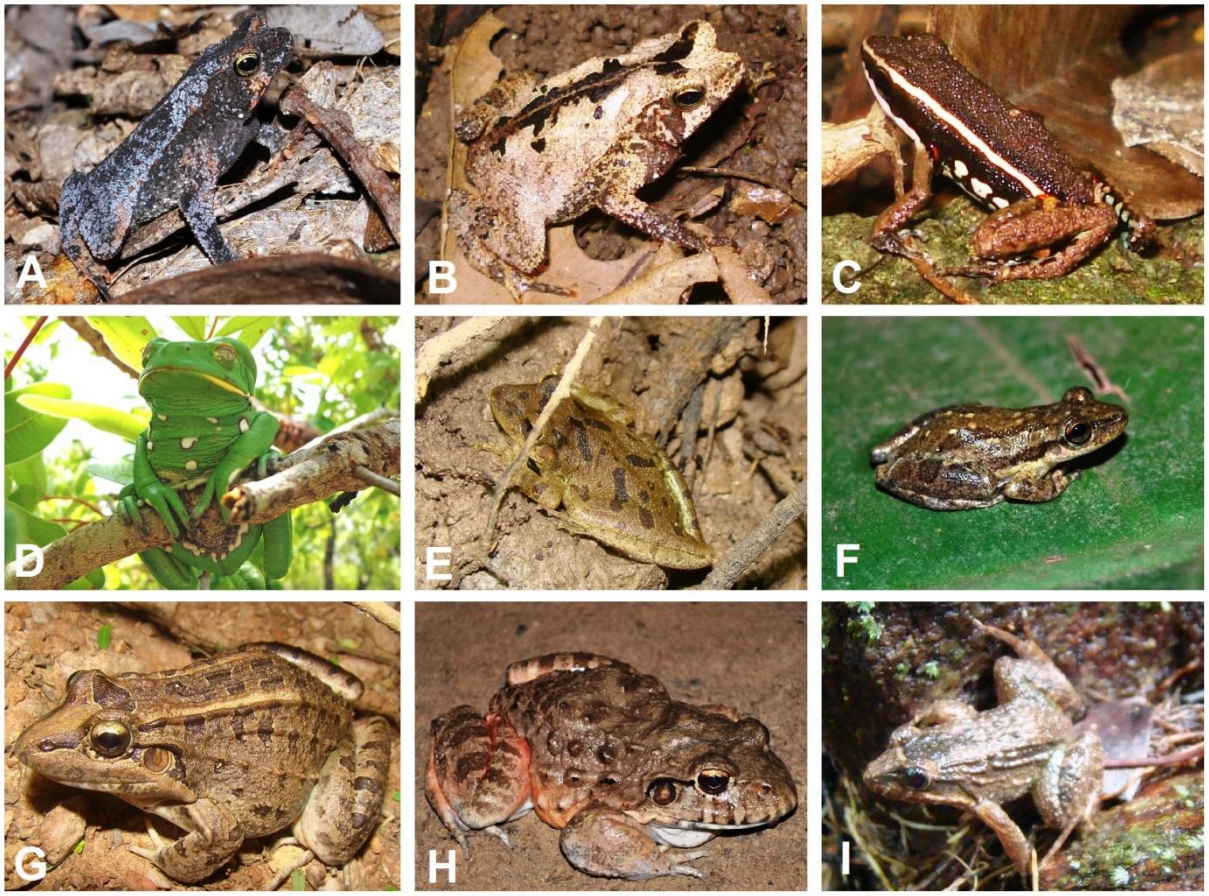

Figura 4. Alguns anuros registrados em corpos d'água na Estância Mimosa Ecoturismo, município de Bonito, MS. A) *Rhinella scitula* com padrão de coloração escuro; B) *R. scitula* com padrão de coloração claro; C) *Ameerega picta*; D) *Phllomedusa sauvagi*; E) *Scinax fuscovarius*; F) *S. nasicus*; G) *Leptodactylus chaquensis*; H) *L. labyrinthicus*; I) *L. podicipinus*.

Dos 10 eixos principais gerados pela ACP feita com as variáveis ambientais locais, apenas os três primeiros puderam ser interpretados através das altas correlações (maior ou igual a 0,7) com alguma variável original (Tabela 2), os quais juntos representam 81% dos dados ambientais originais. O primeiro eixo principal representa um gradiente de áreas abertas a fechadas, e possui altas correlações com quantidade de cobertura de dossel, de solo coberto por herbáceas e por serapilheira, profundidade da serapilheira, densidade da vegetação até 67 cm e de 135-200 cm. O segundo eixo principal representa o aumento de afloramentos rochosos, e possui alta correlação com quantidade de rocha exposta. O terceiro eixo principal representa o aumento no solo exposto, e possui altas correlações com a quantidade de terra/areia exposta.

Dos quatro eixos principais gerados pela ACP feita com as variáveis de paisagem, apenas os dois primeiros são interpretáveis, e juntos representam 92% dos dados originais (Tabela 3). O primeiro eixo principal representa um gradiente de áreas com grande quantidade de floresta e próximas de mata até áreas com predomínio de pastagem e distantes de mata. O segundo eixo principal representa a diminuição de área de savana parque.

Tabela 2. Correlações entre as variáveis ambientais locais originais e os eixos principais gerados pela ACP (ou “loadings”) e as porcentagens de variância representada por cada eixo. Mostramos apenas os três primeiros eixos principais pois os demais não possuem altos loadings e consequentemente não representam nenhum gradiente ambiental. Destacamos as altas correlações em negrito.

Variáveis do ambiente local	**PC1**	**PC2**	**PC3**
Solo exposto	0,29	0,54	**0,71**
Rocha exposta	-0,35	**-0,76**	0,42
Cascalho	0,53	-0,48	-0,47
Serapilheira	**-0,98**	0,05	-0,03
Herbáceas	**0,93**	0,11	-0,16
Cobertura do dossel	**-0,95**	-0,02	0,07
Profundidade da serapilheira	**-0,90**	0,03	-0,14
Densidade vegetação até 67cm	**0,74**	0,35	-0,12
Densidade vegetação 68-134cm	-0,54	0,59	-0,32
Densidade vegetação 135-200cm	**-0,77**	0,16	-0,24
% variância explicada por cada eixo	**55**	**15**	**11**

Tabela 3. Correlações entre as variáveis da paisagem originais e os eixos principais (PC) gerados pela ACP (ou “loadings”) e as porcentagens de variância representada por cada eixo. Mostramos apenas os dois primeiros eixos principais, pois os demais não possuem altos loadings e consequentemente não representam nenhum gradiente ambiental. Destacamos as altas correlações em negrito.

Variáveis da paisagem	**PC1**	**PC2**
Área de floresta estacional	**-0,87**	0,42
Área de pasto	**0,92**	0,33
Área de Savana parque	-0,19	**-0,98**
Distância da mata	**0,87**	-0,14
% variância explicada por cada eixo	**60**	**32**

A PCNM criou quatorze variáveis espaciais. Dessas, foram selecionadas uma (PCNM 10; todos os anuros e apenas arborícolas) ou duas (PCNM 10 e 2; apenas terrestres) variáveis para βsim e três para βsne (Tabela 4). Dos gradientes ambientais locais, apenas o PC1 foi selecionado em todos os casos e apenas para βsim (Tabela 5). Dos gradientes de paisagem, tanto o PC1 quanto o PC2 foram selecionados apenas para βsim (Tabela 5). Gradiente de paisagem foi importante para βsne apenas no caso dos arborícolas, onde apenas o PC1 foi selecionado (Tabela 5).

O padrão de ocorrência dos anuros ao longo dos gradientes ambientais selecionados mostra que não há substituição completa de espécies. Observamos isso ao considerarmos todas as espécies (Figuras 5), apenas arborícolas (Figura 6) ou apenas terrestres (Figura 7). Porém, há algumas espécies que ocorrem apenas em certa parte do gradiente, e a mudança na composição de espécies ocorre principalmente devido ao turnover, sendo pouco visível nos gráficos o padrão de nestedness (Figuras 5, 6 e 7).

Tabela 4. Variáveis espaciais mantidas pela “Forward Selection” ao se considerar a comunidade com todos os anuros, apenas terrestres e apenas arborícolas.

	R^2	R^2 cumulativo	R^2adj cumulativo	p
Anuros – βsim				
PCNM 10	0,16	0,16	0,12	0,022
Anuros – βsne				
PCNM 2	0,17	0,17	0,14	0,018
PCNM 6	0,14	0,31	0,24	0,039
PCNM 13	0,13	0,44	0,35	0,033
Terrestres – βsim				
PCNM 10	0,21	0,21	0,17	0,007
PCNM 2	0,13	0,34	0,28	0,015
Terrestres – βsne				
PCNM 2	0,14	0,14	0,10	0,044
PCNM 13	0,12	0,26	0,19	0,043
PCNM 6	0,12	0,38	0,28	0,036
Arborícolas – βsim				
PCNM 10	0,16	0,16	0,12	0,018
Arborícolas – βsne				
PCNM 2	0,22	0,22	0,19	0,008
PCNM 10	0,17	0,39	0,33	0,005
PCNM 6	0,13	0,52	0,44	0,016

Tabela 5. Variáveis ambientais mantidas pela “Forward Selection” ao se considerar a comunidade com todos os anuros, apenas terrestres e apenas arborícolas.

	R^2	R^2 cumulativo	R^2adj cumulativo	p
Anuros - βsim				
Ambiente local				
PC1	0,26	0,26	0,23	0,003
Paisagem				
PC1	0,22	0,22	0,19	0,006
PC2	0,14	0,37	0,30	0,011
Anuros - βsne				
Ambiente local				
Nenhum	-	-	-	-
Paisagem				
Nenhum	-	-	-	-
Terrestres - βsim				
Ambiente local				
PC1	0,29	0,29	0,25	0,002
Paisagem				
PC1	0,27	0,27	0,23	0,004
Terrestres - βsne				
Ambiente local				
Nenhum	-	-	-	-
Paisagem				
Nenhum	-	-	-	-
Arborícolas - βsim				
Ambiente local				
PC1	0,26	0,26	0,23	0,002
Paisagem				
PC1	0,22	0,22	0,19	0,006
PC2	0,14	0,37	0,30	0,014
Arborícolas - βsne				
Ambiente local				
Nenhum	-	-	-	-
Paisagem				
PC1	0,16	0,16	0,12	0,027

Figura 5. Ordenação de todas as espécies de anuros registradas na Estância Mimosa Ecoturismo, Mato Grosso do Sul, em relação aos gradientes ambientais. Cada conjunto de barras alinhadas verticalmente representa uma unidade amostral (23 no total). Significado das abreviações das espécies: RHISCH – *Rhinella schineideri*; RHISCI – *Rhinella scitula*; AMEPIC – *Ameerega picta*; HYPRAN – *Hypsiboas raniceps*; HYPPUN – *H. punctatus*;

DENNAN – *Dendropsophus nanus*; DENMIN – *D. minutus*; PHYAZU – *Phyllomedusa azurea*; PHYSAU – *P. sauvagii*; SCIFUS – *Scinax fuscovarius*; SCINAS – *S. nasicus*; PSEPAR – *Pseudis paradoxa*; TRATYP – *Trachycephalus typhonius*; ADEDIP – *Adenomera* cf. d*iptyx;* ADEsp – *Adenomera* sp.; LEPFUS – *Leptodactylus fuscus*; LEPMYS – *L. mystacinus;* LEPELE – *L. elenae;* LEPCHA – *L. chaquensis;* LEPPOD – *L. podicinus;* LEPSYP – *L. syphax;* LEPLAB – *L. labyrinthicus;* PHYNAT – *Physalaemus nattererii*; PHYCUV – *P. cuvieri*; PHYALB – *P.albonotatus*; ELAMAT – *Elachistocleis matogrosso*; CHIALB – *Chiasmocleis albopunctata.*

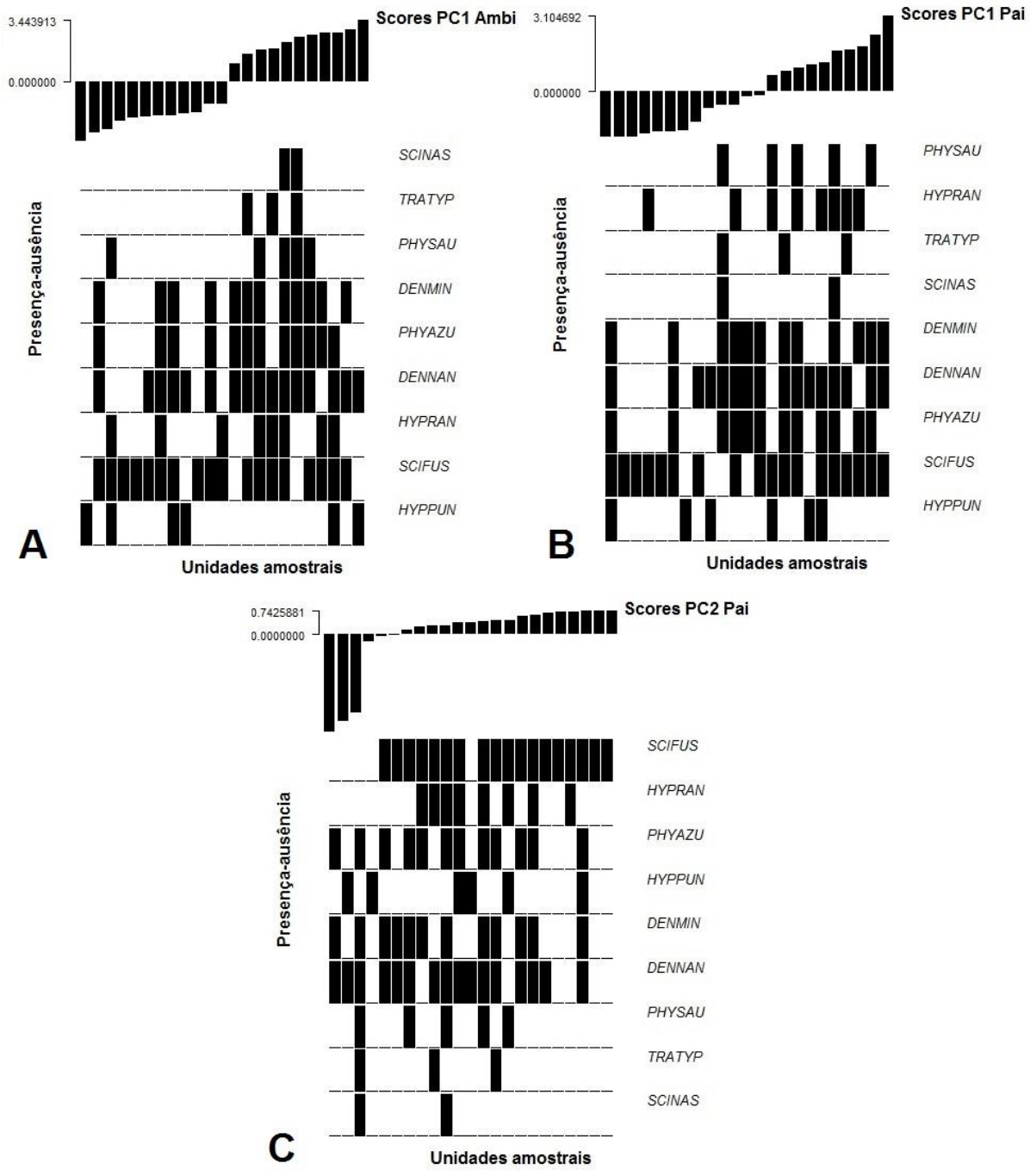

Figura 6. Ordenação das espécies arborícolas de anuros registradas na área de estudo em relação aos gradientes ambientais. Cada conjunto de barras alinhadas verticalmente representa uma unidade amostral (23 no total). Significado das abreviações das espécies: HYPRAN – *Hypsiboas raniceps*; HYPPUN – *H. punctatus*; DENNAN – *Dendropsophus nanus*; DENMIN – *D. minutus*; PHYAZU – *Phyllomedusa azurea*; PHYSAU – *P. sauvagii*; SCIFUS –

Scinax fuscovarius; SCINAS – *S. nasicus*; TRATYP – *Trachycephalus typhonius.*

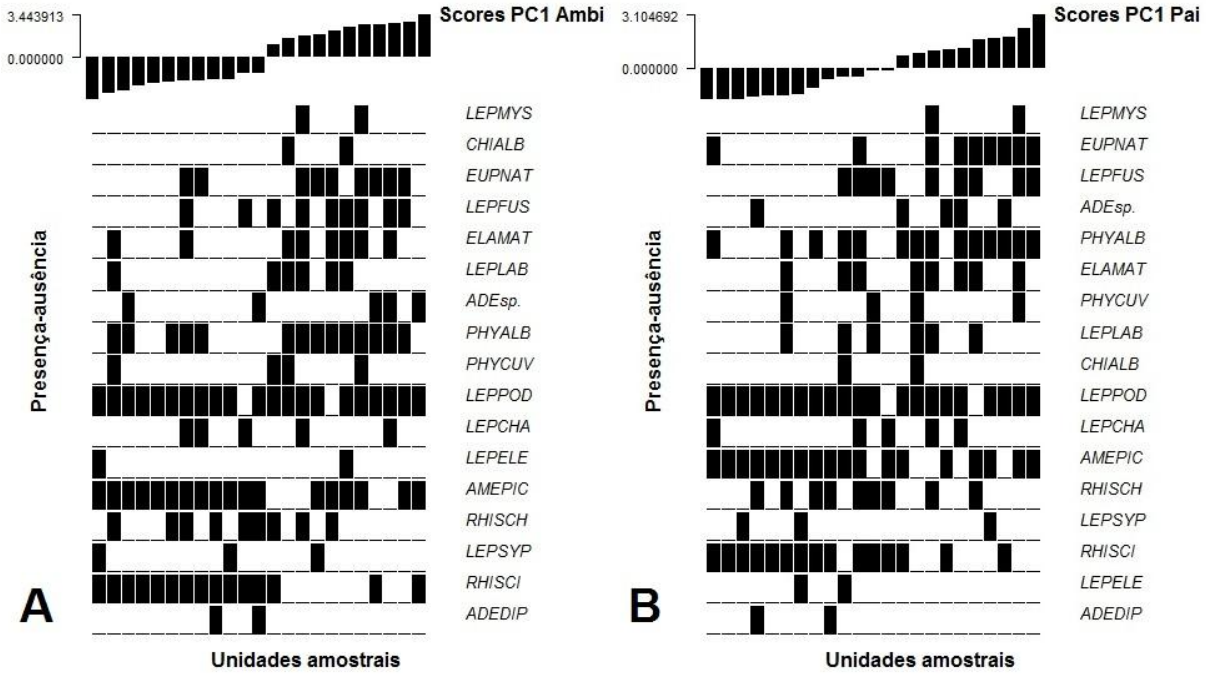

Figura 7. Ordenação das espécies terrestres de anuros registradas na área de estudo em relação aos gradientes ambientais. Cada conjunto de barras alinhadas verticalmente representa uma unidade amostral (23 no total). Significado das abreviações das espécies: RHISCH – *Rhinella schineideri*; RHISCI – *Rhinella scitula*; AMEPIC – *Ameerega picta*; ADEDIP – *Adenomera* cf. d*iptyx;* ADEsp – *Adenomera* sp.; LEPFUS – *Leptodactylus fuscus*; LEPMYS – *L. mystacinus;* LEPELE – *L. elenae;* LEPCHA – *L. chaquensis;* LEPPOD – *L. podicinus;* LEPSYP – *L. syphax;* LEPLAB – *L. labyrinthicus;* PHYNAT – *Physalaemus nattererii*; PHYCUV – *P. cuvieri*; PHYALB – *P.albonotatus*; ELAMAT – *Elachistocleis matogrosso*; CHIALB – *Chiasmocleis albopunctata.*

Fizemos a partição de variância entre variáveis ambientais e espaciais apenas nos casos em que ambas foram selecionadas por "Forward Selection", o que ocorreu nos três casos para βsim (todos os anuros, apenas arborícolas e apenas terrestres) e apenas nos arborícolas para βsne (Figura 8). Ao considerarmos todos os anuros, todas as frações de porcentagem de explicação de βsim foram significativas ($p<0,05$; Figura 8A). Nesse caso, a variação explicada apenas pela paisagem foi um pouco maior do que a estruturada espacialmente (0,12 e 0,10, respectivamente). A porcentagem de explicação apenas do ambiente local foi inferior aos demais (0,007). Houve também importância do efeito conjunto de todos os gradientes ambientais (locais e de paisagem) juntos, estruturados espacialmente (0,07) ou não (0,12).

Ao considerarmos as espécies terrestres, apenas as frações que representam a variação estruturada espacialmente e explicada pelos gradientes ambientais locais e de paisagem juntos (estruturados espacialmente ou não) foram significativas (Figura 8B). O fator mais importante foi o puramente espacial (0,22), seguido pelo efeito conjunto dos gradientes ambientais sem o espaço (0,16) e estruturados espacialmente (0,08).

Ao considerar os arborícolas, apenas as frações da variação explicada somente pelos gradientes de paisagem e por todos os gradientes ambientais (locais e de paisagem) juntos e estruturados espacialmente foram significativas no caso de βsim (Figura 8C). Dessas frações, apenas a variação da importância da paisagem explicou parte da variação de βsim (0,14). As demais frações explicaram menos de 2%. No caso de βsne, apenas as frações da paisagem estruturada espacialmente e da variação puramente espacial foram significativas explicaram grande parte da variação de βsne (0,11 e 0,33, respectivamente).

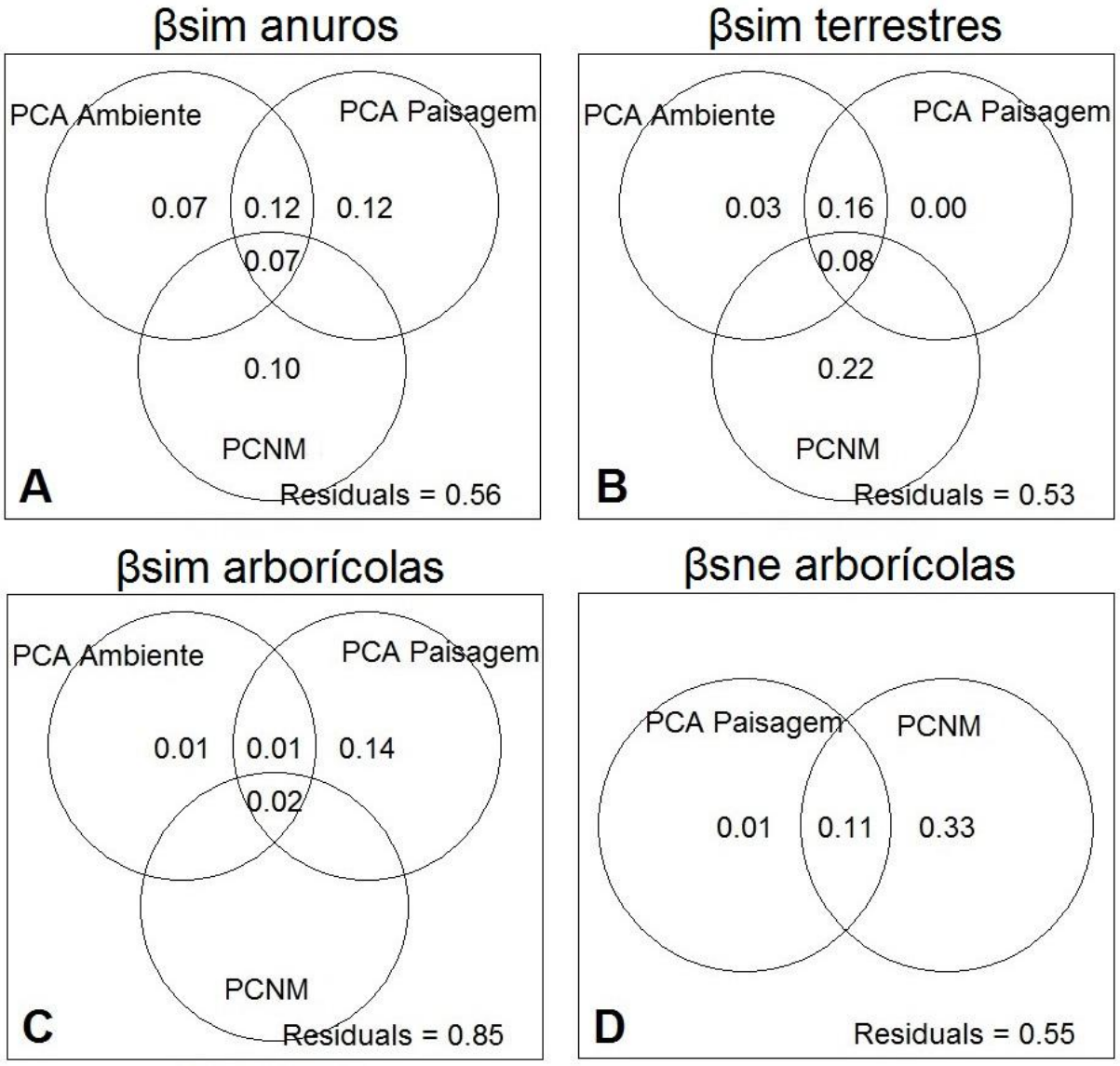

Figura 8. Diagrama de Venn com os resultados da Partição de variância entre gradientes ambientais locais (PCA Ambiente), de paisagem (PCA Paisagem) e fatores espaciais (PCNM). A variável resposta são os scores da ordenação da matriz de substituição de espécies (βsim) ou aninhamento (βsne). A) Resultado da análise feita com todas as espécies de anuros registradas. B) Resultado da análise feita apenas com as espécies terrestres. C e D) Resultado da análise feita apenas com as espécies arborícolas.

Discussão

A área de estudo abriga grande parte das espécies de anuros que ocorrem na região da Serra da Bodoquena (24 de 37; Uetanabaro et al. 2007), sendo *Elachistochleis matogrosso*, *Adenomera* cf. *diptyx* e *Adenomera* sp. novos registros para a região. A maioria das espécies encontradas foram mais comuns em áreas mais abertas, pois a maioria das espécies da região são típicas de ecoregiões com predomínio de fitofisionomias abertas, como Chaco e Cerrado, além de se reproduzirem em áreas abertas (Uetanabaro et al. 2007). As novas ocorrências e possíveis espécies novas mostram que a região da Serra da Bodoquena ainda é pouco conhecida cientificamente, apesar do alto número de amostragens já realizadas na região (Souza et al. no prelo).

Os gradientes ambientais locais e de paisagem foram os fatores mais importantes para a variação de βsim ao considerarmos todas as espécies de anuros, apenas terrestres e apenas arborícolas (Figura 8). Grande parte da explicação do ambiente local para terrestres se deve à correlação entre este e a paisagem, o que resulta na maior importância da fração que representa todos os gradientes ambientais (locais e de paisagem) juntos. Já os gradientes de paisagem tiveram importâncias individuais grandes ao considerarmos todos os anuros e arborícolas. Gradientes ambientais locais e de paisagem atuam como filtros para anuros devido a diferenças no nicho das espécies (Buskirk 2005, Landeiro et al. 2014). Diferentes modos reprodutivos estão presentes nas espécies registradas, os quais dependem diretamente de características estruturais locais dos corpos d'água (e.g. quantidade de vegetação marginal, compactação do solo, quantidade de dossel) que mudam ao decorrer de gradientes de áreas abertas-fechadas em escalas locais e de paisagem (Haddad & Prado 2005, Uetanabaro et al. 2007). Gradientes de paisagem também atuam como filtros para anuros, pois a quantidade de floresta modifica as condições do ambiente (mais umidade e menor amplitude de

temperatura), o que pode beneficiar algumas espécies ou excluir outras (Buskirk 2005). Decompor a comunidade nos permite observar que a importância da paisagem para todos os anuros é gerada pelas espécies arborícolas, já que não houve importância desse fator isolado para terrestres (Figura 8). A importância de gradientes ambientais estruturados espacialmente ou não encontrada nesse estudo reforça a importância do processo determinístico de seleção por filtros ambientais, principalmente por gradientes relacionados à cobertura vegetal (Buskirk 2005, Bastazini et al. 2007, Keller et al. 2009, Xavier & Napoli 2011, Diniz-Filho et al. 2012).

Ao considerarmos a planilha com todas as espécies de anuros e a planilha com apenas os terrestres, parte da variação estruturada espacialmente é resultado dos gradientes ambientais estruturado espacialmente (Figura 8A e B). Porém, grande parte da importância espacial não está relacionada a nenhuma outra variável incluída nesse estudo, e pode ser utilizada como medida indireta da dispersão (Jacobson & Peres-Neto 2010). Ao considerar todos os anuros, a fração puramente espacial representa 10% da variação do "turnover" (Figura 8A), e ao decompor a comunidade observamos que são os anuros terrestres que geram esse padrão (Figura 8B), pois esses fatores não são importantes para arborícolas (Figura 8C). O resultado corrobora nossa hipótese de que fatores espaciais seriam mais importantes para o grupo com maior capacidade de dispersão. Ao dividir a comunidade de anuros em grupos terrestres e arborícolas, vemos que possuem diferentes dinâmicas de metacomunidades (Leibold et al. 2004). Variação dos anuros arborícolas é explicada por "species sorting", onde o processo determinístico de seleção por filtros ambientais explicam os padrões de diversidade beta (Leibold et al. 2004). Já os anuros terrestres possuem também variação na diversidade beta estruturada espacialmente não associada a gradientes ambientais, indicando alta dispersão entre as unidades amostrais e uma dinâmica de "mass effect" (Leibold et al. 2004). Caso não

houvesse a divisão da comunidade original, o padrão geral de anuros seria atribuído apenas a dinâmica de “mass effect”, pois tanto fatores ambientais quanto espaciais explicam variação da diversidade beta, segundo nossos resultados.

Utilizar os diferentes componentes dos índices de diversidade beta nos permite identificar se a variação na composição de espécies é resultado de substituição ou aninhamento de espécies. Decompor a comunidade em grupos funcionais semelhantes e testar quais fatores explicam a variação de “turnover” e “nestedness” permitem identificar quando e porque fatores determinísticos e estocásticos são mais importantes para a diversidade beta. Os resultados desse trabalho reforçam a importância de gradientes de vegetação na variação da diversidade beta, além de mostrarem que dentro de um mesmo grupo taxonômico há subgrupos que respondem de forma distinta a fatores ambientais e espaciais. Diversos estudos mostram que há grande importância de fatores ambientais e predominância da perspectiva de “species sorting” ou “mass effect” em metacomunidades não só de anuros, mas de diversos taxa (Buskirk 2005, Bastazini et al. 2007, Legendre et al. 2009, Lindo & Winchester 2009, Rojas-Ahumada et al. 2012, Siqueira et al. 2012, Ozkan et al. 2013, Landeiro et al. 2014, Algarte et al. 2014).

Capítulo 2: Padrões de diversidade beta taxonômica e filogenética de anuros no Brasil

Resumo

Os padrões atuais de diversidade em amplas escalas espaciais são resultado de fatores contemporâneos e históricos. Tradicionalmente, estudos sobre a diversidade beta abordam apenas a variação na composição de espécies, desconsiderando as relações filogenéticas. O aumento de filogenias disponíveis possibilita incluir a relação filogenética das espécies em análises biogeográficas e de metacomunidades, permitindo avaliar a importância de processos determinísticos, estocásticos e históricos não só nos padrões ecológicos, mas também nos evolutivos. Nesse estudo avaliamos qual componente (substituição ou aninhamento de espécies) da diversidade beta taxonômica e filogenética de anuros no Brasil mais contribui para sua variação, testamos se fatores climáticos atuais, passados ou estruturas espaciais explicam os padrões e avaliamos se há variação nas porcentagens de explicação entre Leptodactylidae e Hylidae. Os resultados mostram que a diversidade beta taxonômica e filogenética de anuros no Brasil é gerada principalmente por substituição espacial de espécies e linhagens, e que gradientes climáticos (principalmente de temperatura) atuais e do último máximo glacial estruturados espacialmente explicam as variações de composição de espécies em grandes escalas espaciais devido aos processos históricos de especiação, extinção e limitações na dispersão. Concluímos que é essencial decompor a matriz reposta em subconjuntos de espécies com características semelhantes, pois nos permite identificar quando e porque varia a importância de determinado processo. Também reforçamos a importância de se decompor os índices de diversidade beta para facilitar a identificação de padrões e suas explicações.

Abstract

Current patterns of diversity in large spatial scales are the result of contemporary and historical factors. Traditionally, studies address only the variation in species composition, disregarding the phylogenetic relationships. The increase in available phylogenies allows the inclusion of species phylogenetic relationship in biogeographical and metacommunities studies in order to evaluate the importance of deterministic, stochastic and historical not only in ecological patterns, but also in evolutionary patterns. In this study we evaluated which taxonomic and phylogenetic beta diversity component (turnover or Nestedness) of frogs in Brazil most contributes to its variance, tested if current and past climate or spatial structures explain the patterns of phylogenetic and taxonomic turnover and nestedness and evaluate it there is variation in the explanation percentages between Leptodactylidae and Hylidae. The results show that taxonomic and phylogenetic beta diversity of frogs in Brazil is generated mainly by spatial substitution of species and lineages, and current and past climatic gradients (mainly temperature) spatially structured explain variation in species composition in large spatial scales due to historical processes of speciation, extinction and dispersal limitations. We conclude that it is essential to decompose the response matrix into subsets of species with similar characteristics, because it allows us to identify when and why the importance of certain process varies. We also reinforced the importance of decomposing the beta diversity indexes to facilitate the identification of patterns and its explanations.

Introdução

Os padrões de diversidade em amplas escalas espaciais são resultado de fatores contemporâneos e históricos (Currie 2004). Dentre os fatores contemporâneos podemos citar relações determinísticas com os padrões climáticos atuais relacionados à disponibilidade de água e energia (Hawkins et al. 2003) ou tolerâncias fisiológicas das espécies (Currie et al. 2004). Já fatores históricos, como mudanças climáticas passadas ou estabilidade climática, também são importantes na explicação de padrões de diversidade, principalmente por estarem relacionados com as taxas de especiação e/ou extinção ou limitações na dispersão em longo prazo (Currie et al. 2004, Ricklefs 2006, Araújo et al. 2008, Svenning et al. 2011, Pyron & Wiens 2015). Diversos estudos corroboram hipóteses relacionadas a glaciações do Pleistoceno, as quais são representadas pelos dados do último máximo glacial (aproximadamente 22000AP), mostrando que condições climáticas passadas também explicam parte dos padrões de composição de espécies atuais (Araújo et al. 2008, Svenning et al. 2011, Baselga et al. 2012). Além disso, o clima, tanto passado quanto atual, está estruturado espacialmente, o que resulta em padrões espaciais macroecológicos na diversidade alfa e beta, como o padrão latitudinal na riqueza de espécies (Hawkins & Diniz-Filho 2004, Svenning et al. 2011). Devemos considerar fatores climáticos atuais, históricos e estruturas espaciais ao explicarmos padrões de diversidade em amplas escalas e diferenciarmos qual porcentagem de variação é atribuída a determinado fator.

Grande parte dos estudos explicando padrões de diversidade beta aborda apenas a variação na composição de espécies (diversidade beta taxonômica), desconsiderando a distância filogenética entre elas e entre as unidades amostrais (Graham & Fine 2008). Apesar de haver correlação (muitas vezes alta) entre valores de diversidade beta taxonômica e distância filogenética (Leprieur et al. 2012), ambas podem apresentar

padrões diferentes dependendo das características do grupo taxonômico abordado e da escala espacial do estudo (Graham & Fine 2008, Weinstein et al. 2014). O aumento de filogenias disponíveis para diversos "taxa" possibilita incluir a relação filogenética das espécies em estudos biogeográficos e de metacomunidades, permitindo avaliar a importância de processos determinísticos, estocásticos e históricos não só nos padrões ecológicos, mas também nos evolutivos (Graham & Fine 2008, Leprieur et al. 2012, Peres-Neto et al. 2012, Weinstein et al. 2014).

Os índices tradicionalmente utilizados para calcular a diversidade beta (tanto taxonômica quanto filogenética) resultam de dois fenômenos distintos: "turnover" e "nestedness" (Baselga 2010, Leprieur et al. 2012). Na perspectiva taxonômica, o "turnover" é gerado da substituição espacial de espécies, enquanto que "nestedness" ocorre por diferenças na riqueza de espécies e por locais menos ricos serem subgrupos de locais mais ricos (Baselga 2010). Na perspectiva filogenética, o "turnover" resulta da substituição espacial de linhagens, enquanto o "nestedness" representa um gradiente de diversidade filogenética (Leprieur et al. 2012). Utilizar ambos componentes em análises macroecológicas possibilita distinguir a importância de fatores atuais e históricos para os padrões de diversidade beta (Svenning et al. 2011, Baselga et al. 2012, Silva et al. 2014).

Em análises de diversidade beta, as espécies da matriz resposta geralmente possuem diferentes características morfológicas, fisiológicas e ecológicas, e consequentemente apresentam padrões distintos de variação na diversidade beta (Siqueira et al. 2012, Algarte et al. 2014). Para entender as diferenças na importância de fatores determinísticos ou estocásticos em padrões de diversidade beta e quais características do "taxon" levam a essas diferenças, é essencial desconstruir a matriz resposta original em grupos de espécies mais similares em determinada característica

(e.g. capacidade de dispersão, modos reprodutivos, raridade, proximidade filogenética; Lindo & Winchester 2009, Siqueira et al. 2012, Valdujo et al. 2012, Algarte et al. 2014, Landeiro et al. 2014). Por exemplo, em escala global, há maior riqueza de espécies de anfíbios nos trópicos e a diversidade beta é gerada principalmente por substituição de espécies, resultando, principalmente, da maior taxa de especiação em áreas tropicais e extinção em áreas temperadas (Baselga et al. 2012, Pyron &Wiens 2015). Porém, desconstruindo a matriz reposta original dos Anfíbios, esse padrão se mantém apenas em Anura, e difere caso considerarmos apenas Caudata e Gymnophiona devido a diferenças históricas e de nicho (Baselga et al. 2012). No Brasil, em diversas regiões há predomínio de espécies da família Hylidae e Leptodactylidae, as quais diferem em diversos aspectos do nicho, como hábito (arborícolas e terrestres, respectivamente) ou modos reprodutivos (Haddad & Prado 2005, Valdujo et al. 2012). Porém, em geral as espécies das duas famílias são incluídas na mesma matriz reposta, e nenhum estudo até o momento abordou separadamente esses dois distintos grupos.

Nossos objetivos são: 1) Avaliar qual componente da diversidade beta taxonômica e filogenética (substituição ou aninhamento de espécies) de anuros no Brasil mais contribui para sua variação; 2) testar se fatores climáticos atuais, passados ou estruturas espaciais explicam os padrões de "turnover" e "nestedness" taxonômico e filogenético; 3) avaliar se há variação nas porcentagens de explicação entre Leptodactylidae e Hylidae. Esperamos que: 1) grande parte da diversidade beta seja gerada por turnover devido a grande diversidade de espécies de anuros no Brasil e alta taxa de endemismo nos diferentes domínios morfoclimáticos ("sensu" Ab'Saber 1977); 2) ambos os fatores climáticos atuais e passados estruturados espacialmente terão grande importância em todos os casos, pois o clima estruturado espacialmente determina áreas de maior especiação e/ou extinção (Pyron & Wiens 2015); 3) estruturas espaciais

sem efeito do clima terão importância em todos os casos, pois há limitação na dispersão devido a grande distância entre algumas áreas; 4) e clima do último máximo glacial explicará variação na composição de espécies do grupo mais dependente de ambientes úmidos e florestados (Hylidae).

Materiais e métodos

Compilação de inventários de anuros no Brasil e padrão da diversidade beta:
Muitos estudos sobre padrões de diversidade beta em escalas espaciais amplas utilizam matrizes de presença-ausência geradas pela sobreposição de mapas de distribuição geográfica (Melo et al. 2009, Svenning et al. 2011, Baselga et al. 2012). Ficetola et al. (2014) avaliaram a qualidade desses mapas e encontraram pouca precisão nos limites reais de distribuição, o que diminui a qualidade das matrizes resposta. Uma alternativa é utilizar inventários de fauna com desenhos amostrais semelhantes (Ficetola et al. 2014).

Selecionamos 71 inventários distribuídos pelo Brasil (Figura1) que abrangem todos os biomas presentes ("sensu" Olson et al. 2001): florestas latifoliadas úmidas, florestas latifoliadas secas, savanas e campos secos e alagáveis desertos/bosques arbustivos xéricos. Também englobam todos os domínios morfoclimáticos brasileiros ("sensu*"* Ab'Saber 1977): Cerrado, Caatinga, Amazônia, Mata Atlântica, Floresta de Araucárias e Pampas. Padronizamos a seleção de inventários pela técnica de coleta utilizada, mantendo amostragens feitas por busca ativa ou em conjunto com pitfalls, mas nunca apenas pitfall. Para anfíbios, amostragens por busca ativa (visual e auditiva) são mais eficientes que técnicas de coleta passiva, e não há desvio para as espécies terrestres ou fossoriais como pitfalls (Crump & Scott 1994, Enge 2001). Padronizamos também pelo tempo de amostragem, mantendo inventários com pelo menos uma estação chuvosa amostrada devido a maior atividade reprodutiva dos animais nesse período, o que

aumenta a eficiência de amostragem (Crump & Scott 1994, Haddad & Prado 2005). Selecionamos estudos que amostraram uma área máxima de aproximadamente 15X15 km, pois a resolução mínima (maior tamanho do pixel) das camadas raster utilizadas como variáveis explicativas são aproximadamente 18X18km (ver seção "*Variáveis climáticas atuais e passadas*" no material e métodos). Consideramos os inventários como unidade amostral, representados pela coordenada central de todas as localidades amostradas ou pela coordenada única informada no estudo. Não incluímos espécies sem identificação precisa (aff., cf. ou sp.) ou exótica (*Lithobates catesbeianus*). Alguns grupos com taxonomia e sistemática problemáticas ou que possuem revisões publicadas recentemente (após a publicação de alguns inventários) também foram excluídos das análises (gênero *Adenomera, Pseudopaludicola, Elachistocleis* e espécies do grupo *Rhinella granulosa*). Não expandimos a área de estudo para a América do Sul, pois amostragens pontuais são escassas nos demais países, disponível apenas listas de regiões muito grandes (ecoregiões ou até o país inteiro) para serem consideradas uma unidade amostral nesse estudo. Após a exclusão das espécies conforme os critérios citados anteriormente, mantivemos apenas as presentes na filogenia proposta por Pyron & Wiens (2011) a fim de também calcular os índices de diversidade beta filogenética, o que resultou em 221 espécies.

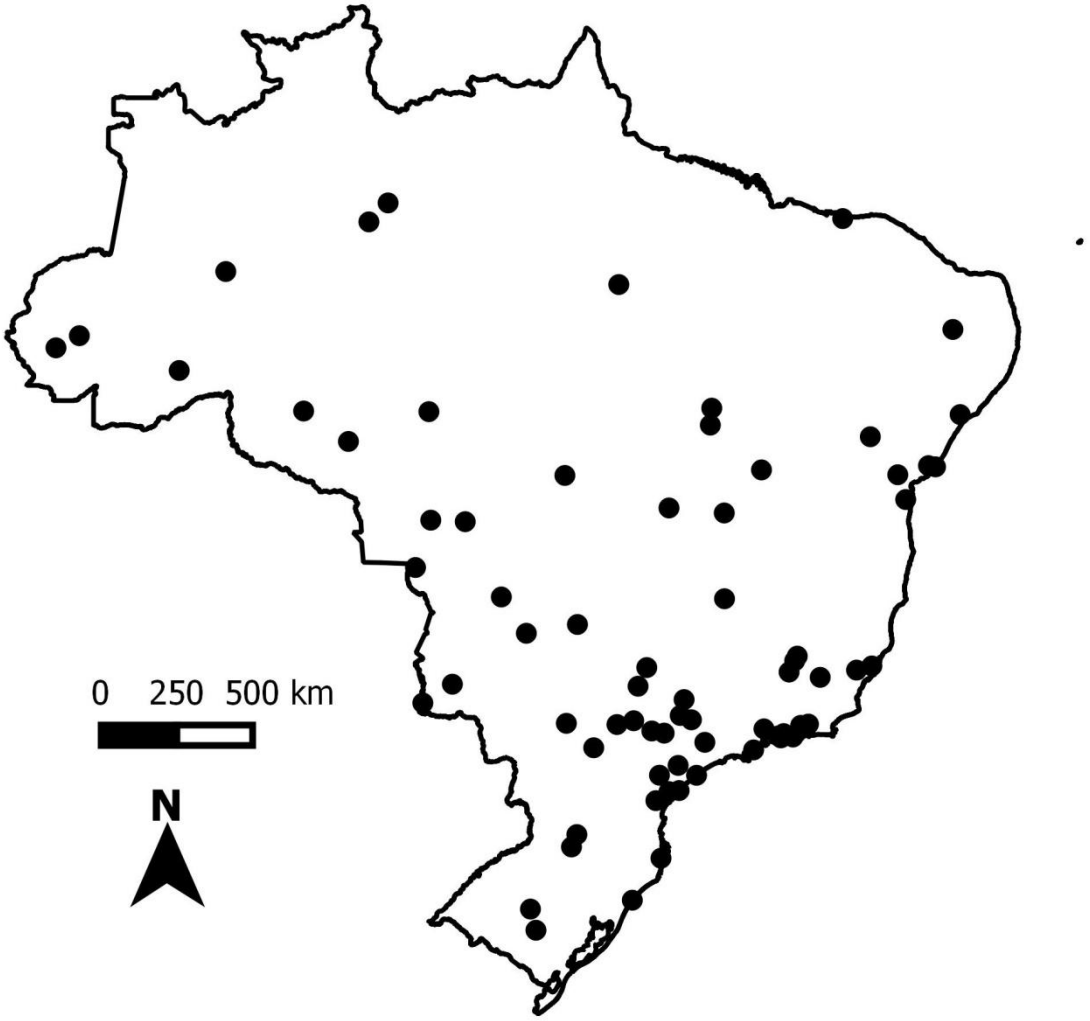

Figura 2. Distribuição no Brasil dos 71 inventários compilados.

Baselga (2010) propôs decompor o índice de diversidade beta taxonômica (referida daqui por diante como BDT) de Sorensen (BDT-βsor) em dois componentes diferentes: "turnover" (BDT-βsim), o qual ocorre quando há substituição espacial de espécies, e "nestedness" (BDT-βsne), o qual ocorre quando comunidades menos ricas em espécies são subconjuntos de outras mais ricas. De modo similar, Leprieur et al. (2012) propuseram decompor o índice de diversidade beta filogenética (referida daqui por diante como BDF) derivado do índice de Sorensen (PhyloSor; BDF- βsor) no componente de turnover (BDF-βsim), que representa a substituição de linhagens (ramos da filogenia), e nestedness (BDF-βsne), que representa um gradiente de diversidade filogenética. A partir dos inventários, montamos três matrizes de presença-ausência: a primeira com todas as espécies de anuros, a segunda apenas as espécies da família Leptodactylidae e a terceira apenas Hylidae. Isso nos permite avaliar o padrão de diversidade beta no grupo como um todo e em subconjuntos de espécies com características distintas. Para cada conjunto de dados extraímos um valor único de βsor, βsim e βsne taxonômico e filogenético, considerando todas as unidades amostrais a fim de avaliar o quanto do índice original resulta do turnover ou nestedness (Baselga 2010, 2012, Leprieur et al. 2012). Em seguida, calculamos os componentes βsim e βsne taxonômico e filogenético par a par entre as unidades amostrais para cada conjunto de dados (todos os anuros, apenas Leptodactylidae e apenas Hylidae). No total, montamos seis matrizes de distâncias βsim (três BDT e três BDF) e seis βsne (três BDT e três BDF).

Ordenamos as unidades amostrais conforme as matrizes de similaridade por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) a partir das seis matrizes βsim e βsne citadas anteriormente (Borcard et al. 2011). Representamos a variação gerada por substituição (βsim) ou aninhamento (βsne) de espécies (variáveis resposta) pelos scores

da ordenação (Anderson et al. 2011). Avaliamos a efetividade da ordenação pelo Diagrama de Shepard, o qual mostra o quanto das distâncias da matriz original (nesse caso as matrizes de similaridade βsim e βsne) explicam as distâncias euclidianas das unidades amostrais no espaço n-dimensional da ordenação (Borcard et al. 2011).

Variáveis climáticas atuais e passadas:

Extraímos variáveis climáticas de camadas raster de resolução 10 arco-minutos (pixel com aproximadamente 18X18km) adquiridas da base de dados WorldClim (Hijmans et al. 2005; disponível em http://www.worldclim.org). Utilizamos as 19 variáveis climáticas disponíveis, tanto para as condições atuais quanto para as do último máximo glacial (aproximadamente 22000AP): 1) temperatura média anual; 2) amplitude diária média da temperatura; 3) isotermalidade; 4) sazonalidade na temperatura; 5) temperatura máxima do mês mais quente; 6) temperatura mínima do mês mais frio; 7) amplitude anual da temperatura; 8) temperatura média do trimestre mais úmido; 9) temperatura média do trimestre mais seco; 10) temperatura média do trimestre mais quente; 11) temperatura média do trimestre mais frio; 12) precipitação anual; 13) precipitação do mês mais úmido; 14) precipitação do mês mais seco; 15) sazonalidade na precipitação; 16) precipitação do trimestre mais úmido; 17) precipitação do trimestre mais seco; 18) precipitação do trimestre mais quente; 19) precipitação do trimestre mais frio. Os valores de cada variável para cada unidade amostral (coordenada geográfica de cada inventário) foram extraídos através do software QuantumGIS versão 2.6.1 (Quantum GIS Development Team 2014), com auxílio do plugin Point Sampling Tool.

Como muitas variáveis climáticas estão altamente correlacionadas, é necessário representá-las conjuntamente em gradientes climáticos. Para isso, utilizamos a Análise de Componentes Principais (ACP) de correlação para extrair variáveis sintéticas das

combinações lineares das variáveis climáticas originais. O número de variáveis finais (ou componentes principais - PC) obtidos é igual ao número de variáveis originais, e cada uma explica uma porcentagem complementar da variância total nos dados originais (Borcard et al. 2011). Utilizamos apenas os componentes principais interpretáveis como gradientes climáticos através de altas correlações ("loadings"; ≥0,7) com as variáveis originais. Fizemos duas ACPs: a primeira com variáveis climáticas atuais e a segunda com variáveis climáticas do último máximo glacial.

Variáveis espaciais, seleção de variáveis e partição de variância:

Para calcularmos a distância geográfica em linha reta entre as unidades amostrais, consideramos a coordenada de cada inventário como o ponto central da área amostrada, muitas vezes citado no texto do próprio artigo. Utilizamos o método de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhança (PCNM; Borcard & Legendre 2002) para representar as relações espaciais entre as unidades amostrais. Essa análise utiliza como entrada uma matriz de distâncias geográficas e resulta em vários eixos ortogonais representando diversas estruturas espaciais presentes no estudo, podendo ser utilizados como variáveis explicativas ao analisar a variação na composição de espécies estruturada espacialmente em regressões ou RDA (Borcard & Legendre 2002, Jacobson & Peres-Neto 2010, Dray et al. 2012). Caso não estejam correlacionados com nenhum fator ambiental, podem representar indiretamente limitações na dispersão (Nekola & White 1999, Jacobson & Peres-Neto 2010, Svenning et al. 2011, Dray et al. 2012, Legendre et al. 2012).

Para reduzir o número de variáveis independentes e manter apenas as que são significativas e que contribuam para a explicação da variável resposta, utilizamos o método *Forward Selection* baseado em dois critérios: a seleção para caso o nível de

significância for atingido ($p \leq 0,005$) ou o r^2 ajustado do modelo com todas as variáveis for excedido (Blanchet et al. 2008). Isso evita superestimar a explicação da variação da comunidade. Fizemos a seleção dos gradientes climáticos atuais, passados e das variáveis espaciais (PCNM) separadamente.

Para extrair a porcentagem de variação dos componentes da diversidade beta explicada apenas pelo clima presente, passado, pelas estruturas espaciais das unidades amostrais e pela interação do clima e espaço, utilizamos o método de partição de variância proposto por Borcard et al. (1992) com o r^2 ajustado conforme Peres-Neto et al. (2006). Quando utilizada apenas uma variável resposta, a análise é feita por regressão parcial dos resíduos e quando utilizada mais de uma variável resposta, a análise é feita por RDA. Os resultados foram apresentados em um Diagrama de Venn (Figura 2; Borcard et al. 2011, Legendre et al 2012), no qual cada círculo representa um conjunto de variáveis explicativas: as frações [a], [b] e [c] representam respectivamente a variação explicada exclusivamente pelo clima atual, exclusivamente pelo clima passado e exclusivamente pelo espaço (variação estruturada espacialmente). A intersecção entre os círculos representa variação explicada pelos gradientes climáticos juntos (frações [d]), do clima passado estruturado espacialmente (fração [e]) ou do clima atual estruturado espacialmente (fração [f]). A fração [g] representa a variação explicada por todos os gradientes climáticos juntos e estruturados espacialmente.

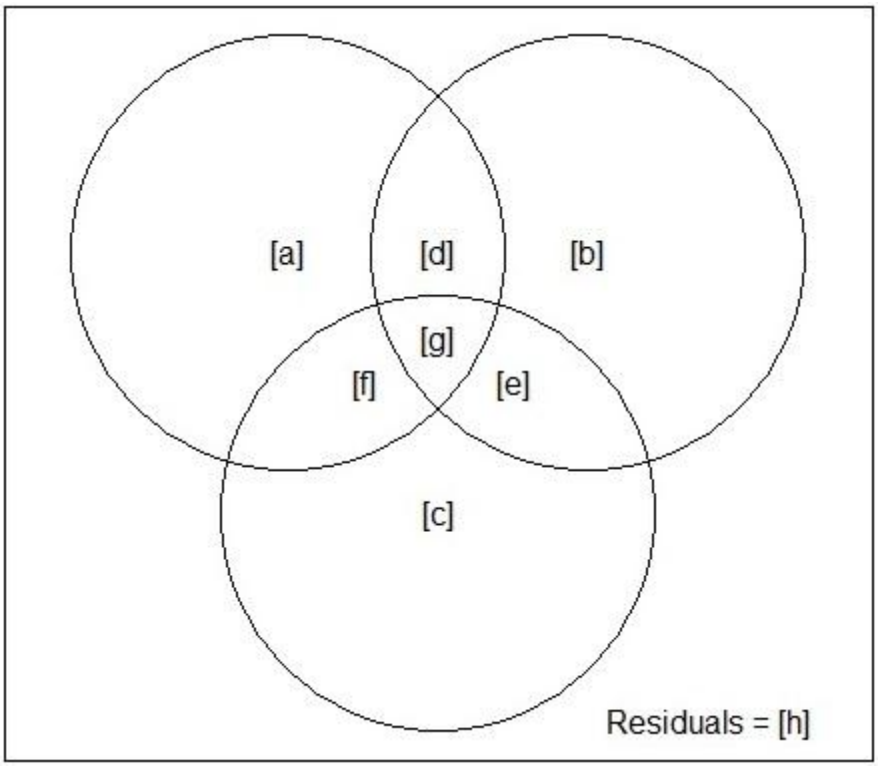

Figura 2. Diagrama de Venn utilizado para representar os resultados à partição de variância entre três variáveis explicativas. Cada círculo representa uma variável: as frações [a], [b] e [c] representam respectivamente a variação explicada exclusivamente pelo clima atual, exclusivamente pelo clima passado e exclusivamente pelo espaço (variação estruturada espacialmente). A intersecção entre os círculos representa variação explicada pelos gradientes climáticos juntos (frações [d]), do clima passado estruturado espacialmente (fração [e]) ou do clima atual estruturado espacialmente (fração [f]). A fração [g] representa a variação explicada por todos os gradientes climáticos juntos e estruturados espacialmente. [h] representa a variação residual.

Todas as análises foram feitas no programa R versão 3.1.3 (R Core Team 2015), utilizando o pacote “betapart” (Baselga et al. 2013) para extrair os índices de diversidade beta taxonômica, filogenética e seus componentes (turnover e nestedness), "vegan" (Oksanen et al. 2015) para a PCA, NMDS, PCNM e partição de variância e “packfor” (Dray et al. 2013) para a “forward selection”.

Resultados

Os valores de diversidade beta BDT e BDF calculados pelo índice de Sorensen (βsor) para todas as unidades amostrais juntas foram altos (próximos de 1; Tabela 1), indicando que há grande variação na composição de espécies entre as amostras. Nos três casos (ao considerarmos todos os anuros, apenas Leptodactylidae e apenas Hylidae) a BDT e BDF foi gerada principalmente por turnover, sendo muito pequena a importância de nestedness (Tabela 1). Na maioria dos casos, βsim correspondeu a 95-99% do índice original (βsor), enquanto βsne correspondeu a 1-5%. Houve maior importância de nestedness apenas para a BDF de Leptodactylidae, na qual βsim correspondeu a 89% e βsne a 11% de βsor.

A ordenação por NMDS das unidades amostrais representou grande parte da variação da diversidade beta taxonômica e filogenética geradas por turnover e nestedness em uma dimensão. Os valores de r^2 do diagrama de Shepard ao considerarmos todos os anuros foram: BDT- βsim=0,96; BDT- βsne=0,83; BDF- βsim=0,90; BDF- βsne=0,94. Ao considerarmos apenas Hylidae, os valore foram: BDT- βsim=0,90; BDT- βsne=0,83; BDF- βsim=0,85; BDF- βsne=0,99. Ao considerarmos apenas Leptodactylidae, os valores foram: BDT- βsim=0,95; BDT- βsne=0,85; BDF- βsim=0,88; BDF- βsne=0,99.

Tabela 1. Valores de diversidade beta taxonômica (BDT) e filogenética (BDF) calculadas pelo índice de Sorensen (βsor) para todas as unidades amostrais juntas. O índice original foi decomposto em turnover (βsim) e nestedness (βsne). Percebam que, em todos os casos, grande parte da diversidade beta é gerada por turnover (valores de βsim maiores do que βsne).

	βsor	**βsim**	**βsne**
Anuros			
BDT	0,97	0,96	0,01
BDF	0,95	0,92	0,03
Hylidae			
BDT	0,97	0,96	0,01
BDF	0,93	0,89	0,04
Leptodactylidae			
BDT	0,96	0,93	0,03
BDF	0,89	0,79	0,10

Ao plotarmos os scores das ordenações de turnover (βsim) taxonômico e filogenético para os três casos (todos os anuros, apenas Hylidae e apenas Leptodactylidae) no espaço geográfico, vemos que estão fortemente estruturados espacialmente (Figura 3). Esse padrão não se repete ao plotarmos os scores das ordenações de nestedness (βsne; Figura 4).

Os resultados das PCAs mostram que há correlação entre diversas variáveis climáticas, tanto atuais quanto passadas (Tabela 2 e 3, respectivamente). Interpretamos até o terceiro eixo principal nos dois casos, os quais representam 84% (clima atual) e 83% (clima passado) das variáveis originais (Tabela 2 e 3). Ao observarmos os loadings percebemos que os gradientes climáticos representados pelos eixos principais são muito semelhantes. Em ambos os casos, o PC1 representa gradiente de variação na temperatura média e sua sazonalidade, o PC2 de precipitação em períodos mais frios e secos e o PC3 de precipitação anual acumulada (Tabela 2 e 3).

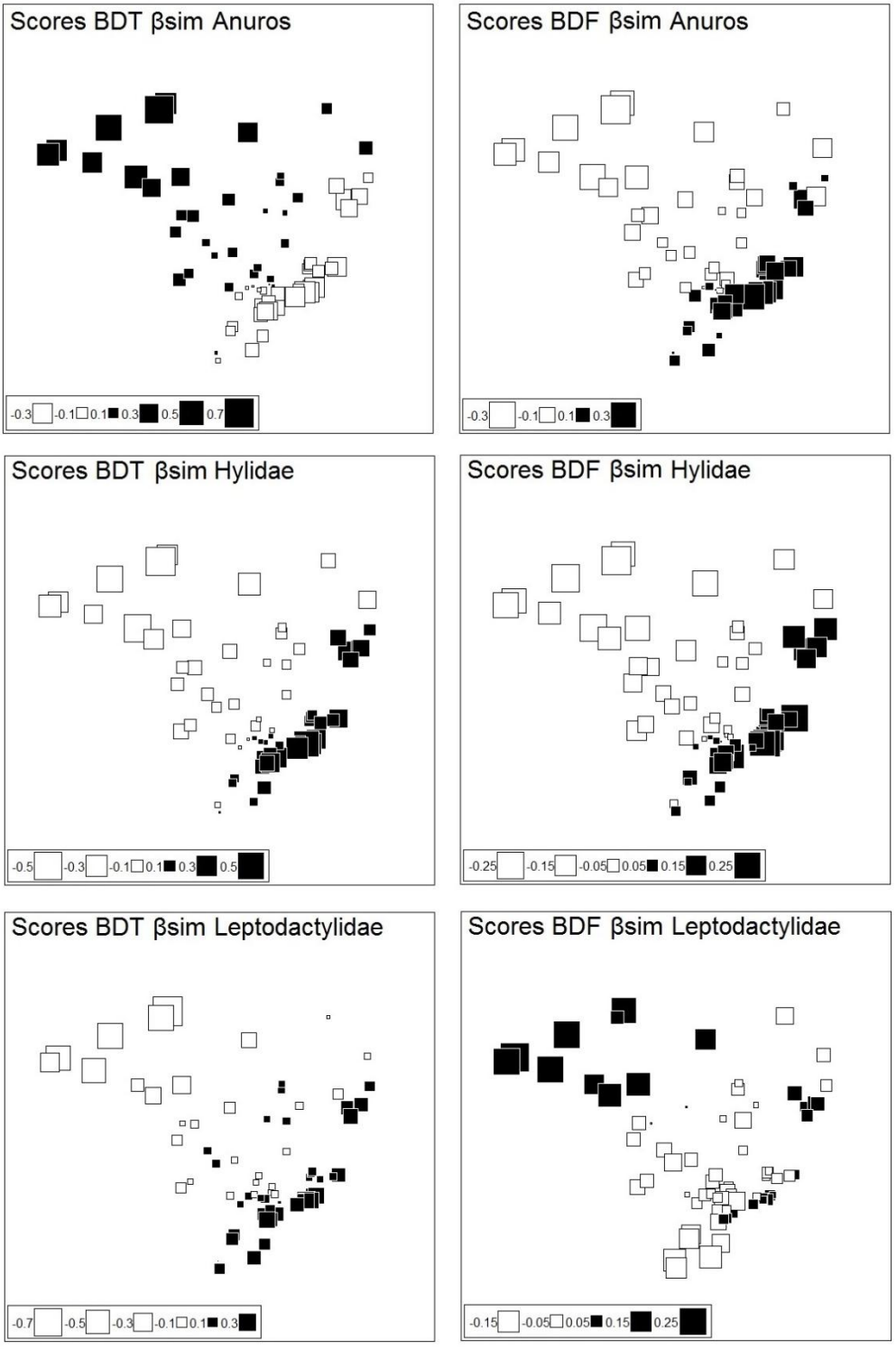

Figura 3. Mapa com os 71 pontos distribuídos pelo Brasil com símbolos variando em um gradiente de scores (quadrados pretos grandes até brancos grandes) resultantes do NMDS em uma dimensão. Os scores representam a variação da diversidade beta gerada por substituição de espécies (βsim).

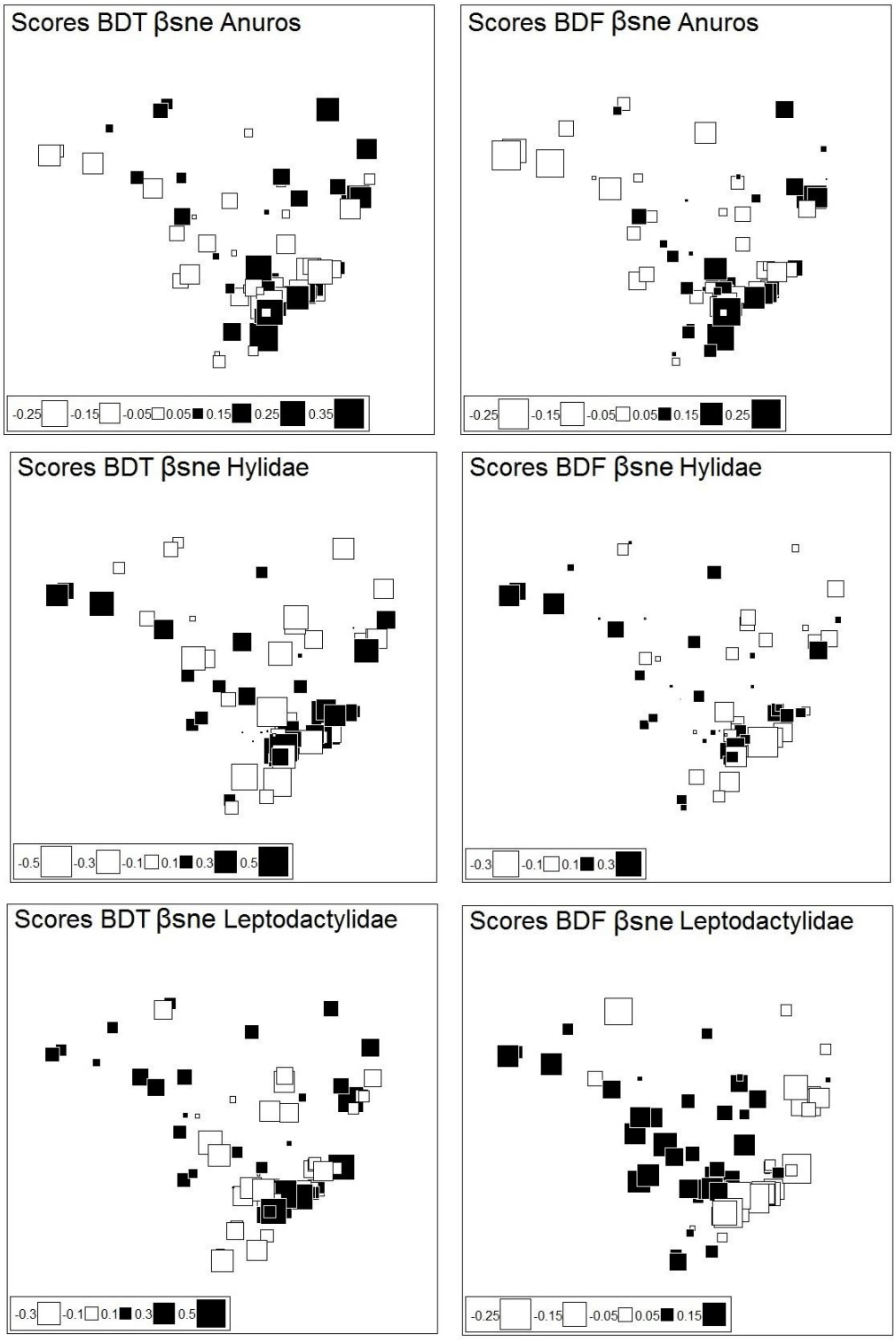

Figura 4. Mapa com os 71 pontos distribuídos pelo Brasil com símbolos variando em um gradiente de scores (quadrados pretos grandes até brancos grandes) resultantes do NMDS em uma dimensão. Os scores representam a variação da diversidade beta gerada por nestedness (βsne).

Tabela 2. Correlações entre as variáveis climáticas atuais originais e os eixos principais (PC) gerados pela ACP (ou loadings) e as porcentagens de variância representada por cada eixo. Mostramos apenas os três primeiros eixos principais, pois os demais não possuem altos loadings e consequentemente não representam nenhum gradiente climático. Destacamos as altas correlações em negrito.

Variáveis climáticas atuais	PC1	PC2	PC3
Temp. média anual	**-0,97**	0,08	-0,09
Amplitude diária média na temp.	0,01	**-0,77**	0,21
Isotermalidade	**-0,81**	-0,20	0,00
Sazonalidade na temp.	**0,90**	0,11	-0,06
Temp. máx. do mês mais quente	**-0,84**	-0,07	-0,05
Temp. mín. do mês mais frio	**-0,91**	0,34	-0,18
Amplitude de temp. anual	0,60	-0,53	0,21
Temp. Média do trimestre mais úmido	**-0,79**	-0,02	-0,02
Temp. Média do trimestre mais seco	**-0,96**	0,13	-0,11
Temp. Média do trimestre mais quente	**-0,86**	0,22	-0,14
Temp. Média do trimestre mais frio	**-0,99**	0,05	-0,04
Precipitação anual	-0,20	0,58	**0,74**
Precipitação do mês mais úmido	-0,43	0,01	**0,87**
Precipitação do mês mais seco	0,40	**0,88**	0,02
Sazonalidade na precipitação	-0,43	**-0,77**	0,19
Precipitação do trimestre mais úmido	-0,42	0,02	**0,89**
Precipitação do trimestre mais seco	0,39	**0,88**	0,05
Precipitação do trimestre mais quente	0,55	0,06	0,54
Precipitação do trimestre mais frio	-0,24	**0,80**	-0,04
% variação explicada por cada eixo	**47**	**23**	**14**

Tabela 3. Correlações entre as variáveis climáticas do último máximo glacial (22000AP) originais e os eixos principais (PC) gerados pela ACP (ou *loadings*) e as porcentagens de variância representada por cada eixo. Mostramos apenas os três primeiros eixos principais, pois os demais não possuem altos loadings e consequentemente não representam nenhum gradiente climático. Destacamos as altas correlações em negrito.

Variáveis climáticas 22000AP	**PC1**	**PC2**	**PC3**
Temp. média anual	**-0,98**	0,03	-0,07
Amplitude diária média na temp.	0,34	**0,75**	-0,01
Isotermalidade	**-0,83**	0,19	0,19
Sazonalidade na temp.	**0,85**	-0,11	-0,22
Temp. máx. do mês mais quente	-0,58	0,15	-0,29
Temp. mín. do mês mais frio	**-0,97**	-0,23	0,04
Amplitude de temp. Anual	**0,80**	0,35	-0,20
Temp. Média do trimestre mais úmido	-0,66	0,31	-0,13
Temp. Média do trimestre mais seco	**-0,91**	-0,23	-0,01
Temp. Média do trimestre mais quente	**-0,78**	-0,06	-0,27
Temp. Média do trimestre mais frio	**-0,99**	0,04	0,02
Precipitação anual	-0,16	0,13	**-0,91**
Precipitação do mês mais úmido	-0,11	0,55	**-0,69**
Precipitação do mês mais seco	0,20	**-0,80**	-0,51
Sazonalidade na precipitação	-0,16	**0,82**	0,32
Precipitação do trimestre mais úmido	-0,14	0,64	**-0,69**
Precipitação do trimestre mais seco	0,16	**-0,79**	-0,55
Precipitação do trimestre mais quente	0,13	0,66	-0,62
Precipitação do trimestre mais frio	-0,09	**-0,82**	-0,40
% variância explicada por cada eixo	**40**	**25**	**18**

A partir das distâncias euclidianas entre cada unidade amostral, 42 variáveis espaciais foram criadas no PCNM, as quais representam arranjos espaciais das unidades amostrais (agrupamentos) em diversas escalas espaciais presentes no estudo (Figura 5). Diferentes variáveis espaciais foram selecionadas no *Forward Selecion* quando consideramos as diferentes dimensões e componentes de diversidade beta (Tabela 4). Como era esperado, após observarmos a forte estruturação espacial do turnover (Figura 3), foram selecionados PCNMs em todos os casos de βsim (BDT e BDF nos três casos). Já para o padrão de nestedness, foram selecionados PCNMs apenas quando consideramos todos os anuros (BDT e BDF) e apenas Leptodactylidae (apenas BDF). PCNMs menores, os quais representam estruturas espaciais em escalas maiores (Figura 4), tiveram grande importância na explicação de βsim em todos os casos (Tabela 4). Já para βsne, estruturas espaciais em escalas menores foram mais importantes (Tabela 4). O total da porcentagem de variação de βsim taxonômico e filogenético explicada por estruturas espaciais (R^2 adj cumulativo; Tabela 4) foi alto em todos os casos (75-87%). Já para βsne a porcentagem de explicação cumulativa menor em todos os casos (14-50%).

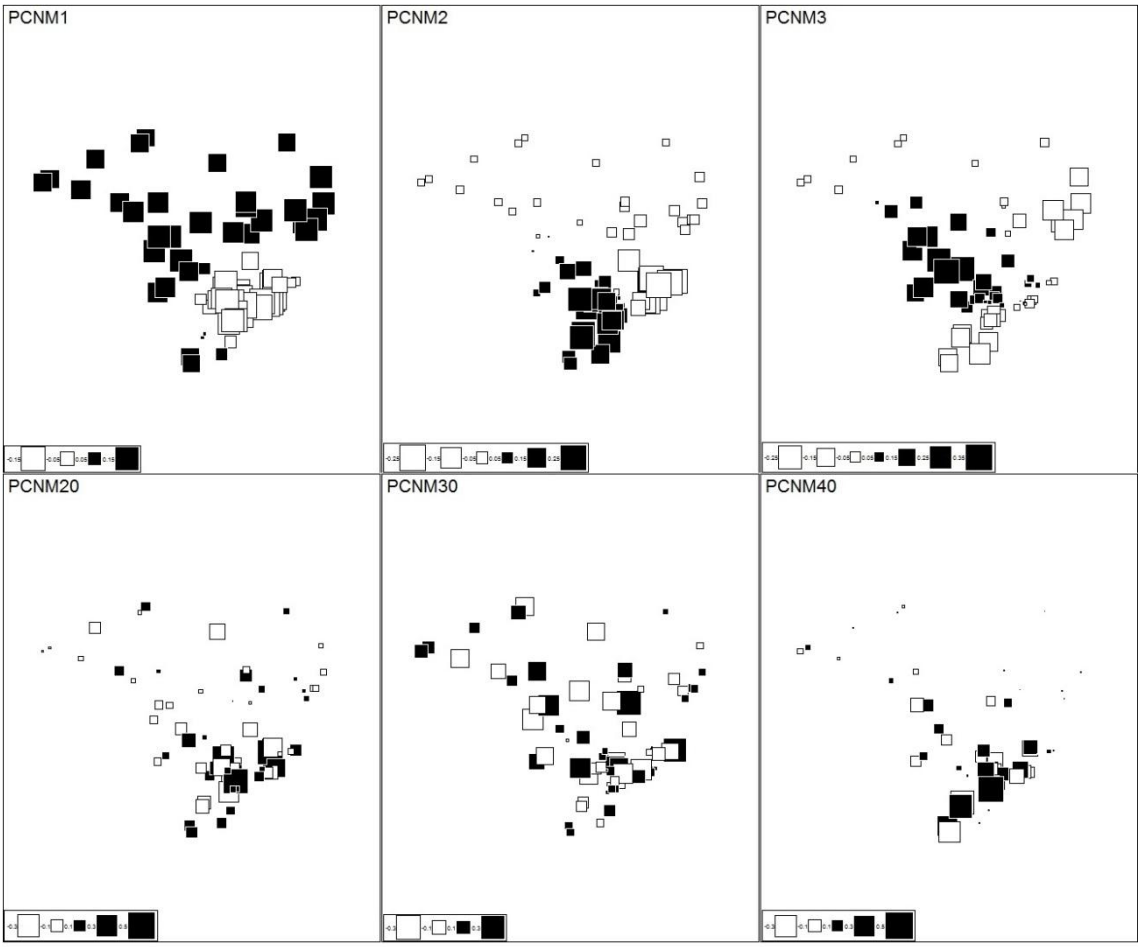

Figura 5. Representação geográfica de alguns eixos gerados pela análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM, 1 á 42 no total). Os primeiros eixos representam agrupamentos em grandes escalas espaciais (três mapas superiores; PCNM 1, 2 e 3), enquanto que os últimos representam agrupamentos em escalas menores (três mapas inferiores; PCNM 20, 30 e 40).

Tabela 4. Variáveis espaciais mantidas pela “Forward Selection”. O R^2 representa a importância individual de cada variável, o R^2adj cumulativo representa o quanto cada uma adiciona à explicação total e "p" o nível de significância.

	R^2	R^2 cumulativo	R^2adj cumulativo	p
ANURA				
BDT - βsim				
PCNM 7	0,32	0,32	0,31	0,001
PCNM 1	0,26	0,58	0,57	0,001
PCNM 3	0,10	0,68	0,66	0,001
PCNM 9	0,06	0,74	0,72	0,001
PCNM 6	0,06	0,79	0,78	0,001
PCNM 4	0,02	0,81	0,79	0,012
PCNM 5	0,02	0,83	0,81	0,004
PCNM 11	0,02	0,85	0,83	0,009
PCNM 28	0,01	0,86	0,84	0,010
PCNM 2	0,01	0,87	0,85	0,024
PCNM 8	0,01	0,88	0,86	0,032
PCNM 14	0,01	0,89	0,87	0,048
BDT - βsne				
PCNM 29	0,07	0,07	0,05	0,018
PCNM 41	0,06	0,12	0,10	0,038
PCNM 30	0,05	0,17	0,14	0,046
BDF - βsim				
PCNM 1	0,39	0,39	0,38	0,001
PCNM 7	0,18	0,57	0,55	0,001
PCNM 6	0,07	0,64	0,62	0,002
PCNM 3	0,06	0,69	0,68	0,002
PCNM 9	0,04	0,74	0,72	0,001
PCNM 2	0,04	0,77	0,75	0,003
BDF - βsne				
PCNM 7	0,16	0,16	0,15	0,001
PCNM 29	0,06	0,22	0,20	0,027
PCNM 23	0,05	0,27	0,24	0,03
PCNM 9	0,04	0,31	0,27	0,048
PCNM 30	0,04	0,35	0,30	0,044
PCNM 16	0,04	0,39	0,33	0,041
LEPTODACTYLIDAE				
BDT - βsim				
PCNM 7	0,43	0,43	0,42	0,001
PCNM 1	0,17	0,59	0,58	0,001
PCNM 9	0,09	0,68	0,67	0,001

PCNM 6	0,07	0,75	0,74	0,001
PCNM 3	0,04	0,80	0,78	0,001
PCNM 18	0,02	0,81	0,79	0,021
PCNM 12	0,02	0,83	0,8	0,025
PCNM 28	0,02	0,85	0,83	0,008
PCNM 35	0,01	0,86	0,83	0,047
PCNM 11	0,01	0,86	0,84	0,038
BDT - βsne				
Nenhum	-	-	-	-
BDF - βsim				
PCNM 7	0,30	0,30	0,29	0,001
PCNM 6	0,24	0,54	0,53	0,001
PCNM 2	0,08	0,62	0,60	0,002
PCNM 1	0,05	0,67	0,65	0,001
PCNM 13	0,04	0,71	0,68	0,006
PCNM 16	0,03	0,73	0,71	0,006
PCNM 8	0,03	0,76	0,74	0,013
PCNM 12	0,02	0,78	0,75	0,032
BDF - βsne				
PCNM 3	0,27	0,27	0,26	0,001
PCNM 1	0,08	0,35	0,33	0,009
PCNM 9	0,06	0,41	0,38	0,009
PCNM 2	0,05	0,46	0,43	0,011
PCNM 23	0,04	0,51	0,47	0,026
PCNM 5	0,04	0,54	0,50	0,026
HYLIDAE				
BDT - βsim				
PCNM 1	0,28	0,28	0,27	0,001
PCNM 7	0,25	0,53	0,52	0,001
PCNM 3	0,11	0,64	0,62	0,001
PCNM 9	0,05	0,68	0,66	0,003
PCNM 6	0,04	0,73	0,71	0,002
PCNM 11	0,03	0,76	0,74	0,008
PCNM 4	0,02	0,78	0,76	0,015
PCNM 5	0,02	0,80	0,78	0,020
BDT - βsne				
Nenhum	-	-	-	-
BDF - βsim				
PCNM 1	0,25	0,24	0,23	0,001
PCNM 7	0,20	0,44	0,43	0,001
PCNM 3	0,17	0,61	0,60	0,001
PCNM 6	0,06	0,67	0,65	0,003
PCNM 2	0,04	0,71	0,69	0,008
PCNM 5	0,03	0,74	0,72	0,010
PCNM 9	0,03	0,77	0,75	0,006

PCNM 13	0,03	0,79	0,77	0,004
PCNM 22	0,02	0,82	0,80	0,011
PCNM 4	0,02	0,84	0,82	0,004
PCNM 28	0,02	0,86	0,83	0,011
PCNM 33	0,01	0,87	0,85	0,019
PCNM 11	0,01	0,89	0,86	0,021
BDF - βsne				
Nenhum	-	-	-	-

A seleção de variáveis que representam gradientes climáticos mostra que nem todos são importantes para os padrões de diversidade beta (Tabela 5 e 6). O PC1 (gradientes de temperatura), tanto do clima atual quanto passado, foi o único selecionado em todos os casos para βsim. O PC2 (gradiente de precipitação em períodos mais frios e secos) do clima atual foi selecionado apenas para BDF - βsim ao considerarmos apenas os Leptodactylidae, e sua importância foi baixa. O PC3 (gradiente de pluviosidade anual acumuada) do clima atual foi selecionado apenas para BDF - βsim ao considerarmos apenas os Leptodactylidae e apenas Hylidae. Já para βsne, gradientes climáticos foram selecionados apenas para BDT ao considerarmos todos os anuros (PC1 do clima passado) e BDF ao considerarmos apenas Leptodactylidae (PC2 do clima atual), nos quais explicaram pouca variação do padrão de nestedness (4 e 14%, respectivamente; Tabela 5 e 6).

Tabela 5. Variáveis climáticas atuais mantidas na “Forward Selection”. O R^2 representa a importância individual de cada variável, o R^2adj cumulativo representa o quanto cada uma adiciona à explicação total e "p" o nível de significância.

Gradiente Climático atual	R^2	R^2 cumulativo	R^2adj cumulativo	p
ANURA				
BDT - βsim				
PC1	0,40	0,40	0,390	0,001
BDT - βsne				
Nenhum	-	-	-	-
BDF - βsim				
PC1	0,48	0,48	0,47	0,001
BDF - βsne				
Nenhum	-	-	-	-
LEPTODACTYLIDAE				
BDT - βsim				
PC1	0,35	0,35	0,340	0,001
BDT - βsne				
Nenhum	-	-	-	-
BDF - βsim				
PC1	0,32	0,32	0,31	0,001
PC3	0,10	0,42	0,40	0,001
PC2	0,06	0,48	0,46	0,006
BDF - βsne				
PC2	0,16	0,16	0,14	0,00
HYLIDAE				
BDT - βsim				
PC1	0,36	0,36	0,350	0,001
BDT - βsne				
Nenhum	-	-	-	-
BDF - βsim				
PC1	0,35	0,35	0,34	0,001
PC3	0,04	0,39	0,37	0,038
BDF - βsne				
Nenhum	-	-	-	-

Tabela 6. Variáveis climáticas passadas mantidas na “Forward Selection”. O R^2 representa a importância individual de cada variável, o R^2adj cumulativo representa o quanto cada uma adiciona à explicação total e "p" o nível de significância.

Gradiente climático passado	R^2	R^2 cumulativo	R^2adj cumulativo	p
ANURA				
BDT - βsim				
PC1	0,27	0,27	0,260	0,001
BDT - βsne				
PC1	0,06	0,06	0,04	0,044
BDF - βsim				
PC1	0,36	0,36	0,35	0,001
BDF - βsne				
Nenhum	**-**	**-**	**-**	**-**
LEPTODACTYLIDAE				
BDT - βsim				
PC1	0,26	0,26	0,250	0,001
BDT - βsne				
Nenhum	**-**	**-**	**-**	**-**
BDF - βsim				
PC1	0,28	0,28	0,27	0,001
PC3	0,13	0,41	0,39	0,002
BDF - βsne				
Nenhum	**-**	**-**	**-**	**-**
HYLIDAE				
BDT - βsim				
PC1	0,23	0,23	0,210	0,001
BDT - βsne				
Nenhum	**-**	**-**	**-**	**-**
BDF - βsim				
PC1	0,21	0,21	0,20	0,001
BDF - βsne				
Nenhum	-	-	-	-

Fizemos a partição de variância apenas para os casos em que foram selecionadas variáveis climáticas e espaciais, o que ocorreu em todos os casos para βsim (BDT e BDF ao considerarmos todos os anuros, apenas Hylidae e apenas Leptodactylidae; Figura 6). Já para βsne, fizemos a partição de variância apenas para BDT ao considerarmos todos os anuros e BDF ao considerarmos apenas Leptodactylidae (Figura 7). Grande parte da variação de βsim explicada por fatores espaciais (Tabela 4) resulta dos gradientes climáticos estruturados espacialmente. Porém, também há variação de βsim estruturada espacialmente não relacionada ao clima.

A substituição de espécies (turnover espacial; βsim) gerou a maior parte da variação na diversidade beta. Ao considerarmos todos os anuros, o turnover da BDT (Figura 6A) foi explicado principalmente por arranjos espaciais das unidades amostrais não relacionadas a nenhum gradiente climático (40%), seguido pelo clima atual estruturado espacialmente (22%) e por todos os gradientes climáticos (atuais e passados) estruturados espacialmente (17%). Já o turnover da BDF (Figura 6B) foi explicado principalmente por todos os gradientes climáticos (atuais e passados) estruturados espacialmente (32%), seguido por estruturas espaciais não relacionadas a nenhum gradiente climático (25%) e pelo clima atual estruturado espacialmente (15%). Ao considerarmos apenas Hylidae, o turnover da BDT (Figura 6C) foi explicado principalmente por estruturas espaciais não relacionadas a nenhum fator climático (34%), seguido pelo clima atual estruturado espacialmente (25%) e pelo clima passado estruturado espacialmente (11%). O turnover da BDF (Figura 6D) possui padrão de explicação semelhante do da BDT, com pequena mudança nos valores. Ao considerarmos apenas os Leptodactylidae, o turnover da BDT foi explicado principalmente por estruturas espaciais não relacionadas a nenhum fator climático (48%), seguida por todos os gradientes climáticos (atuais e passados) estruturados

espacialmente (21%) e pelo clima atual estruturado espacialmente (12%). Já o turnover da BDF foi explicado principalmente por todos os gradientes climáticos (atuais e passados) estruturados espacialmente (36%) seguido por estruturas espaciais não relacionadas a nenhum fator climático (33%). As frações da figura 6 que não foram citadas anteriormente não foram significativas ($p>0,05$).

Já o padrão de nestedness de BDT ao considerarmos todos os anuros foi explicado significativamente apenas por fatores espaciais (11%; Figura 7A), enquanto que o de BDF para Leptodactylidae foi explicado principalmente por fatores espaciais (36%), seguido pelo clima atual estruturado espacialmente (14%). As frações da figura 7 que não foram citadas anteriormente não foram significativas ($p>0,05$).

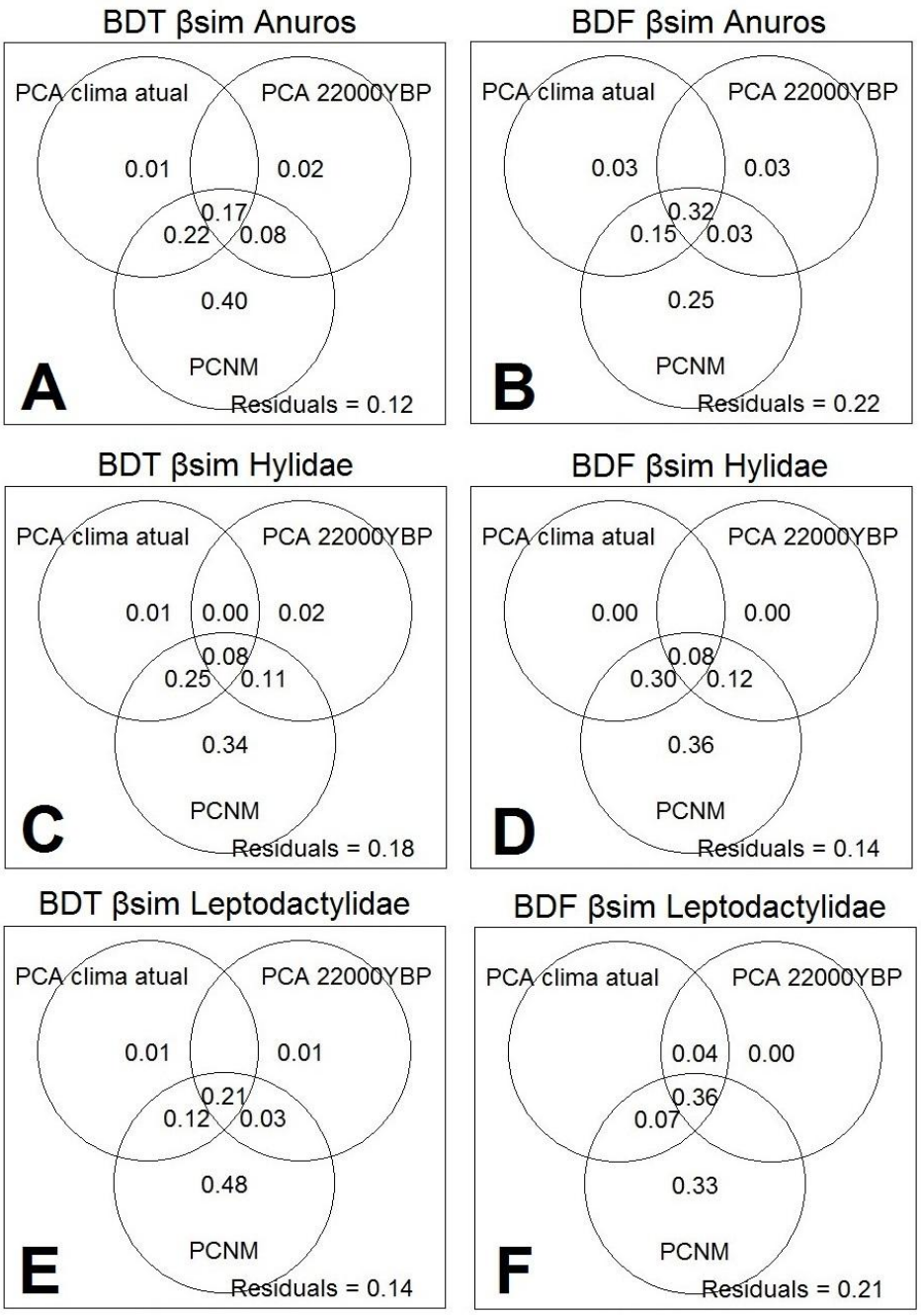

Figura 6. Partição de variância entre gradientes climáticos atuais (PCA clima atual), passados (PCA 22000AP) e variáveis espaciais (PCNM), considerando a variação da diversidade beta gerada por substituição de espécies (βsim) como variável resposta. A e B) resultado da análise considerando todas as espécies de anuros no cálculo de βsim. C e D) resultado da análise considerando apenas Hylidae. E e F) resultado da análise considerando apenas Leptodactylidae.

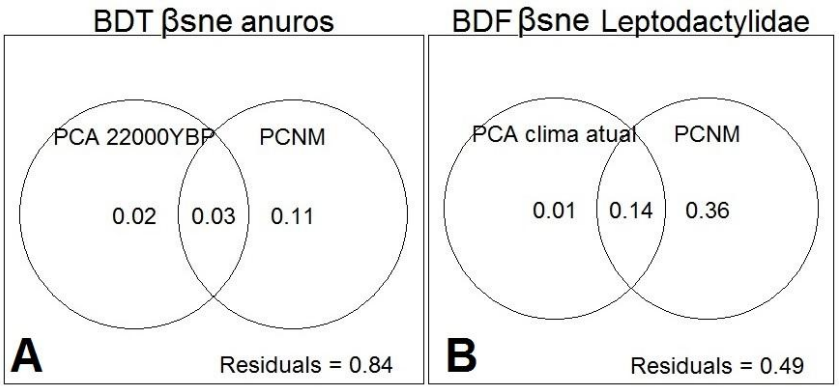

Figura 7. Partição de variância entre gradientes climáticos atuais (PCA clima atual) ou passados (PCA 22000AP) e variáveis espaciais (PCNM), considerando a variação da diversidade beta gerada por aninhamento (βsne) como variável resposta. A) resultado da análise considerando todas as espécies de anuros no cálculo de βsne. C e D) resultado da análise considerando apenas Leptodactylidae.

Discussão

Podemos ver nos resultados que grande parte da BDT e BDF de anuros no Brasil, na escala analisada, é gerada por turnover. Baselga et al. (2012) concluíram que ao sul da latitude +37, a BDT é gerada principalmente por turnover devido a maior estabilidade climática. Como resultado da alta correlação entre BDT e BDF (Leprieur et al. 2011), esperávamos que o turnover também fosse o principal fenômeno gerador de variação na diversidade beta filogenética ao sul da latitude +37. Esse padrão é resultado da diferença entre o clima atual e passado, mais especificamente do último máximo glacial (aproximadamente 22000AP). Em áreas menos estáveis (maior variação entre clima atual e passado), há perda das espécies mais sensíveis devido a limitações fisiológicas em mudanças climáticas extremas, o que resulta em variação na riqueza de espécies associada ao padrão de nestedness (Svenning et al. 2011, Baselga et al. 2012, Silva et al. 2014). Já em áreas mais estáveis (menor variação climática), há maior estabilidade das populações e presença de áreas que serviram de refúgio durante as mudanças climáticas, o que resulta em maior especiação e substituição espacial (turnover) na composição de espécies (Svenning et al. 2011, Baselga et al 2012, Silva et al. 2014).

O gradiente climático de temperatura, tanto atual quanto do último máximo glacial, explicou grande parte do padrão de turnover da BDT e BDF. Porém, em nenhum caso houve importância isolada desse fator (sem efeito espacial), pois em escalas continentais e globais o clima está sempre estruturado espacialmente. A principal estruturação espacial da temperatura está na latitude e o padrão de diversidade relacionado a ela pode ser explicado pela disponibilidade de água e energia (Hawkins et al. 2003) ou tolerâncias fisiológicas das espécies (Currie et al. 2004). Sabe-se do padrão global de maior diversidade alfa próximo à latitude zero em diversos grupos, inclusive em anuros, e sua explicação está associada principalmente aos processos de especiação,

extinção e dispersão (Hawkins & Diniz-Filho 2004, Pyron & Wiens 2015). Para anuros, houve maior especiação em áreas tropicais, maior extinção em áreas temperadas e maior dispersão de áreas temperadas para as tropicais do que o inverso (Pyron & Wiens 2015). Áreas tropicais são mais estáveis do que as temperadas ao considerarmos as mudanças climáticas históricas, o que permite maior estabilidade das populações e consequentemente maior especiação. Já áreas temperadas sofrem mudanças climáticas mais extremas, como avanço de calotas polares, causando extinção das espécies menos tolerantes (Svenning et al. 2011, Baselga et al. 2012). Esses processos geram variação não só na diversidade alfa, mas também na beta, principalmente na substituição espacial de espécies e linhagens ao longo dos gradientes climáticos em grandes escalas estruturados espacialmente conforme mostram nossos resultados.

Outra estruturação espacial do clima em escala continental está nos domínios morfoclimáticos brasileiros (*sensu* Ab'Saber 1977). Apesar dos scores das ordenações de βsim taxonômico e filogenético serem contínuos, podemos observar três grandes grupos de localidades com scores semelhantes na Figura 3, os quais possuem limites semelhantes a alguns domínios morfoclimáticos: a primeira corresponde à região Amazônica, a segunda a parte da diagonal seca da América do Sul (Cerrado e Caatinga) e a terceira a Mata Atlântica, Floresta de Araucárias e Pampas juntos. Sabe-se que durante o Pleistoceno houve contração das áreas de floresta durante máximos glaciais, as quais foram restritas a regiões com variações climáticas menos extremas (algumas áreas na Amazônia e Mata Atlântica), onde houve maior estabilidade das populações e consequente especiação (Vuilleumier 1971, Brown et al. 1974, Vasconcelos et al. 2014). Já as áreas mais abertas, frias e secas se expandiram, causando extinção local de várias espécies intolerantes a mudanças climáticas mais severas e diversificação das linhagens tolerantes. Isso gerou históricos biogeográficos distintos em regiões com estabilidade

climática diferente e, consequentemente, variação na composição de espécies e linhagens entre elas (Vuilleumier 1971, Vasconcelos et al. 2010, 2011, Silva et al. 2014, Pyron & Wiens 2015).

Gradientes climáticos atuais estruturados espacialmente explicaram boa parte da porcentagem de variação de βsim taxonômico e filogenético em todos os casos. As porcentagens de variação representadas em conjunto pelo clima atual e passado é resultado da alta correlação entre eles, o que ocorre principalmente em áreas tropicais onde, em geral, a variação climática entre o passado e presente foi menor do que áreas temperadas (Baselga et al. 2012). Porém, houve importância significativa do clima do último máximo glacial ao considerarmos apenas Hylidae. Anuros possuem a maior diversidade de modos reprodutivos entre os tetrápodes, os quais dependem da umidade ambiental devido à sensibilidade de dessecação (Haddad & Prado 2005). O grau de dependência de água difere entre os diversos modos, variando desde os mais dependentes de água (ovos direto na água) até desenvolvimento direto de ovos depositados no chão de florestas (Haddad & Prado 2005). Ao considerarmos apenas Hylidae e Leptodactylidae, além da diferença no hábito (Hylidae predominantemente arborícolas e Leptodactylidae terrestres), observamos que Leptodactylidae apresenta modos reprodutivos com maior independência da água do que Hylidae (Prado et al. 2002, Haddad & Prado 2005). A reprodução é essencial para o estabelecimento de populações e como os hylideos são mais dependentes de regiões úmidas para a reprodução e de áreas florestadas para dispersão, mudanças climáticas do Pleistoceno (representada pelo último máximo glacial) foram refletidas no padrão de diversidade beta apenas desse grupo (Haddad & Prado 2005, Araújo et al 2008).

Grande parte da variação de βsim estruturada espacialmente foi consequência do clima estruturado espacialmente. Porém, ainda há explicação de fatores espaciais não

associados a nenhum padrão climático, os quais podem ser resultados de limitações na dispersão associadas a grande distância entre as unidades amostrais (Nekola & White 1999, Hubbell 2005, Jacobson & Peres-Neto 2010). Um fator não considerado nesse estudo que pode gerar variação na composição de espécies estruturada espacialmente devido a limitações na dispersão é o relevo (Melo et al 2009, Weinstein et al. 2014, Silva et al. 2014). Apesar de diversos estudos mostrarem que a altitude é um importante fator para os padrões de diversidade beta, não incluímos nesse estudo, pois está fortemente correlacionada com a temperatura. Além disso, Melo et al. (2009) e Baselga et al. (2012) mostraram que a importância isolada da altitude para a variação da diversidade beta na América do Sul se deve ao Andes, o qual não consideramos nesse estudo. Apesar de não haver cadeias de montanhas tão extensas e com desníveis tão grandes quanto os Andes no Brasil, o relevo não é heterogêneo, com desníveis que impõe limitações na dispersão para alguns grupos com menor capacidade de dispersão, como anuros (Valdujo et al. 2012, Silva et al. 2014, Vasconcelos et al. 2014). O ideal nesse caso é utilizar a altitude como base para criar uma camada de resistência que a paisagem impõe a dispersão, determinando que áreas com relevo mais heterogêneo seriam mais difíceis de atravessar do que áreas mais planas, a fim de criar uma matriz de distâncias menos custosas representando possíveis limitações do relevo na dispersão histórica (Weinstein et al. 2014).

Em geral, os padrões de BDT e BDF foram semelhantes devido à correlação entre eles. Ambas seriam iguais apenas se as distâncias filogenéticas entre todas as espécies fossem as mesmas (filogenia em estrela), o que não é o caso de anuros (Pyron & Wiens 2011). Segundo Graham & Fine (2008), encontraríamos baixa BDT e BDF caso todas as espécies fossem amplamente distribuídas pelas áreas amostrais e a composição de espécies por substituição ou aninhamento variasse pouco espacialmente.

Caso as espécies possuam distribuição geográfica pequena em relação ao universo amostral do estudo, porém são próximas filogeneticamente, encontraríamos alta BDT e baixa BDF. Caso as espécies possuam distribuição geográfica pequenas e sejam distantes filogeneticamente, tanto a BDT quanto a BDF seria alta. Baseado na composição de espécies de anuros, podemos dividir áreas continentais (como a América do Sul), ou até mesmo áreas menores (como domínios morfoclimmáticos ou ecoregiões) em regiões biogeográficas com espécies distintas (Vasconcelos et al. 2011, 2014). Esse padrão mostra que poucas espécies de anuros são amplamente distribuídas, e a maioria está restrita a determinadas regiões biogeográficas, resultando em alta BDT (Vasconcelos et al. 2011, 2014). Muitas das linhagens de anuros são exclusivas de determinadas regiões biogeográficas devido aos históricos evolutivos diferentes, o que também resulta em alta BDF (Pyron & Wiens 2015). Portanto, a especiação em regiões com diferentes climas associados à limitação na dispersão resulta na alta importância de gradientes climáticos e estruturas espaciais tanto na BDT quanto na BDF, como mostram nossos resultados.

A BDT e BDF de anuros no Brasil são geradas principalmente por substituição espacial de espécies e linhagens. Concluímos que gradientes climáticos (principalmente de temperatura) atuais e passados estruturados espacialmente explicam grande parte das variações de composição de espécies em grandes escalas espaciais devido aos processos históricos de especiação, extinção e limitações na dispersão. Através de nossos resultados podemos reforçar a importância de se decompor a matriz reposta em subconjuntos de espécies com características semelhantes, pois nos permite identificar quando e porque varia a importância de determinado processo. Também reforçam a importância de se decompor os índices de diversidade beta para facilitar a identificação de padrões e suas explicações.

Conclusão geral

Podemos ver em nossos resultados a importância de utilizar os diferentes componentes dos índices de diversidade beta em diferentes escalas espaciais, o que nos permite identificar se a variação na composição de espécies é resultado de substituição ou perda/ganho de espécies. Mostram também que decompor a comunidade em grupos funcionais semelhantes é essencial ao se testar quais fatores explicam a variação de "turnover" e "nestedness", pois dentro de um mesmo grupo taxonômico há subgrupos que respondem de forma distinta a fatores ambientais e espaciais. Além disso, reforçamos a importância de gradientes de vegetação na variação da diversidade beta em pequenas escalas espaciais e mostramos como fatores históricos relacionados ao clima geram os padrões atuais em grandes escalas espaciais.

DIFERENÇAS NA IMPORTANCIA DOS DIFERENTES PROCESSOS EM DE ESCALAS ESPACIAIS PEQUENAS (CAP 1) E GRANDES (CAP 2): DISCUTIR MAIS

Ao identificarmos como variações no ambiente explicam variações em metacomunidades, podemos prever o impacto de mudanças ambientais, como conversão da cobertura de solo original, em comunidades e ecossistemas. Isso também nos permite fazer o inverso: monitorar qualidade do ambiente através da composição de espécies ou estrutura da comunidade encontrada, após identificar qual grupo de espécies é mais sensível a mudanças ambientais (Landeiro et al. 2014). Isso é importante para a região estudada no primeiro capítulo (Serra da Bodoquena), a qual apesar de ter um parque nacional delimitado, sofre com a perda de vegetação nativa, principalmente florestas estacionais (WWF 2012).

Recomendamos que futuros estudos que buscam explicar os padrões de diversidade beta em qualquer escala geográfica utilizem fatores espaciais representados

também por matrizes de distâncias menos custosas entre as unidades amostrais geradas a partir de camadas de resistência do relevo. Isso possibilitaria comparar a importância de distâncias geográficas em linha reta e por caminhos menos custosos e avaliar também o efeito de barreiras geográficas nas limitações de dispersão (Weinstein et al 2014).

Literatura citada

Ab'Saber A. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Geomorfologia 52: 1-21.

Algarte VM, Rodrigues L, Landeiro VL, Siqueira T, Bini LM. 2014. Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? Hydrobiologia 722: 279–290

Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC & Swenson NG. 2011.Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. Ecology Letters 14: 19–28.

Araújo MB, Nogués-Bravo D, Diniz-Filho JAF, Haywood AM, Valdes PJ & Rahbek C. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. Ecography 31: 8–15.

Atauri JA & Lucio JV. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. Landscape Ecology 16: 147–159.

Babbit KJ, Veysey JS & Tanner GW. 2010. Measuring habitat. In: Amphibian ecology and conservation (Ed. CK Dodd Jr.), pp. 299-315. New York, Oxford University press.

Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology Biogeography 19: 134–143.

Baselga A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Global Ecology and Biogeography 21(12): 1223–1232.

Baselga A, Rodriguez CG & Lobo JM. 2012. Historical Legacies in World Amphibian Diversity Revealed by the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. PLoS ONE 7(2): e32341. doi:10.1371/journal.pone.0032341.

Baselga A, Orme D, Villeger S, De Bortoli J & Leprieur F. 2013. betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3, http://CRAN.R-project.org/package=betapart.

Bastazini CV, Munduruca JFV, Rocha PLB & Napoli F. 2007. Which environmental variables explain changes in anuran community composition? A case study in the restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. Herpetologica 63: 459-471.

Blanchet FG, Legendre P & Borcard D. 2008. Forward selection of explanatory variables. Ecology 89(9): 2623–2632.

Bongers T & Ferris H. 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. Trends in Ecology and Evolution 14: 224–28.

Borcard D, Legendre P & Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 73: 1045–1055.

Borcard D. & Legendre P. 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites. Environmental and Ecological Statistics 1: 37–61.

Borcard D. & Legendre P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. Ecological Modelling 153: 51-68.

Borcard D, Gillet F. & Legendre P. 2011. Numerical ecology with R.. Springer, New York, 306 pp.

Brown KS, Sheppard PM, Turner JRG. 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in Heliconius butterflies. Proceedings of the Royal Society of London B 187: 369-378.

Buskirk JV. 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. Ecology 86(7): 1936–1947.

Chase JM & Myers JA. 2011.Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. Philosophical Transactions of the Royal Society B 366: 2351–2363.

Crump ML & Scott NJ. 1994. Visual encounter surveys. In: Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians (Eds. Heyer WR et al.), pp. 84-92. London: Smithsonian Institution Press.

Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guégan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E & Turner JRG. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. Ecology Letters 7: 1121-1134.

Dias-Terceiro RG, Kaefer IL, Fraga1 R, Araujo MC, Simões PI & Lima AP. 2015. A Matter of Scale: Historical and Environmental Factors Structure Anuran Assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. Biotropica 47(2): 259–266.

Diniz-Filho JAF, Siqueira T, Padial AA, Rangel TF, Landeiro VL & Bini LM. 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. Oikos 121: 201–210.

Dray S, Pélissier R, Cputeron P, Fortin MJ, Legendre P, Peres-Neto PR, Bellier E, Bivand R, Blanchet FG, De Caceres M, Dufour AB, Heegaard E, Jombart T, Munoz F, Oksanen J, Thioulouse J & Wagner HH. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. Ecological Monographs 82(3): 257–275.

Dray S, Legendre P & Blanchet G. 2013. packfor: Forward Selection with permutation. R package version 0.0-8/r109. http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/

Enge KM. 2001. The pitfalls of pitfall traps. Journal of Herpetology 35: 467–478.

Ficetola GF, Rondinini C, Bonardi A, Katariya V, Padoa-Schioppa E & Angulo A. 2014. An evaluation of the robustness of global amphibian range maps. Journal of Biogeography 41: 211-212.

Frost DR. 2015. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. Electronic Database accessible at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA.

Gibbs JP. 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. Landscape Ecology 13: 263–268.

Graham CH & Fine PVA. 2008. Phylogenetic beta diversity: linkin ecological and evolutionary processes across space and time. Ecology Letters 11: 1265-1277.

Haddad CFB & Prado CPA. 2005. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. Bioscience 55(3): 207 217.

Hawkins BA, Fiel R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kauhman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE & Turner JRG. 2003. Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. Ecology 84(12): 3105-3117.

Hawkins BA & Diniz-Filho JAF. 2004. 'Latitude' and geographic patterns in species richness. Ecography 27: 268– 272.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25: 1965–1978.

Hubbel SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton Univ. Press, 375 pp.

Hubbell SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology 19: 166–172.

Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415–427.

Jacobson B & Peres-Neto PR. 2010. Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go? Landscape Ecology 25: 495–507.

Keller A, Rodel MO, Linsenmark KE & Grafe TU. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. Journal of Animal Ecology 78: 305-314.

Laliberté E. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. Ecology 89: 3232-3237.

Landeiro VL. 2009. Introdução ao uso do programa R. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Pesquisas em Ecologia, 42 pp.

Landeiro VL, Waldez F & Menin M. 2014. Spatial and environmental patterns of Amazonian anurans: Differences between assemblages with aquatic and terrestrial reproduction, and implications for conservation management. Natureza e Conservação 12(1): 42-46.

Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology 74(6): 1659-1673.

Legendre P & Fortin MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio 80: 107-138.

Legendre P, Borcard D & Peres-Neto P. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. Ecological Monographs 75: 435-450.

Legendre P, Borcard D & Peres-Neto P. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. Ecology 89: 3238-3244.

Legendre P, Mi X, Ren H, Ma K, Yu M, Sun IF. 2009. Partitioning beta diversity in a sub-tropical broad-leaved forest in China. Ecology 90: 663–674.

Legendre P, Borcard D & Roberts DW. 2012. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. Ecology 93: 1234-1240.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M & Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7: 601-613.

Leprieur F, Albouy C, Bortoli J, Cowman PF, Bellwood DR & Mouillot D. 2012. Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between "true" turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. PLoS ONE 7(8): e42760. doi:10.1371/journal.pone.0042760.

Lindo Z &Winchester NN. 2009. Spatial and environemntal factores contributing to patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite diversity across spatial scales. Oecologica 160: 817-825.

Melo AS, Rangel TFLVB & Diniz-Filho JAF. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. Ecography 32: 226–236.

Mouquet N, Gravel D, Massol F & Calcagno V. 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. Ecology Letters 16: 1–8.

Nekola JC & White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. Journal of Biogeography 26: 867–878.

Ochoa-Quintero JM, Gardner TA, Rosa I, Ferraz SFB & Sutherland WJ. 2015. Thresholds of species loss in Amazonian deforestation frontier landscapes. Conservation Biology 29(2):440-451.

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake, ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'Amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wetengel WW, Hedao P & Kassem KR. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. Bioscience 51: 933-938.

Oksanen J F, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH & Wagner H. 2015. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1. http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Ozkan K, Svenning JC & Jeppesen E. 2013. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales. Journal of Animal Ecology 82: 266–274.

Peel MC, Finlayson BL & Mcmahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth Systems Science 11: 1633–1644.

Pélissier R, Couteron P & Dray S. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. Ecology 89: 3227-3232.

Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S & Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. Ecology 87: 2614–2625.

Peres-Neto PR, Leibold MA & Dray S. 2012. Assessing the effects of spatial contingency and environmental filtering on metacommunity phylogenetics. Ecology 93(8): S14-S30.

Prado CPA, Uetanabaro M, Haddad CFB. 2002. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization towards terrestriality in the genus. Copeia 2002: 1128–1133.

Pyron RA, Wiens JJ. 2011. A large-scale phylogeny of amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Molecular Phylogenetics and Evolution. 61: 543–583.

Pyron RA, Wiens JJ. 2015. Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian diversity. Proceedings of the Royal Society B 280: 20131622. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1622

Quantum GIS Development Team. 2014. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.osgeo.org.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.

Ricklefs RE. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. Ecology 87(7): S3-S13.

Rójas-Ahumada DP, Landeiro VL & Menin M. 2012. Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. Austral Ecology 37: 865–873.

Silva FR, Almeida-Neto M & Arena MCN. 2014. Amphibian beta diversity in the brazilian atlantic forest: constrasting the roles of historical events and contemporary conditions at differente spatial scales. PLoS ONE 9(10): e109642. doi:10.1371/journal.pone.0109642.

Siqueira T, Bini LM, Roque FO, Couceiro SRM, Trivinho-Strixino S & Cottenie K. 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. Ecography 35: 183–192.

Soberon J. 2007 Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecological Letters 10: 1115–1123.

Souza FL, Martins FI & Raizer J. 2014. Habitat heterogeneity and anuran community of an agroecosystem in the Pantanal of Brazil. Phyllomedusa 13(1): 41–50

Svenning JC, Flojgaard C & Baselga A. 2011. Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multisacale deconstruction. Journal of Animal Ecology 80: 393-402.

Tuomisto H & Ruokolainen K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. Ecology 87: 2697-2708.

Tuomisto H & Ruokolainen K. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Reply. Ecology 89: 3244-3256.

Uetanabaro M, Souza FL, Landgref-Filho P, Beda AF & Brandão RA. 2007. Anfíbios e répteis do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. Biota Neotropica. 7(3): 279-289.

Vasconcelos TS, Santos TG, Haddad CFB & Rossa-Feres DC. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. Journal of Tropical Ecology 26: 423–432.

Vasconcelos TS, Rodríguez MA & Hawkins BA. 2011. Biogeographic Distribution Patterns of South American Amphibians: A Regionalization Based on Cluster Analysis. Natureza & Conservação 9(1): 67-72.

Vasconcelos TS, Prado VHM, da Silva FR & Haddad CFB. 2014. Biogeographic Distribution Patterns and Their Correlates in the Diverse Frog Fauna of the Atlantic Forest Hotspot. PLoS ONE 9(8): e104130. doi:10.1371/journal.pone.0104130

Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. The Quarterly Review of Biology 85(2): 183–206.

Valdujo PH, Carnaval ACOQ & Graham CH. 2012. Environmental correlates of anuran beta diversity in the Brazilian Cerrado. Ecography 35: 001–010.

Vuilleumier BS. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173: 771–779.

Weinstein BG, TInoco B, Parra JL, Brown LM, McGuirre JA, Stiles FG & Graham C. 2014. Taxonomic, phylogentic and trait beta diversity in south American hummingbirds. The American Naturalist 184(2): 211-224.

Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecological Monographs 30: 279–338.

Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213–251.

WWF – World Wildlife Fundation. 2012. Monitoramento das alterações da cobertura vegetal e uso do solo na Bacia do Alto Paraguai 2008-2012. Disponível em: http://www.wwf.org.br/informacoes/?33122/monitoramento-da-cobertura-vegetal-da-bacia-do-alto-paraguai-2008-a-2012 (último acesso em 28/05/2015).

Xavier AL & Napol MF. 2011. Contributoin of environmental variables to anuran community structure in the Caatinga domain of Brazil. Phyllomedusa 10(1): 45-64.