

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

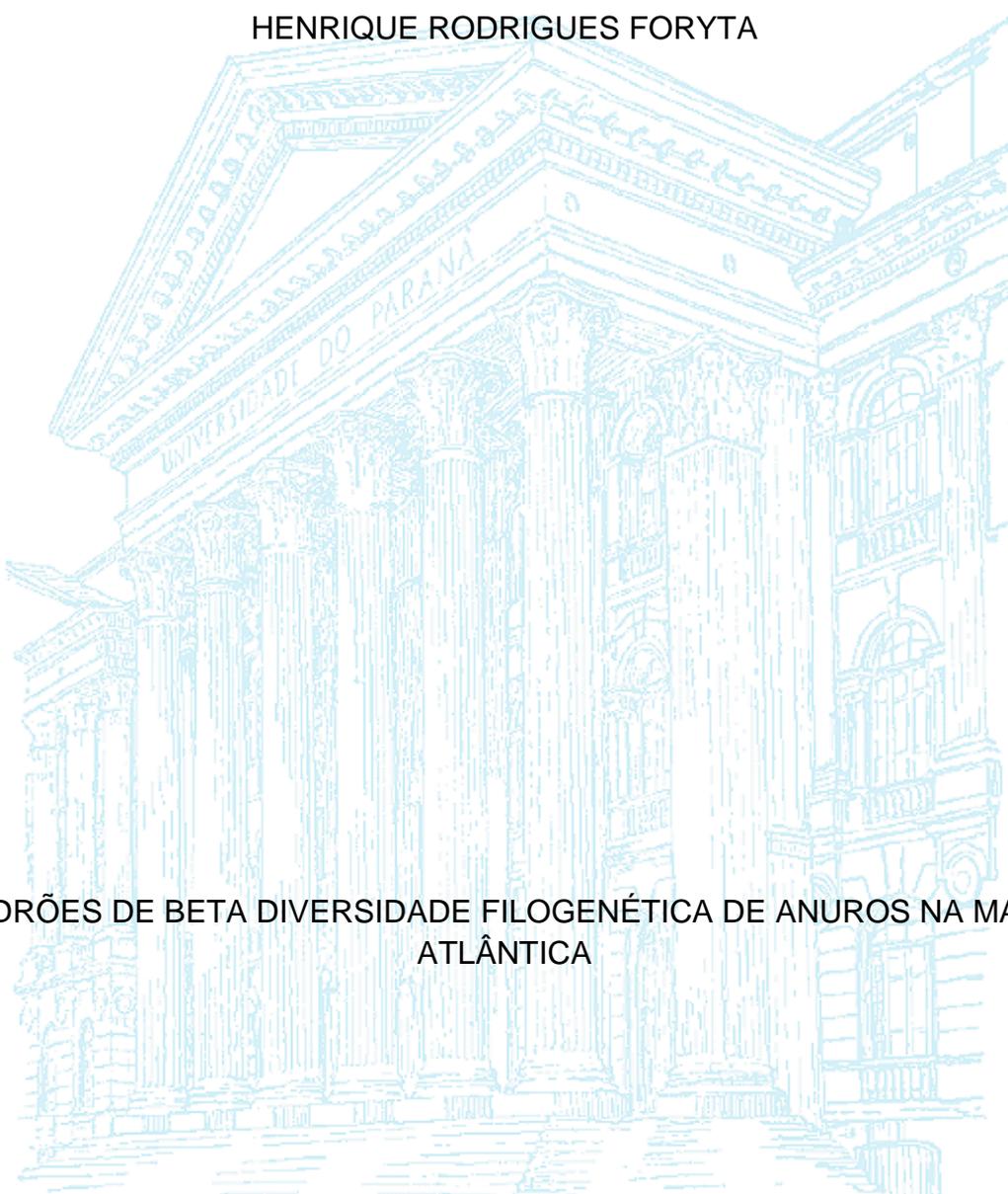
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HENRIQUE RODRIGUES FORYTA

PADRÕES DE BETA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA DE ANUROS NA MATA  
ATLÂNTICA

CURITIBA  
2015

HENRIQUE RODRIGUES FORYTA



PADRÕES DE BETA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA DE ANUROS NA MATA ATLÂNTICA

Trabalho de Conclusão do Curso de Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, apresentado como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura.

CURITIBA  
2015

## TERMO DE APROVAÇÃO

HENRIQUE RODRIGUES FORYTA

PADRÕES DE BETA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA DE ANUROS DA MATA  
ATLÂNTICA

Trabalho de conclusão de curso aprovado como requisito parcial para obtenção  
do grau de Bacharel em ciências biológicas pela Universidade Federal do  
Paraná.

### BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura  
Departamento de Zoologia Universidade Federal do Paraná  
Presidente da Banca

---

Prof. Dr. Marcio Roberto Pie  
Departamento de Zoologia Universidade Federal do Paraná

---

Ms. Lucas Batista Crivelari  
Doutorando UNESP S.J. Rio Preto

Curitiba  
2015

## RESUMO

Os padrões atuais de distribuição das espécies são influenciados por processos históricos e contemporâneos que atuam em diferentes escalas de tempo e espaço. Uma abordagem que pode ser utilizada para a avaliação da variação da riqueza de espécies é quantificá-la, através do cálculo da beta diversidade. A beta diversidade taxonômica representa a variação na composição de espécies entre áreas, enquanto que a filobetadiversidade, a variação na composição filogenética entre áreas. No entanto, é sabido que as variações na beta diversidade taxonômica e filogenética podem ser geradas por dois fenômenos que tem como causas processos contrastantes, o *turnover* e o aninhamento. Com o objetivo de compreender os fatores que influenciam a distribuição espacial da riqueza de anuros na Mata Atlântica foram analisadas a beta e filobetadiversidade global e seus componentes. Os resultados mostram que a distribuição de anuros na Mata Atlântica é estruturada espacialmente, apesar de não apresentar um padrão latitudinal claro. Com a partição dos componentes foi possível observar que ambos influenciam a variação encontrada na Mata Atlântica, porém o *turnover* tem mais influência.

**Palavras-chave:** Beta diversidade de anuros, *Turnover* e Aninhamento filogenético, Padrões de distribuição.

## ABSTRACT

The current distribution patterns of the species are influenced by historical and contemporary processes that operate at different scales of time and space. One approach that can be used for assessment of the variation in richness is quantified there by calculating the beta diversity. The beta taxonomic diversity is the variation in the species composition between areas, while filobetadiversidade, variation in composition among phylogenetic areas. However, it is known that variations in the beta taxonomic and phylogenetic diversity can be generated by two phenomena whose causes contrasting processes, turnover and nesting. In order to understand the factors influencing the spatial distribution of the wealth of frogs in the Atlantic Forest were analyzed beta and global filobetadiversidade and its components. The results show that the distribution of frogs in the Atlantic Forest is spatially structured, although not present a clear latitudinal pattern. With the partition of the components was observed that both influence the variation found in the Atlantic Forest, but the turnover has more influence.

**Keywords:** Beta diversity of frogs, Turnover and phylogenetic nesting, distribution patterns.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Mapa de distribuição da Mata Atlântica no território Brasileiro.....	12
Figura 2 (a) Padrão espacial de riqueza de anuros na Mata Atlântica. (b) Variação do valor de beta diversidade média ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores e as cores mais frias indicam valores menores.....	15
Figura 3 (a) Variação do valor do componente turnover da beta diversidade ao longo da Mata Atlântica. (b) Variação do valor do componente de aninhamento da beta diversidade ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores do componente em relação as cores mais frias. ....	16
Figura 4 Relação entre os componentes turnover e aninhamento da beta diversidade de anuros na Mata Atlântica. Valores maiores do que 0.5 (cores mais quentes) indicam que o componente turnover é mais explicativo na célula, enquanto, valores abaixo de 0.5 (cores mais frias) indicam que o componente aninhamento é mais explicativo na célula. ....	16
Figura 5 (a) Padrão espacial de diversidade filogenética de anuros na Mata Atlântica. (b) Variação do valor de beta diversidade filogenética média de anuros ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores e as cores mais frias indicam valores menores. ....	17
Figura 6 (a) Variação espacial do componente turnover da beta diversidade filogenética de anuros ao longo da Mata Atlântica. (b) Variação espacial do valor do componente de aninhamento da beta diversidade filogenética de Anuros ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores do componente em relação as cores mais frias. ....	18
Figura 7 Relação entre os valores de turnover e aninhamento filogenético de Anura na Mata Atlântica. Valores maiores do que 0.5 (cores mais quentes) indicam que o componente turnover é mais explicativo na célula, enquanto, valores abaixo de 0.5 (cores mais frias) indicam que o componente aninhamento é mais explicativo na célula. ....	18

## Sumário

1. <b>INTRODUÇÃO</b> .....	8
2. <b>OBJETIVOS</b> .....	11
3. <b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	12
3.1. Base de dados .....	12
3.2. Beta diversidade e Filobetadiversidade.....	13
4. <b>RESULTADOS</b> .....	15
4.1. Beta diversidade Taxonômica .....	15
4.2. Beta diversidade Filogenética .....	17
5. <b>DISCUSSÃO</b> .....	19
6. <b>CONCLUSÃO</b> .....	21
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	22

## 1. INTRODUÇÃO

A diversidade biológica não é distribuída homoganeamente no espaço geográfico. Um dos mais antigos e fundamentais padrões de distribuição descritos é o aumento da diversidade biológica à medida que se aproxima da região tropical (Brown & Lomolino, 1998). Esses padrões de riqueza decorrentes da variação espacial são formados tanto por processos históricos quanto contemporâneos (Wiens & Donoghue, 2004) e, por isso, tem efeitos em diferentes escalas de tempo e espaço (Willig et al., 2003). Por exemplo, o gradiente latitudinal de riqueza tem sido explicado tanto por processos históricos, associados a variação nas taxas de extinção e especiação (amplas escalas de tempo) (Wiens, 2007), quanto por processos ecológicos, associados ao clima e a produtividade da área (escalas de tempo menores) (Hawkins et al., 2003).

A variação espacial na riqueza de espécies é um padrão geral, ocorrendo em diversos grupos animais e vegetais, em diferentes escalas de espaço e tempo, os processos e mecanismos que produzem essas variações espaciais da riqueza de espécies podem ser a chave para uma melhor compreensão de como a riqueza de espécies varia, uma questão recorrente na ecologia e evolução (Sutherland et al., 2013). Nesse contexto de análise da variação espacial da riqueza, uma das abordagens mais utilizadas tem sido quantificar a variação da riqueza ao longo de um gradiente espacial ou entre todas as comunidades em uma área delimitada, em uma abordagem de beta diversidade (Koleff et al., 2003, Anderson et al., 2011).

A beta diversidade pode ser definida como a variação na composição de espécies entre áreas (Tuomisto, 2010). Essa variação pode ser calculada por inúmeros índices, que levam em consideração o número de espécies compartilhada entre duas áreas e o número de espécies única de cada área (Anderson et al., 2011). Dessa forma, é possível descrever a variação da composição de espécies entre áreas ou ao longo de um gradiente, ou seja, o cálculo da beta diversidade permite quantificar o quão similares ou dissimilares são as comunidades em relação a composição de suas espécies (Baselga, 2010; Tuomisto, 2010; Anderson et al., 2011). Em suma, a beta diversidade é uma forma de se capturar o padrão de distribuição espacial apresentado pela riqueza de espécies (Koleff et al., 2003).

No entanto, as descrições clássicas de beta diversidade não levam em consideração a história evolutiva dos grupos, sendo assim, fazem apenas inferências sobre processos que produzem variação na diversidade taxonômica (Peixoto et al., 2013; Graham & Fine, 2008), sem nenhum tipo de inferência sobre a história evolutiva dessas espécies. Assim, é possível que duas comunidades tenham um beta diversidade taxonômica (clássica) alta, ou seja, tenham composições completamente diferentes, mas cujos grupos compartilhem a mesma história evolutiva (mesmos gêneros, ou famílias, por exemplo), levando a pouca variação evolutiva nessas comunidades (Peixoto et al., 2013).

Uma proposta recente descreve formas para se incorporar a história evolutiva dos grupos para se quantificar a beta diversidade, a filobetadiversidade. A filobetadiversidade mede a distância filogenética entre duas comunidades, considerando como distância filogenética o comprimento dos ramos da filogenia que separam as espécies que compõem estas duas comunidades (Graham & Fine, 2008). Em outras palavras, a filobetadiversidade nada mais é do que a incorporação de uma dimensão temporal ao cálculo da beta diversidade clássica. Sendo assim, torna-se viável calcular a variação no grau de compartilhamento da história evolutiva entre duas (ou mais) comunidades, tornando possível uma maior compreensão da influencia de fatores evolutivos nos padrões filogenéticos de distribuição das comunidades atuais (Graham & Fine, 2008; Peixoto et al., 2013).

No entanto, as variações na beta diversidade podem ser geradas por dois fenômenos, *turnover* e aninhamento. Nas variações de riqueza por *turnover*, também conhecido por *turnover*-espacial, ocorre a troca de uma espécie por outra entre duas comunidades ou áreas. Por sua vez, o aninhamento é quando ocorre uma perda no número de espécies ao longo de áreas subsequentes (Baselga, 2007; Anderson et al., 2011). Devido a beta diversidade ser formada por dois fenômenos que tem como causas processos contrastantes, uma abordagem proposta por Baselga (2010) permite particionar a beta diversidade e quantificar seus componentes individuais, *turnover* e aninhamento e, assim, inferir com uma maior precisão os mecanismos responsáveis pela variação da riqueza de espécies ao longo de um gradiente (Baselga, 2010).

De mesma forma, a filobetadiversidade também pode ser decomposta em dois componentes (Leprieur, 2012). Os componentes da filobetadiversidade são: o *turnover* entre linhagens, que diz respeito à diversidade gerada por substituição de linhagens entre comunidades ou áreas e a diversidade filogenética que, semelhante ao aninhamento (componente da beta diversidade clássica), diz respeito ao acréscimo na diversidade filogenética entre as comunidades ou áreas subsequentes. Assim, essa abordagem permite fazer inferências sobre a diversidade das comunidades levando em consideração a história evolutiva do pool de espécies, separando a variação produzida por diferenças entre linhagens da variação produzida por substituição de espécies. Assim, a contribuição relativa de cada componente fornece indícios do papel relativo dos processos evolutivos nas variações espaciais da diversidade (Leprieur, 2012).

A Mata Atlântica é uma floresta tropical amplamente distribuída que ocupa quase toda a costa brasileira, estendendo-se até as porções leste do Paraguai e norte da Argentina (Ribeiro et al., 2009). Porém, em território nacional é um bioma muito degradado pela fragmentação e supressão de sua área devido à ação antrópica, como o desmatamento e a expansão da fronteira agrícola. Como consequência desses impactos encontra-se atualmente reduzida a menos de 7,91% da sua área original (SOS Mata Atlântica INPE). Devido a sua extensão acompanhar um gradiente latitudinal e apresentar grande variação na altitude, a Mata Atlântica é uma floresta bem heterogênea

em relação a fatores abióticos, como temperatura média, luminosidade, pluviosidade e produtividade (Ribeiro et al., 2009). Essa heterogeneidade tem sido considerada como um fator chave para explicar a alta riqueza dessa região (Silva et al., 2014).

A Mata Atlântica é considerada um *hotspot* da biodiversidade (Myers et al., 2000). Especificamente para Anura, esse bioma contém cerca de 10 % da fauna mundial de anuros que, se encontram em sua grande parte, categorizados como “criticamente ameaçado”, “em perigo” e “vulnerável” (segundo as categorias de ameaça da IUCN), devido principalmente a pressões como perda de habitat e isolamento de populações (Urbina-Cardona & Loyola, 2008). Além disso, a Mata Atlântica apresenta um grande número de espécies endêmicas de anuro, devido a uma série de fatores, como por exemplo, a distribuição limitada de algumas espécies apenas a regiões de topo de montanha (Cruz & Feio, 2007).

Uma das hipóteses para se explicar a alta diversidade e endemismo presentes na Mata Atlântica, é a relação da ocorrência de ciclos glaciais no pleistoceno. Durante esse período ocorreram oscilações de temperatura que podem ter fragmentado a distribuição geográfica das populações limitando suas distribuições a poucas áreas que apresentaram uma maior estabilidade na temperatura, resultando no isolamento em ilhas continentais, que contribuíram para o isolamento das populações (Carnaval & Bates, 2007).

Considerando que os anuros são um grupo com dispersão limitada e no qual é possível encontrar os efeitos das oscilações do pleistoceno nas suas populações (e.g. Silva et al., 2014), os índices de beta diversidade e filobetadiversidade serão calculados e particionados em seus componentes, permitindo uma análise da variação na riqueza de espécies ao longo do bioma, tornando possível a definição dos papéis relativos dos processos evolutivos e ecológicos e a influência destes na distribuição espacial da riqueza de espécies de anuros na Mata Atlântica.

## 2. OBJETIVOS

Assim, os objetivos são descrever a variação da riqueza de espécies e a diversidade filogenética de anuros na Mata Atlântica, identificar se o padrão espacial é produzido por diferenças através de *turnover* e ou aninhamento de espécies e identificar se o padrão espacial é produzido por diferenças através de *turnover* e ou aninhamento de linhagens filogenéticas.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1. Base de dados

Foram utilizados mapas de distribuição das espécies de anuros para a obtenção dos dados de composição de espécies na Mata Atlântica. Por apresentar uma compilação prévia dos dados (como por exemplo, nativa/introduzida e existente/extinta) auxiliando o preparo da base de dados, os mapas de distribuição das espécies de anfíbios anuros foram obtidos no site da IUCN (<http://www.iucnredlist.org/>), de sua base de dados 2015.2. O mapa de delimitação da Mata Atlântica (Figura 1) foi obtido no site do Ministério do Meio Ambiente (<http://www.mma.gov.br/>). Com a utilização do programa ArcGIS (ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute) foi gerado e sobreposto ao mapa da Mata Atlântica um *grid* com quadrículas que possuem 0,5 unidades de grau (unidades amostrais). De todas as quadrículas geradas, só foram retidas aquelas que possuíam pelo menos 50% de sobreposição com a área da Mata Atlântica, deixando um total de 283 quadrículas analisadas.

Sobre o mapa da Mata Atlântica com o *grid* foram sobrepostos todos os mapas de distribuição das espécies de anura que ocorrem na Mata Atlântica. Após a sobreposição ao grid, cada espécie é determinada como presente (1) ou ausente (0) em cada célula do grid, produzindo uma matriz de presença e ausência das espécies para a mata atlântica. Desta forma, cada quadrícula produz informações sobre a riqueza e composição de espécies que formam a base de dados para as análises de beta diversidade.



Figura 1 Mapa de distribuição da Mata Atlântica no território Brasileiro.

### 3.2. Beta diversidade e Filobetadiversidade

O cálculo da beta diversidade e da filobetadiversidade foi efetuado par-a-par para cada uma das 283 células do *grid*, ou seja, para cada célula do *grid* (célula focal) foi calculada a betadiversidade par-a-par com as 8 células adjacentes a célula focal (Melo et al, 2008), e em seguida, calculada a beta e filobetadiversidade média da célula focal. Nas células associadas com os limites do bioma, um menor número de células vizinhas foi usada para o cálculo da beta diversidade na célula focal.

Para o cálculo da betadiversidade, descrevendo a variação da riqueza de espécies entre as células, foi utilizado o índice de 'Sorensen' definido como:

$$\beta_{\text{sor}} = \frac{b+c}{2a+b+c},$$

sendo, 'a' o número de espécies comuns entre as duas células, 'b' o número de espécies que ocorrem apenas na primeira célula e não na segunda célula, e 'c' o número de espécies que ocorre apenas na segunda célula e não na primeira célula (Tuomisto, 2010). Posteriormente, este índice foi particionado, como proposto por Baselga (2010), em *turnover*, substituição de espécies entre as células, e aninhamento, diminuição subsequente na riqueza de espécies entre as células (Baselga, 2010).

Para o cálculo da betadiversidade filogenética, que descreve a variação na composição filogenética entre as células, foi utilizado o índice PhyloSor, um índice análogo ao índice de Sorensen, que leva em consideração a proporção de ramos compartilhados entre as células (Graham & Fine, 2008). Em seguida, este índice também foi particionado (Leprieur et al., 2012) em *turnover* filogenético, que representa a substituição de linhagens entre células, e a diversidade filogenética, que representa o acréscimo ou decréscimo na diversidade filogenética entre as células (Leprieur et al., 2012). Como uma forma de determinar o papel relativo do *turnover* e do aninhamento para o valor total da beta diversidade foi calculado, para cada célula, uma razão entre o componente *turnover* e o valor total de beta (filobeta) diversidade. Assim, valores maiores do que 0,5 indicam que na célula em análise o componente *turnover* supera o componente aninhamento. Já, valores menores do que 0,5 indicam que o componente aninhamento é maior na célula.

A filogenia utilizada foi a de Pyron & Wiens (2011). Essa filogenia tem 2871 espécies e, como é datada, os comprimentos dos ramos efetivamente representam a divergência de tempo entre as espécies. Como é necessário que as espécies que ocorrem na base de dados e da filogenia sejam congruentes, a filogenia foi podada para conter apenas as espécies que estão presentes na base de dados.

Os cálculos e o particionamento da betadiversidade, taxonômica e filogenética, foram realizados no programa R 3.2.2 (R Development Core

Team, Vienna, Austria. ISBN 3-90051 07-0, URL <http://www.R-project.org/>), utilizando o pacote betapart (Baselga et al., 2013).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Beta diversidade Taxonômica

A riqueza de espécies de anuros é estruturada espacialmente na Mata Atlântica (Figura 2a) embora sem um padrão latitudinal claro. A maior riqueza de espécies ocorre na região do estado do Rio de Janeiro (Figura 2a). A variação espacial na beta diversidade indica transições ao longo de toda a região da Mata Atlântica, com valores, em sua maioria, bastante homogêneos. No entanto, o limite norte possui mudanças menores na composição de espécies em relação ao restante da área (Figura 2b).

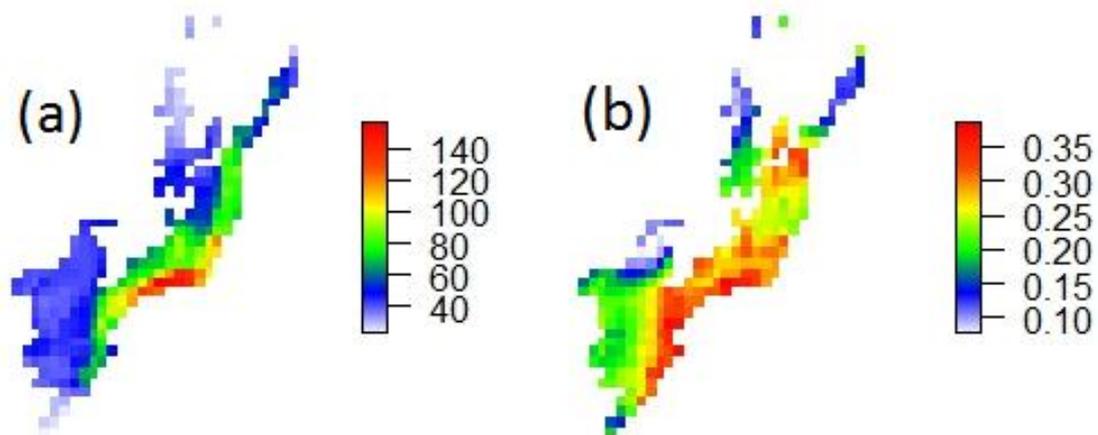


Figura 2 (a) Padrão espacial de riqueza de anuros na Mata Atlântica. (b) Variação do valor de beta diversidade média ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores e as cores mais frias indicam valores menores.

A partição do valor de beta diversidade média de cada célula em seus componentes, *turnover* (Fig 3a) e aninhamento (Fig 3b), indica que existem dois grupos grandes de áreas em que o *turnover* é maior, embora ainda baixo (máximo de 0,26). Sendo que, no restante das áreas o *turnover* tem valores entre 0.10 e 0.20 (Figura 3a). Já o aninhamento (Figura 3b), tem valores muito mais homogêneos com exceção das regiões dos extremos norte e sul que tem valores baixos de aninhamento entre as células vizinhas.

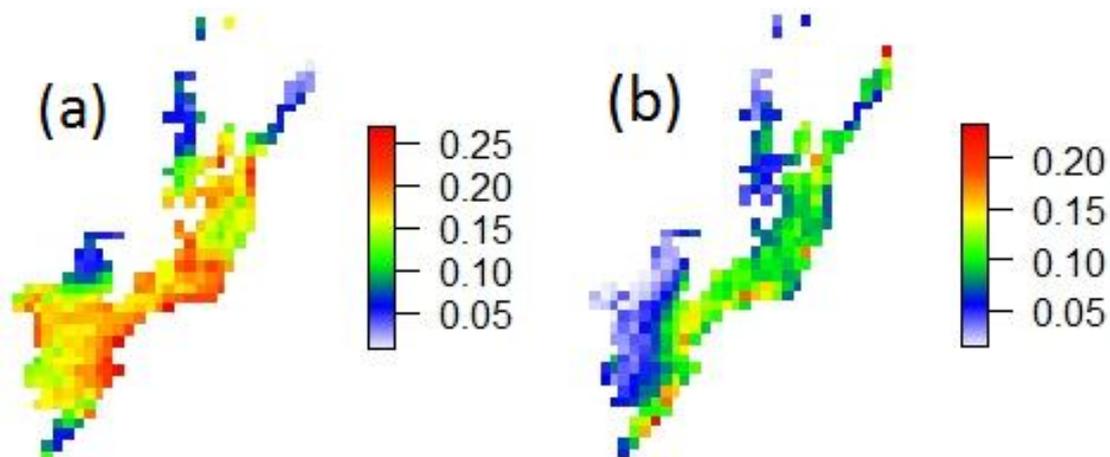


Figura 3 (a) Variação do valor do componente turnover da beta diversidade ao longo da Mata Atlântica. (b) Variação do valor do componente de aninhamento da beta diversidade ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores do componente em relação as cores mais frias.

Comparativamente (Figura 4), a explicação do componente *turnover* é maior em toda a área da Mata Atlântica, indicando mais mudança na composição das espécies entre as células, especialmente na porção Sul da Mata Atlântica, uma região de transição para outros biomas.

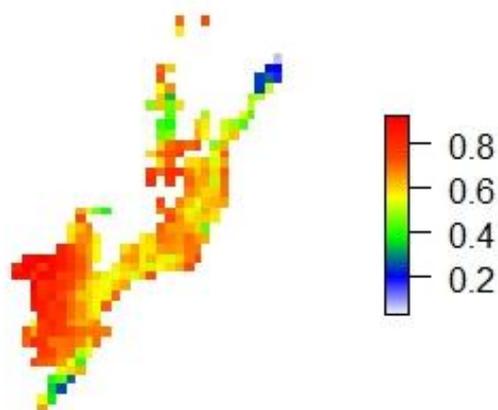


Figura 4 Relação entre os componentes turnover e aninhamento da beta diversidade de anuros na Mata Atlântica. Valores maiores do que 0.5 (cores mais quentes) indicam que o componente turnover é mais explicativo na célula, enquanto, valores abaixo de 0.5 (cores mais frias) indicam que o componente aninhamento é mais explicativo na célula.

## 4.2. Beta diversidade Filogenética

Os resultados da variação espacial de Anura na Mata Atlântica, considerando a história evolutiva do grupo na região (filobetadiversidade) são similares aos apresentados para a beta diversidade taxonômica.

A distribuição da diversidade filogenética (Figura 5a) e a variação da filobetadiversidade média (Figura 5b) são semelhantes aos resultados da riqueza e variação da beta diversidade taxonômica (Figura 2a e 2b), estando também, espacialmente estruturada, porém sem um padrão latitudinal claro e, com uma concentração dos maiores valores na porção sudeste/sul da Mata Atlântica.

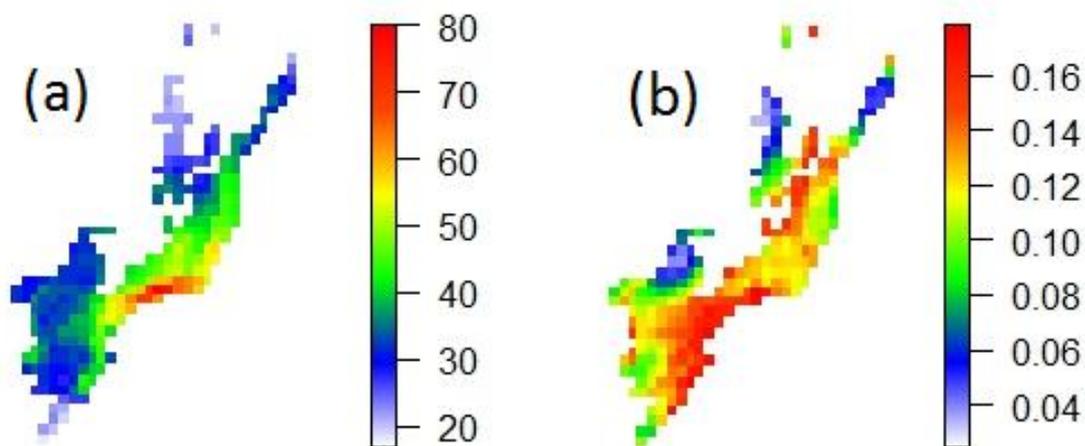


Figura 5 (a) Padrão espacial de diversidade filogenética de anuros na Mata Atlântica. (b) Variação do valor de beta diversidade filogenética média de anuros ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores e as cores mais frias indicam valores menores.

Semelhante também aos resultados da beta diversidade taxonômica, a partição do valor global nos componentes *turnover* (Figura 6a) e aninhamento (Figura 6b) da filobetadiversidade, também indica uma maior variação nos valores derivados do componente *turnover* (Figura 6a) e menor variação no componente de aninhamento (Figura 6b). Comparativamente (Figura 7) o componente de *turnover* é mais explicativo em toda a área da Mata Atlântica, indicando mudança na composição filogenética (linhagens) entre as células.

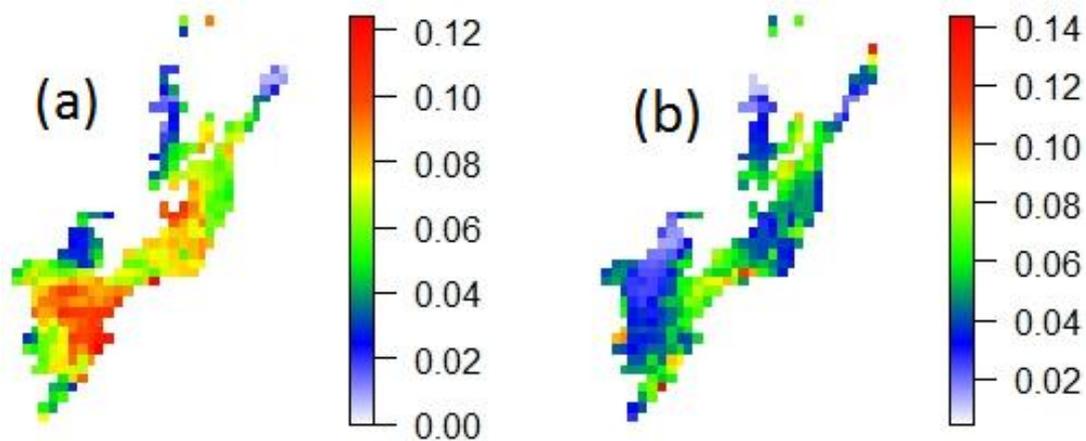


Figura 6 (a) Variação espacial do componente turnover da beta diversidade filogenética de anuros ao longo da Mata Atlântica. (b) Variação espacial do valor do componente de aninhamento da beta diversidade filogenética de Anuros ao longo da Mata Atlântica. As cores mais quentes indicam valores maiores do componente em relação as cores mais frias.

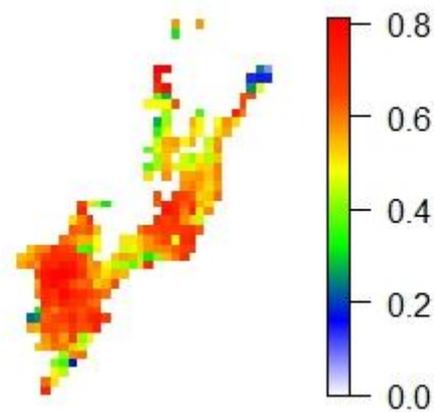


Figura 7 Relação entre os valores de turnover e aninhamento filogenético de Anura na Mata Atlântica. Valores maiores do que 0.5 (cores mais quentes) indicam que o componente turnover é mais explicativo na célula, enquanto, valores abaixo de 0.5 (cores mais frias) indicam que o componente aninhamento é mais explicativo na célula.

## 5. DISCUSSÃO

Pela análise da variação espacial dos padrões de beta diversidade taxonômica e betadiversidade filogenética é notável a distribuição heterogênea da riqueza de espécies quanto da diversidade filogenética (Figuras 2b e 5b). A partição dos componentes deixa claro que a maioria das modificações na composição e das variações nas linhagens nas comunidades de anuros da Mata Atlântica são influenciadas pelo componente *turnover* (Figura 3a e 6a). Porém, existem regiões em que a influência do componente aninhamento é maior e várias nas quais a diferença é muito pequena, tanto quando consideramos a beta diversidade taxonômica quanto beta diversidade filogenética (Figuras 3 e 6). No geral, esses resultados indicam que tanto processos históricos quanto mais atuais, como derivados do clima, pode gerar o padrão espacial de beta e filobeta diversidade em anuros (Silva et al., 2014, Dobrovolski et al., 2012, Quian & Ricklefs, 2012).

O padrão de variação espacial da razão entre os valores do componente *turnover* da beta diversidade taxonômica e da beta diversidade filogenética (Figuras 3a e 6a, respectivamente) mostram que áreas que apresentam um valor baixo para o componente *turnover* filogenético, não necessariamente apresentam um baixo valor para o componente de *turnover* de espécies, e vice-versa, sendo o mesmo válido para a comparação dos componentes de aninhamento (Figuras 3b e 6b). Embora nossos resultados tenham demonstrado um papel maior do *turnover* de linhagens, nós não testamos esses resultados contra um distribuição aleatória dos valores (modelo nulo) para se determinar efetivamente em quais células os valores são diferentes do que se esperaria ao acaso. Além disso, em escalas maiores o padrão de distribuição de anura é associado mais com o componente que representa a diferença entre a riqueza e riqueza filogenética do que com o *turnover* de linhagens (e.g. Dobrovolski et al., 2012). Assim, é possível que a definição do pool de espécies que compõem as comunidades analisadas (no nosso caso, células) e a escala espacial que utilizamos sejam responsáveis pelos resultados contrastantes com estudos em escalas maiores (Belmaker & Jetz, 2011).

De forma geral, os componentes de *turnover* apresentam maiores valores em relação aos componentes de aninhamento, onde os valores mais altos dos componentes de *turnover* de espécies (Figura 3a e 6a) e *turnover* filogenético (Figura 05a) são encontrados na porção sudeste da Mata Atlântica, juntamente aos maiores valores de riqueza de espécies e diversidade filogenética (Figuras 2a e 5a, respectivamente). Esse acúmulo dos maiores valores dos componentes de *turnover* e riqueza na porção sudeste da Mata Atlântica, podem ser explicados pela ocorrência das cadeias montanhosas (Baselga et al., 2012) da Serra do Mar e da Serra da Mantiqueira, que juntas

estendem-se pelos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, e Minas Gerais e pela ocorrência de áreas de refúgio de espécies durante o Pleistoceno, localizadas nos estados de Pernambuco, Bahia e São Paulo (Carnaval et al., 2009). As áreas montanhosas e as áreas de refúgio, representadas predominantemente por componentes de *turnover*, seriam influenciadas principalmente por fatores como especiação e extinção, levando a maiores valores de riqueza, além de serem áreas mantenedoras de espécies durante as variações climáticas do Pleistoceno, o que favorece maiores valores de riqueza (Baselga et al., 2012; Carnaval et al., 2009).

Em contra partida, os maiores valores dos componentes de aninhamento são encontrados em regiões de transição para outros biomas. Isso pode ser derivado do compartilhamento de espécies nessas regiões de borda, o que aumentaria os valores de aninhamento em relação a regiões com características ambientais diferentes das bordas. Isso indicaria a influência de processos ecológicos, principalmente limitação fisiológica (Baselga et al., 2012; Buckley & Jetz, 2006).

## 6. CONCLUSÃO

De forma geral os resultados aqui apresentados mostram como os padrões de beta diversidade e filobetadiversidade e os seus respectivos componentes de *turnover* e aninhamento se distribuem ao longo da Mata Atlântica. Fica claro que não apenas o bioma, mas também as comunidades de anuros nele presentes são heterogêneas, variando no seu grau de similaridade e dissimilaridade, ao longo de um gradiente espacial, que por sua vez, é influenciado fortemente pela variação dos fatores abióticos atrelados a distribuição latitudinal do bioma.

## REFERÊNCIAS

- Anderson M. J. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology letters**, vol. 14, p.19-28, 2011.
- Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 19, p.134-143, 2010.
- Baselga A.; Gómez-Rodrigues C.; Lobo J. M. Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. **PlosOne**, vol. 7, n. 2, e32341, 2012.
- Belmaker J. & Jetz W. Cross-scale variation in species richness-environment associations. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 20, p. 464-474, 2011.
- Brown J. H. & Lomolino M. V. Biogeography. **Sunderland**, ed. 2, 1998.
- Carnaval, A. C. & Bates J. M. Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in northeastern Brazil. **Evolution**, vol. 61, p. 2942-2957, 2007.
- Carnaval A. C.; Hickerson M. J.; Haddad C. F. B.; Rodrigues M. T.; Moritz C. Stability predicts genetic diversity in Brazilian atlantic forest hotspot. **Science**, vol. 323, p. 785-789, 2009.
- Carnaval A. C. et al., Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **The Royal Society**, ed. 281, 2014.
- Cruz, C. A. G. & Feio R. Endemismo em anfíbios em áreas de altitude na mata Atlântica do Sudeste do Brasil. **NASCIMENTO, L. B. AND OLIVEIRA, M. E. (Ed.). Herpetologia no Brasil II. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, BR**, p.117-126, 2007.
- Dobrovolski R.; Melo A. S.; Cassemiro F. A. S.; Diniz-Filho J. A. F. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness componentes of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 21, p. 191-197, 2012.
- Graham C. H.; Fine P. V. A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, vol. 11, p. 1265-1277, 2008.
- Hawkins B. A.; Porter E. E.; Diniz-Filho J. A. F. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. **Ecological Society of America**, vol. 84, n. 6, p. 1608-1623, 2003.

Koleff P.; Gaston K. J.; Lennon J. J. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal of Animal**, vol. 72, p. 367-382, 2003.

Leprieur F.; Albouy C.; Bortoli J.; Cowman P. F.; Bellwood D. R. Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. **Plos One**, vol. 7, n. 8, e42760, 2012.

Melo A. S.; Rangel T. F. L. V. B.; Diniz-Filho A. F. Environmental drivers of beta-diversity patterns in new-world birds and mammals. **Ecography**, vol. 32, p. 226-236, 2009.

Qian H. & Ricklefs R. E. Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 21, p. 341-351, 2012.

Peixoto F. P., Braga P. H. P., Cianciaruso M. V., Diniz-Filho J. A. F., Brito D. Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. **Journal of Biogeography**, vol. 41, p. 762-772, 2013.

Ricklefs, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, vol. 7, p. 1-15, 2004.

Silva F. R.; Almeida-Neto M.; Arena M. V. N. Amphibian Beta Diversity in the Brazilian Atlantic Forest: Contrasting the Roles of Historical Events and Contemporary Conditions at Different Spatial Scales. **PlosOne**, vol. 9, n. 10, e109642, 2014.

SOS MATA ATLÂNTICA/INPE Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período 2005–2008. **Fundação SOS Mata Atlântica & INPE**, São Paulo, 2008.

Sutherland W. J. et al., Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, vol. 101, p. 58-67, 2013.

Tuomisto, H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. **Ecography**, vol. 33, p.23-45, 2010.

Urbina-cardona, J. N. & R. D. Loyola. Applying niche-based models to predict endangered-hyloid potential distributions: are Neotropical protected areas effective enough? **Tropical Conservation Science**, vol. 1, p. 417-445, 2008.

Wiens, J. J. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. **The American naturalist**, vol. 170, p. 86-106, 2007.

Willing M. R., Kaufman D. M., Stevens R. D. Latitudinal gradients of biodiversity: patterns, process, scales and synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, vol. 34, p.273-309, 2003.