

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 01/02/2017.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de São José do Rio Preto

Rodolfo Mei Pelinson

Estruturação de metacomunidades de girinos em diferentes
fitofisionomias da Mata Atlântica: uma análise em diferentes escalas
espaciais

São José do Rio Preto
2016
Rodolfo Mei Pelinson

Pelinson, Rodolfo Mei.

Estruturação de metacomunidades de girinos em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica : uma análise em diferentes escalas espaciais / Rodolfo Mei Pelinson. -- São José do Rio Preto, 2016
74 f. : il., tabs.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa Feres

Coorientador: Michel Varajão Garey

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Girino – Mata Atlântica. 3. Ecossistemas. 4. Ecologia espacial. 5. Processo estocástico. I. Rossa-Feres, Denise de Cerqueira. II. Garey, Michel Varajão. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. IV. Título.

CDU – 591.5

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

Estruturação de metacomunidades de girinos em diferentes
fitofisionomias da Mata Atlântica: uma análise em diferentes escalas
espaciais

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Orientadora: Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa Feres

Co-orientador: Prof. Dr. Michel Varajão Garey

São José do Rio Preto
2016

Rodolfo Mei Pelinson

Estruturação de metacomunidades de girinos em diferentes
fitofisionomias da Mata Atlântica: uma análise em diferentes escalas
espaciais

Dissertação apresentada como parte
dos requisitos para obtenção do título
de Mestre em Biologia Animal, junto ao
Programa de Pós-Graduação em
Biologia Animal, do Instituto de
Biociências, Letras e Ciências Exatas
da Universidade Estadual Paulista
“Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de
São José do Rio Preto.

Comissão Examinadora

Prof^a. Dr^a. Denise de Cerqueira Rossa Feres
UNESP – São José do Rio Preto
Orientador

Prof. Dr. Paulo de Marco Júnior
UFG – Goiania

Prof. Dr. Victor Lemes Landeiro
UFMT – Cuiabá

São José do Rio Preto
2016

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à minha família que sempre me incentivou, apoiou minhas decisões, e principalmente, sempre me deu suporte quando precisei.

Agradeço à minha orientadora, Denise, que me orienta desde o estágio básico e, sempre encontrou tempo para me ajudar durante todo o mestrado, apesar dos inúmeros problemas pessoais dos últimos dois anos. É uma pessoa que eu sempre vou respeitar muito, pela ética profissional e pelas opiniões tanto científicas quanto pessoais. Nunca me esquecerei e a levarei sempre como um exemplo de pessoa e profissional.

Ao meu co-orientador, Michel, que também me co-orienta desde o estágio básico e me ajudou muito durante todo o mestrado, desde a redação do projeto inicial, passando pela análise dos dados, até a redação final da dissertação. Outro exemplo de pessoa e profissional que eu não vou me esquecer.

À minha amiga (por quase 6 anos) e namorada (por quase 2 anos), Nathalia, que está ao meu lado desde o primeiro ano de graduação e foi parte fundamental da minha vida desde então.

Aos amigos de laboratório: Fabi, Alba, David, Mainara, Katiuce, Carlos, Sayuri, Fernanda e Florindo por tornarem o ambiente de trabalho também um ambiente de amizade, brincadeiras e risadas.

Aos amigos de fora do laboratório, Yuri, Bitoca, Gilmar, Dorigão, Madalena, Thafarel, Maguila e Blah, que também foram parte fundamental da minha vida nos últimos dois anos, ajudando a aliviar as tensões do mestrado, ora com companhia para o almoço, ora para o cinema, ora com uma cerveja, ora com várias cervejas.

Sumário

Resumo Geral	7
Abstract	8
Contexto Teórico	9
Referências.....	16
A inesperada, porém, não surpreendente influência do clima e da cobertura de dossel na estruturação de metacomunidades de girinos na Mata Atlântica.....	19
Resumo.....	19
Introdução.....	20
Metodologia	23
Locais de estudo e extensão espacial	23
Dados ambientais e de composição de espécies.....	25
Análises	26
Análise de EMS.....	26
Influência relativa de variáveis ambientais locais, climáticas e estrutura espacial	29
Resultados	30
Floresta Estacional Semidecidual.....	30
Floresta Ombrófila Densa	31
Discussão.....	37
Considerações Finais.....	42
Referências	43
Apêndice 1.....	50
Apêndice 2.....	51
Apêndice 3.....	52
Apêndice 4.....	61
Apêndice 5.....	63
Apêndice 6.....	69
Apêndice 7.....	73

Resumo Geral

O conceito de metacomunidades incorpora processos que ocorrem em diferentes escalas espaciais. Atualmente esse conceito é tratado empiricamente por meio de duas abordagens: identificar a influência de mecanismos que estruturam as metacomunidades (*i.e.* fatores ambientais locais e dispersão), e identificar diferentes tipos de estruturas de distribuição de espécies geradas principalmente por interações bióticas (*e.g.* competição) e/ou filtros ambientais. Aqui nós empregamos essas duas abordagens para avaliar os padrões de estrutura e distribuição de espécies em metacomunidades de girinos na Mata Atlântica em duas extensões espaciais, uma ampla e uma restrita. Nós estudamos duas áreas biogeográficas com diferentes grupos de espécies, uma que compreende parte da Floresta Estacional Semidecidual (FES) e áreas de transição entre FES e Cerrado, e outra localizada em planícies litorâneas e que compreende parte da Floresta Ombrófila Densa (FOD). Em extensão espacial ampla nós observamos principalmente influência das condições climáticas na estrutura das metacomunidades. Na FES, onde o clima é mais seco e sazonal, as espécies possuem distribuições que acompanham a variação ambiental local dos corpos d'água, e principalmente a variação climática espacialmente estruturada. Apesar de o clima variar pouco nessa fitofisionomia, em condições ambientais mais severas, pequenas variações na temperatura e umidade provavelmente são suficientes para filtrar as espécies que conseguem sobreviver. Esse efeito do clima provavelmente é intensificado pela limitação à dispersão decorrente do intenso desmatamento e uso do solo. Já na FOD, o clima úmido e estável teve pouca influência na distribuição das espécies provavelmente porque essas condições permitem que os anfíbios se dispersem mais com menor risco de dessecação. Assim, a cobertura de dossel e processos estocásticos os principais preditores da composição de espécies nas comunidades. Em menores extensões espaciais, apesar de termos encontrado alguns padrões fracos de processos de filtragem de espécies, características particulares de cada localidade e processos estocásticos promovem variações na estrutura e nos mecanismos que estruturam as metacomunidades.

Palavras-chave: Metacomunidades, Mata Atlântica, filtragem de espécies, estrutura de metacomunidades, gradientes ambientais, escalas espaciais, extensão espacial ampla, extensão espacial restrita, elementos de estrutura de metacomunidades, efeitos climáticos, cobertura de dossel.

Abstract

The metacommunity concept incorporates the process that occurs in different spatial scales. This concept is currently being investigated by two approaches: One identifies the influence of mechanisms that organize metammunities (*i.e.* local environmental factors and dispersion), and the second one identifies different types of metacommunity structure generated by biotic interactions (*e.g.* competition) and/or environmental filters. Here we applied these two approaches to assess the patters of species distribution in tadpole's metacommunities in the Atlantic Forest in two different spatial extends: broad and fine. We studied two distinct biogeographic regions with different anuran species' pool. One comprises the Mesophytic Semideciduous Forest (MSF) and transition areas between SSF and Cerrado (*i.e.* Brazilian savannah). The other study area is located in coastal plains and comprises part of the Dense Ombrophilous Forest (DOF). In broad spatial extents, we found that the climate is the main driver of the metacommunity structures. In the MSF, where climate is seasonal and drier, species are distributed following local environmental conditions and mainly climate conditions, which are spatially structured. Although climate varies little in this phytophysiognomy, in these severe environmental conditions, even small variations in temperature or humidity are enough to filter species that can survive these conditions. Additionally, the climate effect is probably enhanced by dispersion limitation due to deforestation and intense land use. In the DOF, the more humid and stable climate conditions had little effect in species distribution, probably because these conditions allow amphibian to disperse more with less desiccation risk. Therefore, canopy cover and stochastic processes are the most important factors driving metacommunity structure. Although we found some weak patterns of environmental filtering processes, in smaller spatial extends, particular features from each locality and stochastic processes promotes variation in structuring mechanisms and metacommunity structure.

Key-words: Metacommunity, Atlantic Forest, species sorting, metacommunity structure, environmental gradients, spatial scales, broad spatial extent, fine spatial extent, elements of metacommunity structure, climate effects, canopy cover.

Contexto Teórico

A ecologia de comunidades tem por objetivo explicar padrões de co-ocorrência, abundância, riqueza e interações entre espécies. Por muito tempo, os estudos de padrões de co-ocorrência focaram em processos e mecanismos que atuam em escala local (*e.g.* interações bióticas e fatores abióticos). Assim, assumia-se que as comunidades eram isoladas umas das outras. Atualmente, com o surgimento do conceito de metacomunidades, foram incluídos nos modelos teóricos que explicam os padrões de co-ocorrência de espécies, processos que ocorrem em outras escalas espaciais, além da escala local (*i.e.* LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; LEIBOLD et al., 2004). Entre esses processos, o principal é a dispersão de indivíduos entre as comunidades. Dessa forma, as taxas de natalidade e mortalidade de uma comunidade podem influenciar as de outra comunidade. A partir desse arcabouço teórico, (LEIBOLD et al., 2004) definiu as metacomunidades como sendo o conjunto de comunidades que estão conectadas por dispersão dos indivíduos.

Atualmente existem duas formas de estudar metacomunidades. A primeira delas é baseada nos mecanismos que geram os padrões observados. LEIBOLD et al., (2004) propuseram quatro modelos de metacomunidades que podem ser geradas por mecanismos de filtragem de espécies, dispersão, interações bióticas e efeitos estocásticos (LEIBOLD et al., 2004). O primeiro deles é chamado de dinâmica de manchas, no qual se assume que os habitats são iguais em termos de disponibilidade e qualidade de recursos, sendo que os processos que vão moldar a distribuição das espécies são as interações bióticas, processos estocásticos e a capacidade de dispersão das espécies entre as manchas de habitat (LEIBOLD et al., 2004). O segundo modelo, chamado de filtragem de espécies, assume que as manchas de habitats são diferentes umas das outras em termos de qualidade de recursos e que as espécies conseguem se dispersar por todos os habitats, colonizando e se estabelecendo apenas naqueles que possuem as características ideais para a espécie (LEIBOLD et al., 2004). O terceiro modelo também assume diferenças entre os habitats, no entanto as taxas de dispersão das espécies são altas ao ponto de homogeneizar a composição de espécies das comunidades (LEIBOLD et al., 2004). Esse modelo é baseado em dinâmicas de fonte e dreno (PULLIAM, 1988), que ocorrem quando as taxas de natalidade são maiores que as de mortalidade em habitats de alta qualidade e ocorre imigração de indivíduos até habitats com menor qualidade, nos quais as taxas de mortalidade são maiores que as de

natalidade (LEIBOLD et al., 2004). O quarto modelo é a dinâmica neutra, no qual processos estocásticos são considerados predominantes, ou os processos que geram os outros paradigmas são equivalentes (LEIBOLD et al., 2004).

Recentemente esses quatro tipos de metacomunidades foram criticados por Winegardner *et al.* (2012), com o argumento que ao invés de tentarmos classificar metacomunidades em quatro categorias, nós deveríamos olhar principalmente para os sinais ambientais e de dispersão das espécies nas comunidades, ou seja, para os mecanismos que as estruturam. Os autores sugerem pensar em modelos neutros e modelos de filtragem de espécies com diferentes taxas de dispersão (WINEGARDNER et al., 2012). Seguindo essa linha de raciocínio, HEINO et al., (2015) identifica três tipos principais de dinâmicas atuando em sistemas aquáticos: filtragem de espécies, efeito de massa (*i.e.* filtragem de espécies com altas taxas de dispersão) e limitação de dispersão (*i.e.* filtragem de espécies com baixas taxas de dispersão).

A segunda forma de estudar metacomunidades é baseada na identificação de padrões de estruturas de distribuição de espécies em relação a um gradiente ambiental (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Essa abordagem foi inicialmente proposta por LEIBOLD; MIKKELSON, (2002) e é capaz de identificar seis tipos de estruturas de distribuição de espécies analisando três elementos das metacomunidades: a coerência, a substituição de espécies e os limites de distribuição das espécies (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Uma metacomunidade coerente ocorre quando a distribuição das espécies é, de maneira geral, coerente com algum gradiente ambiental (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). A substituição de espécies reflete o quanto a composição de espécies muda entre os diferentes habitats analisados (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Já os limites de compartimentalização indicam o quanto as distribuições das espécies estão agrupadas de acordo com um gradiente ambiental (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002).

Metacomunidades não coerentes podem ser aleatórias, ou podem possuir a estrutura de Tabuleiro de Xadrez. Na estrutura aleatória as espécies não respondem a um único tipo de gradiente ambiental, mas possivelmente cada espécie ou diferentes grupos de espécies respondem a gradientes ambientais diferentes, ou sua distribuição é principalmente determinada por processos estocásticos (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). A estrutura de Tabuleiro-de-Xadrez emerge em metacomunidades estruturadas

principalmente por exclusão competitiva, quando uma espécie ocorre apenas onde sua competidora não ocorre, independentemente das outras espécies (DIAMOND, 1975). Já dentre as metacomunidades coerentes, os padrões de substituições de espécies podem levar a estruturas aninhadas (*i.e.* composição de espécies de habitats menos ricos são subconjuntos daquelas dos de habitats mais ricos em espécies; PATTERSON; ATMAR, 1986) ou com alta substituição de espécies (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Tanto metacomunidades com alta substituição de espécies quanto aninhadas podem ter as espécies distribuídas ao longo de um gradiente ambiental de forma agrupada, ou não agrupada (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Quando a substituição de espécies é alta e as espécies estão distribuídas de modo agrupado, em relação ao gradiente ambiental, a metacomunidade é chamada de Clementsoniana (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Essa estrutura pode resultar de interdependência ecológica entre as espécies (CLEMENTS, 1916) ou apenas coincidência de requerimentos ambientais (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Quando as espécies ocorrem ao longo do gradiente ambiental de maneira aleatória (*i.e.* não em grupos), a estrutura é chamada de Gleasoniana (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Nessa estrutura as espécies respondem de maneira independente umas das outras aos gradientes ambientais (GLEASON, 1926). Além disso, é possível que *trade-offs* entre a habilidade de competição das espécies e a dependência das condições ambientais gerem uma estrutura Uniformemente espaçada (TILMAN, 1982).

Recentemente, PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, (2010) modificou esse *framework*, e introduziu o conceito de quasi-estruturas, além de diferentes modelos de perda de espécies para estruturas aninhadas. Quasi-estruturas são estruturas com níveis de substituição de espécies intermediários em relação às estruturas com grande substituição de espécies e às aninhadas, formando um gradiente que vai de estruturas Aninhadas, passando por Quasi-Aninhadas, Quasi-estruturas com alta substituição de espécies (*i.e.* Quasi-Gleasoniana, Quasi-Clementsoniana e Quasi-Uniformemente espaçada), até as estruturas com, de fato, grande substituição de espécies (Gleasoniana, Clementsoniana e Uniformemente espaçada). O trabalho de PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, (2010) também mostrou que dentro de metacomunidades Aninhadas, podem ocorrer diferentes tipos de perda de espécies entre comunidades mais ricas e menos ricas, como a perda agrupada, a perda aleatória e a perda hiperdispersa de espécies.

Salvo raras exceções MEYNARD et al., (2013), essas duas abordagens têm sido pouco usadas em conjunto, principalmente em ambientes tropicais. MEYNARD et al.,

(2013) observaram que essas duas abordagens podem ser complementares e utilizá-las em conjunto pode ser de grande ajuda para entendermos as dinâmicas que atuam nas metacomunidades, principalmente por que a abordagem de LEIBOLD; MIKKELSON, (2002) não consideram a estrutura espacial das comunidades, enquanto a segunda abordagem (COTTENIE, 2005; LEIBOLD et al., 2004; WINEGARDNER et al., 2012), não identifica a forma como as espécies estão distribuídas ou interações bióticas como competição nessa estrutura. Por isso, na próxima sessão nós apresentamos o manuscrito resultante de um projeto de pesquisa no qual utilizamos as duas abordagens para melhor compreender as dinâmicas e estruturas em metacomunidades de girinos na Mata Atlântica.

Grande parte da diversidade de anuros da região neotropical está concentrada no Brasil, principalmente na Mata Atlântica. Esse bioma recobre uma ampla área do litoral do território brasileiro, avançando um pouco para o interior do continente em sua porção sudeste (AB'SÁBER, 2003), e abriga cerca de 550 espécies de anuros (HADDAD et al., 2013). No entanto, a diversidade de espécies não está igualmente distribuída ao longo do bioma. Recentemente foram diferenciadas quatro regiões biogeográficas de acordo com a composição de espécies de anuros (VASCONCELOS et al., 2014). Aqui nós estudamos uma área que compreende parte da Floresta Ombrófila Densa (FOD) e é restrita à região costeira (região SOUTHEAST no trabalho de VASCONCELOS et al., (2014). A FOD é a fitofisionomia que possui clima mais úmido e consequentemente abriga a maior diversidade de anfíbios no Brasil (HADDAD et al., 2013; ROSSA-FERES et al., 2011). Além disso, a maioria das espécies de anuros encontradas nas áreas de FOD possuem distribuição restrita dentro da fitofisionomia (VILLALOBOS et al., 2013). A outra área estudada é a que compreende grande parte da Floresta Estacional Semidecidual (FES) e áreas de transição de FES e Cerrado (região SEMID no trabalho de VASCONCELOS et al., (2014). Essa área localiza-se mais para o interior do continente e é caracterizada por pronunciada estação seca e por comportar uma menor riqueza de espécies de anuros (HADDAD et al., 2013; ROSSA-FERES et al., 2011) com distribuição espacial ampla ao longo da fitofisionomia (VILLALOBOS et al., 2013).

A diferença na composição e distribuição das espécies entre áreas de FES e de FOD (HADDAD et al., 2013; ROSSA-FERES et al., 2011; VILLALOBOS et al., 2013) resulta de uma junção de fatores ecológicos atuais e históricos, uma vez que essas regiões sofreram influência de processos biogeográficos diferentes (CARNAVAL et al.,

2009; DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014). A hipótese do refúgio no Pleistoceno sugere que durante o último período glacial a região do estado de São Paulo onde hoje é encontrada a FOD serviu como um refúgio para as espécies, mantendo condições de umidade e temperatura estáveis em relação às áreas adjacentes que experimentaram condições mais frias e secas, como a área onde hoje é encontrada a FES no estado de São Paulo (CARNAVAL et al., 2009; DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014). Por causa dessas condições e da topografia complexa, as áreas de FOD favoreceram uma maior diversificação de espécies de anuros, com alto grau de endemismo, alavancada pela diversificação e especialização dos modos reprodutivos (DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014; DA SILVA et al., 2012; HADDAD; PRADO, 2005; VILLALOBOS et al., 2013). Em contrapartida, nas áreas de FES a diversidade de espécies de anuros é menor e a anurofauna é constituída por espécies com modos reprodutivos generalizados ou adaptados à dessecação (DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014; HADDAD; PRADO, 2005; PROVETE et al., 2011).

Em escalas espaciais e temporais mais restritas, os principais processos que vão atuar na distribuição das espécies ocorrem, provavelmente, dentro da escala das metacomunidades. Existem evidências de influência de mecanismos de filtragem de espécies tanto nas áreas de FES quanto de FOD, relacionados principalmente às características estruturais dos corpos d'água (PRADO; ROSSA-FERES, 2014; PROVETE et al., 2014). No entanto nas áreas de FOD as metacomunidades possivelmente sofrem maior influência de limitação da dispersão, uma vez que a grande variação altitudinal nessas áreas pode funcionar como uma barreira para a dispersão das espécies, gerando diferenciação na composição de espécies, mesmo entre localidades próximas (DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014). Já as áreas de FES são mais homogêneas em relação a altitude, clima e estrutura dos habitats, resultando em uma pequena taxa de substituição de espécies de anuros (DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014). Dessa forma a influência relativa de mecanismos de dispersão e filtragem de espécies também podem depender da escala espacial analisada (ASTORGA et al., 2012; NG; CARR; COTTENIE, 2009). Por isso, além de utilizar as duas abordagens anteriormente descritas, nós avaliaremos os mecanismos e estruturas de metacomunidades que emergem em diferentes extensões espaciais na Mata Atlântica.



Foto: SISBIOTA/Equipe Pinguaba



Foto: SISBIOTA/Equipe Pinguaba



Foto: SISBIOTA/Equipe Pinguaba



Foto: SISBIOTA/Equipe Pinguaba



Foto: SISBIOTA/Equipe Pinguaba



Foto: SISBIOTA/Equipe Pinguaba

Figura 1. Figuras A e C representam a paisagem das áreas amostradas de FOD. Figuras D a F representam tipos de corpos d'água lênticos encontrados na FOD.



Foto: João Marcos Rosa/Agência Nitro



Foto: João Marcos Rosa/Agência Nitro



Foto: João Marcos Rosa/Agência Nitro



Foto: João Marcos Rosa/Agência Nitro



Foto: Rodolfo Mei Pelinson



Foto: Thiago Gomes dos Santos

Figura 2. Figuras A e C representam a paisagem das áreas amostradas de FES. Figuras D a F representam tipos de corpos d'água lânticos encontrados na FES.

Referências

- AB'SÁBER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. 1ª. ed. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.
- ASTORGA, A. et al. Distance decay of similarity in freshwater communities: Do macro- and microorganisms follow the same rules? **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 3, p. 365–375, 2012.
- CARNAVAL, A. C. et al. Stability predicts genetic diversity in the brazilian Atlantic Forest hotspot. **Science**, v. 323, n. 6, p. 785–789, 2009.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession; an analysis of the development of vegetation**,. Washington,: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v. 8, n. 11, p. 1175–1182, 2005.
- DA SILVA, F. R. et al. Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 9, p. 1720–1732, 2012.
- DA 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. **PLoS ONE**, v. 9, n. 10, p. e109642, 2014.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard Univ. Pres, 1975. p. 342–444.
- GLEASON, H. A. The Individualistic Concept of the Plant Association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n. 1, p. 7, jan. 1926.
- HADDAD, C. F. B. et al. **Guide to the amphibians of the Atlantic Forest: Diversity and Biology**. São Paulo, SP, Brasil: Anolis Books, 2013.
- HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. DE A. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 3, p. 207, 2005.

HEINO, J. et al. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845–869, 2015.

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.

LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence , species turnover , and boundary clumping : elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. October 2001, p. 237–250, 2002.

MEYNARD, C. N. et al. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1560–1571, 2013.

NG, I. S. Y.; CARR, C. M.; COTTENIE, K. Hierarchical zooplankton metacommunities: Distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. **Hydrobiologia**, v. 619, n. 1, p. 133–143, 2009.

PATTERSON, B. D.; ATMAR, W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 28, n. 1-2, p. 65–82, 1986.

PRADO, V. H. M. DO; ROSSA-FERES, D. DE C. The influence of niche and neutral processes on a neotropical anuran metacommunity. **Austral Ecology**, v. 39, n. 5, p. 540–547, 2014.

PRESLEY, S. J.; HIGGINS, C. L.; WILLIG, M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, p. 908–917, 2010.

PROVETE, D. B. et al. Anurofauna do noroeste paulista: lista de espécies e chave de identificação para adultos. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 2, p. 377 – 391, 2011.

PROVETE, D. B. et al. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia**, v. 734, n. 1, p. 69–79, 2014.

PULLIAM, H. R. Sources, Sinks, and Population Regulation. **The American Naturalist**, v. 132, n. 5, p. 652, nov. 1988.

ROSSA-FERES, D. DE C. et al. Anfíbios do Estado de São Paulo, Brasil:

conhecimento atual e perspectivas. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 3, p. 0–19, 2011.

TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Princeton: Princeton University Press, 1982.

VASCONCELOS, T. DA S. et al. Biogeographic Distribution Patterns and Their Correlates in the Diverse Frog Fauna of the Atlantic Forest Hotspot. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, p. e104130, 2014.

VILLALOBOS, F. et al. Is Rich and Rare the Common Share? Describing Biodiversity Patterns to Inform Conservation Practices for South American Anurans. **PLoS ONE**, v. 8, n. 2, p. 1–6, 2013.

WINEGARDNER, A. K. et al. The terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 5, p. 253–254, 2012.