



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 lânticos 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 lênticos 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.

A inesperada, porém, não surpreendente influência do clima e da cobertura de dossel na estruturação de metacomunidades de girinos na Mata Atlântica

Resumo

A maioria dos estudos com metacomunidades focam, ou em identificar a influência relativa de processos que estruturam as metacomunidades (*e.g.* filtragem de espécies e dispersão), ou identificar os diferentes tipos de estruturas de metacomunidades. Nesse estudo nós empregamos essas duas abordagens em diferentes extensões espaciais, para melhor compreender os processos que podem estar gerando diferentes estruturas em metacomunidades de girinos na Mata Atlântica. Nós utilizamos dados de composição de espécies em corpos d'água lênticos de quatro localidades de Floresta Estacional Semidecidual (FES) e três localidades de áreas de baixada litorânea na Floresta Ombrófila Densa (FOD). Cada localidade foi considerada uma extensão espacial restrita, e o conjunto de localidades de cada fitofisionomia foi considerado a extensão espacial ampla. A forte sazonalidade climática das áreas de FES, especialmente a pronunciada estação seca, estruturou a metacomunidade de girinos em escala ampla. Algumas espécies com modos reprodutivos ou comportamentos (*e.g.*, fossorial) adaptados a dessecação ocorrem em áreas com sazonalidade mais marcada, enquanto outras ocorrem em áreas com menor sazonalidade formando uma estrutura Clementsoniana. Esta diferenciação de grupos de espécies provavelmente é potencializada pelas matrizes inóspitas encontradas nas áreas de FES que, provavelmente, limitam a dispersão das espécies. Por outro lado, apesar da baixa influência, a metacomunidade das áreas de FOD foi principalmente influenciada pela presença ou ausência de dossel, que originaram uma estrutura aninhada. Provavelmente a maior umidade e o bom estado de conservação da floresta permitem que as espécies se dispersem pela paisagem, permitindo que as espécies ocorram em habitats que lhes garantam maior desempenho. Em extensões espaciais restritas as metacomunidades de girinos de ambas as fitofisionomias parecem ter sofrido influência de características particulares de cada localidade, como diferentes amplitudes dos gradientes ambientais. Nesta escala nós detectamos um fraco padrão de maior influência do mecanismo de filtragem de espécies, em relação à limitação da dispersão. Nesse caso este mecanismo parece gerar estruturas com maior substituição de espécies em áreas com

maior grau de desmatamento, como nas áreas de FES, e aninhamento onde ainda existe parte da floresta conservada.

Introdução

Comunidades biológicas são estruturadas por uma combinação de processos que atuam em diferentes escalas espaciais, como interações bióticas (*e.g.* competição, predação e mutualismo), fatores abióticos, efeitos de prioridade (*e.g.* superioridade competitiva de espécies que primeiro colonizaram um habitat) e processos de dispersão (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004). O conceito de metacomunidade, definida como um conjunto de comunidades potencialmente conectadas por dispersão de indivíduos que interagem entre si (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; LEIBOLD et al., 2004), possibilitou considerar simultaneamente a influência de processos locais e regionais na estruturação das comunidades (LEIBOLD et al., 2004). Processos locais ocorrem na escala da própria comunidade, como a filtragem de espécies de acordo com as características ambientais locais dos habitats (LEIBOLD et al., 2004). Já os processos regionais, como a dispersão, assumem a possibilidade de que as taxas de natalidade ou imigração, e mortalidade ou emigração de uma comunidade podem influenciar as de outra comunidade próxima (LEIBOLD et al., 2004).

Atualmente duas abordagens complementares possibilitam avaliar a estrutura e os processos que geram as estruturas de metacomunidades (COTTENIE, 2005; LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; LEIBOLD et al., 2004; LOGUE et al., 2011; MEYNARD et al., 2013; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). A primeira delas considera apenas processos de filtragem de espécies e de dispersão na estruturação das metacomunidades. Nesse contexto as metacomunidades podem ser estruturadas por três diferentes mecanismos: filtragem de espécies, efeito de massa e limitação da dispersão (COTTENIE, 2005; HEINO et al., 2015b; WINEGARDNER et al., 2012). A filtragem de espécies ocorre quando a dispersão é suficiente para que os indivíduos se estabeleçam em habitats com condições ótimas para a espécie (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004; WINEGARDNER et al., 2012). Quando a taxa de dispersão é alta, algumas espécies podem estar presentes também em habitats com condições sub-ótimas por meio de dinâmicas fonte-dreno (PULLIAM, 1988), podendo haver homogeneização da composição de espécies nas comunidades por meio do efeito de massa (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004; WINEGARDNER et al., 2012). Quando as espécies não

conseguem se dispersar e colonizar alguns habitats com condições ótimas, a limitação da dispersão determina a estruturação da metacomunidade (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004; WINEGARDNER et al., 2012). Como as taxas de dispersão podem variar com a distância entre os habitats, a influência relativa desses três mecanismos varia com a extensão espacial (COTTENIE, 2005; HEINO et al., 2015a; MEYNARD et al., 2013). Em extensões espaciais pequenas é provável que as espécies consigam se dispersar entre os habitats de maneira que o mecanismo de filtragem de espécies determine a ocupação das comunidades (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004). Se a extensão espacial é muito pequena, a pouca distância entre os habitats pode facilitar a dispersão e o efeito de massa pode ser o principal mecanismo atuante (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004). Com o aumento da extensão espacial, a dispersão das espécies pode ficar limitada sendo a limitação da dispersão o principal mecanismo estruturador (HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004).

A segunda abordagem é chamada de análise de elementos de estrutura de metacomunidades (EMS), e é baseada na identificação de diferentes tipos de estrutura de distribuição de espécies que podem ou não estar relacionadas a um gradiente ambiental (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Essa abordagem é capaz de identificar seis tipos principais de estrutura: Tabuleiro de Xadrez, Aleatória, Aninhada, Clementsoniana, Gleasoniana e Uniformemente-espaçada (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). A estrutura em 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). A estrutura Aleatória ocorre quando a distribuição das espécies é influenciada por múltiplos gradientes ambientais ou por fatores estocásticos (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). As estruturas aninhadas ocorrem quando a composição de espécies dos habitats menos ricos são subconjuntos daquela dos habitats mais ricos em espécies (PATTERSON; ATMAR, 1986). Essa perda de espécies pode ser agrupada, aleatória ou hiperdispersa (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). A estrutura Clementsoniana pode resultar de interdependência ecológica entre as espécies (CLEMENTS, 1916) ou de coincidência de requerimentos ambientais (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Já a estrutura Gleasoniana emerge quando as espécies respondem de maneira independente umas das outras aos gradientes ambientais (GLEASON, 1926). É possível também que *trade-offs* entre a habilidade de competição das espécies e a dependência das condições ambientais gerem

uma estrutura Uniformemente espaçada (TILMAN, 1982). Por fim, com exceção das estruturas de Tabuleiro-de-Xadrez e Aleatória, todas as outras podem ter Quasi-estruturas correspondentes. Essas estruturas são semelhantes as suas correspondentes, porém os processos que as estruturam não são tão fortes ((PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010).

Essas duas abordagens são complementares porque a EMS não considera diretamente a estrutura espacial das comunidades, e consequentemente não considera empiricamente processos de dispersão (MEYNARD et al., 2013). Por exemplo, o trabalho de PRESLEY; WILLIG, (2010) encontrou diferentes estruturas de metacomunidades de morcegos associadas à gradientes latitudinais e longitudinais utilizando a EMS. Os autores argumentam que existe uma estrutura espacial de distribuição de espécies (PRESLEY; WILLIG, 2010), no entanto essa estrutura espacial não é diretamente identificada pela EMS. Por outro lado, a outra abordagem não é capaz de identificar a influência de competição ou o tipo de estrutura resultante de cada mecanismo (MEYNARD et al., 2013). Por exemplo, diversos trabalhos que utilizam essa abordagem identificam influência de gradientes ambientais, no entanto essa abordagem não mostra se ocorre substituição ou apenas perda de espécies ao longo desses gradientes (*e.g.* PRADO; ROSSA-FERES, 2014a; PROVETE et al., 2014).

Apesar dessa complementariedade, o emprego simultâneo das duas abordagens é recente (LOGUE et al., 2011; MEYNARD et al., 2013) e, até onde vai nosso conhecimento, não foi aplicado para ambientes tropicais, principalmente explorando diferentes extensões espaciais. Nós utilizamos essas duas abordagens com o objetivo de detectar a estrutura e as dinâmicas de metacomunidades de girinos de corpos d'água lênticos na Mata Atlântica. Nós acreditamos que comunidades de girinos de ambientes lênticos são muito interessantes para estudos sobre metacomunidades, por terem limites espacialmente discretos (*i.e.* corpo d'água) e pelos indivíduos conseguirem se dispersar por via terrestre na fase adulta. Por tanto nós avaliamos as possíveis diferenças existentes nas metacomunidades de girinos de duas regiões biogeográficas distintas da Mata Atlântica: a região do litoral do sudeste do Brasil, constituída principalmente por Floresta Ombrófila Densa (região SOUTHEAST; VASCONCELOS et al., 2014), e a área mais ao interior do continente, também no sudeste do Brasil, que compreende a Floresta Estacional Semidecidual e áreas de transição de Cerrado (região SEMID; VASCONCELOS et al., 2014). Como a influência dos processos que estruturam metacomunidades pode variar conforme a escala espacial considerada (COTTENIE, 2005; HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004), nós também investigamos a estrutura

e a importância de processos de dispersão e filtragem de espécies em duas extensões espaciais em cada uma dessas regiões biogeográficas: ampla (cada região biogeográfica) e restrita (cada localidade amostrada em cada região biogeográfica).

A ocorrência dos anfíbios é fortemente associada com características dos corpos d'água onde se reproduzem (DA SILVA; CANDEIRA; ROSSA-FERES, 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014a, 2014b; PROVETE et al., 2014; SCHIESARI; CORRÊA, 2015; SILVA; MARTINS; ROSSA-FERES, 2011; WELLBORN; SKELLY; WERNER, 1996; WERNER et al., 2007). Fundamentados nessa relação, nós acreditamos que tanto nas áreas de FES quanto nas de FOD, as metacomunidades de girinos estejam sob forte influência de mecanismos de filtragem de espécies em extensão espacial restrita. Em extensão espacial ampla, nós esperamos encontrar também forte influência de mecanismos de filtragem de espécies nas metacomunidades de FES. Esperamos isso porque as espécies que ocorrem nessa fitofisionomia possuem distribuição ampla (VILLALOBOS et al., 2013) e, hipoteticamente, maior capacidade de dispersão (MELO et al., 2014), uma vez que a maioria das espécies hoje encontradas em áreas de FES estão associadas a formações vegetais abertas. Nas áreas de FOD nós esperamos detectar forte influência de limitação da dispersão e pequena influência do mecanismo de filtragem de espécies sobre a metacomunidade de girinos em extensão espacial ampla. Essa predição é fundamentada na distribuição espacial restrita das espécies dessa fitofisionomia (VILLALOBOS et al., 2013), como consequência principalmente da grande variação altitudinal (ver material suplementar 1) e da história biogeográfica complexa dessa região (CARNAVAL et al., 2009; DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014; VASCONCELOS et al., 2014). Nós acreditamos que essas características possam levar à ocorrência de diferentes conjuntos de espécies em diferentes localidades da FOD, resultando em uma estrutura Clementsoniana.

Metodologia

Locais de Estudo e extensão espacial

Foram selecionadas quatro localidades sob influência de Floresta Estacional Semidecidual e três em áreas de Floresta Ombrófila Densa (Figura 1). As localidades selecionadas na FES encontram-se no município de Santa Fé do Sul, Icém, em Nova Itapirema, distrito do município de Nova Aliança, e no Parque Estadual Morro do Diabo (PEMD), localizado no município de Teodoro Sampaio. Na FOD, duas localidades estão

localizadas nos municípios de Ubatuba e Bertioga, cada uma em um município, e a terceira está localizada nos municípios de Peruíbe e Itanhaém. Neste estudo cada localidade foi considerada a extensão espacial restrita. Na FOD todas as localidades constituíram a extensão espacial ampla (Figura 1). Já na FES nós consideramos duas extensões espaciais amplas: com todas as localidades, e apenas com as localidades com alto grau de desmatamento (Figuras 1.A a 1.C).

A FES teve grande parte da vegetação original devastada em função de atividade agrícola e agropecuária, restando apenas pequenos fragmentos dispersos que representam cerca de 5% da vegetação natural de Floresta Estacional Semidecidual (AB'SÁBER, 2003; NALON; MATTOS; FRANCO, 2008). De maneira geral, os corpos d'água das localidades de Icém, Nova Itapirema e Santa Fé do Sul são poças naturais ou construídas por fazendeiros, localizadas em áreas de pastagens, sem cobertura de dossel e com apenas pequenos fragmentos florestais próximos (DA SILVA; CANDEIRA; ROSSA-FERES, 2012; SANTOS et al., 2007; VASCONCELOS; ROSSA-FERES, 2005). Já na região do PEMD os corpos d'água estão localizados no interior ou nas bordas da floresta, que constitui um dos maiores remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual do Brasil (cerca de 34,000 ha; FARIA; PIRES, 2006). O clima nessa região de FES é predominantemente do tipo tropical quente e úmido (ALVARES et al., 2013), caracterizado por uma estação chuvosa de outubro a março, mas com início variável ano a ano (ROSSA-FERES; JIM, 2001). A precipitação pluviométrica anual é de cerca de 1250 mm, com o mês mais seco (julho) recebendo cerca de 20 mm e o mais úmido (janeiro) cerca de 240 mm (CEPAGRI, 2015). Algumas áreas como o PEMD possuem também áreas classificadas como de clima úmido subtropical oceânico sem estação seca e verão quente (Cfa de Köppen; ALVARES et al., 2013). Essa área apresenta regimes de precipitação menos sazonais com o mês mais seco (julho) recebendo cerca de 40 mm e o mais úmido (janeiro) cerca de 190 mm (CEPAGRI, 2015). A média anual de temperatura é de cerca de 24°C, com mês mais frio (julho) com temperatura média de cerca de 12°C e mês mais quente (fevereiro) com temperatura média de cerca de 32°C.

Diferente da região de FES, a FOD conta com cerca de 56% da cobertura vegetal natural remanescente (NALON; MATTOS; FRANCO, 2008) e as planícies costeiras amostradas estão circundadas pelo complexo montanhoso Serra do Mar (SUGUIO; MARTIN, 1996). O clima é tropical chuvoso (predominantemente Af de Köppen) sem estação seca (ALVARES et al., 2013). A precipitação pluviométrica anual varia entre 2000 mm e 4500 mm, com o mês mais seco (julho) recebendo cerca de 80 mm e o mais

úmido (dezembro) até 500 mm (CEPAGRI, 2015). A média de temperatura anual nessa região é de cerca de 24°C, com o mês mais frio (julho) com temperatura mínima média superior a 13°C e o mais quente (fevereiro) com temperatura média máxima inferior a 35°C (CEPAGRI, 2015).

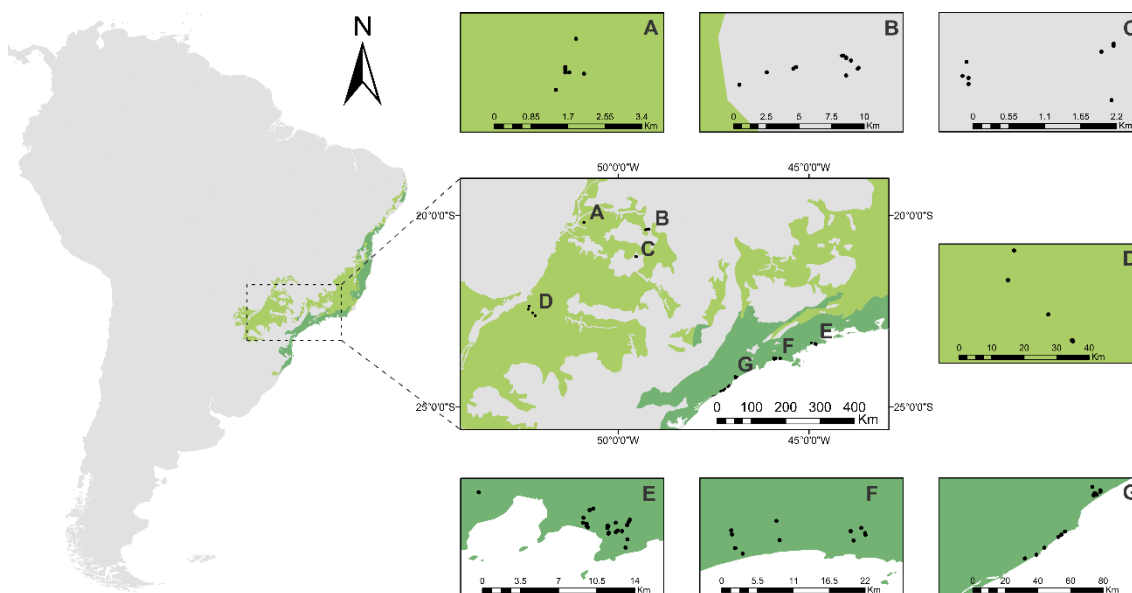


Figura 1. Regiões amostradas em áreas de FES (verde claro) e de FOD (verde escuro). As figuras A a D representam as localidades de FES, sendo: A - Santa Fé do Sul; B – Icém; C - Nova Itapirema e D – PEMD. As figuras E a G representam as localidades de FOD, sendo: E – Ubatuba; F – Bertioiga e G – Itanhaém/Peruíbe. Os pontos pretos representam os corpos d’água amostrados sendo que muitos estão sobrepostos.

Dados ambientais e de composição de espécies

Nós reunimos dados presença e ausência de espécies em 86 corpos d’água, 50 na FOD (15 em Itanhaém e Peruíbe, 12 em Bertioiga e 23 em Ubatuba), e 36 na FES (oito corpos d’água em Nova Itapirema, oito em Santa Fé do Sul, 12 em Icém e oito no PEMD), que foram amostrados entre os anos de 2003 e 2012 (ver material suplementar 2). Os dados de presença e ausência e as variáveis ambientais locais foram obtidos da literatura (DA SILVA; CANDEIRA; ROSSA-FERES, 2012; SANTOS et al., 2007; VASCONCELOS; ROSSA-FERES, 2005; VASCONCELOS et al., 2011) e da base de dados do projeto SISBIOTA “Girinos do Brasil” (Procs Fapesp: 2010/52321-7; CNPq: 563075/2010-4), todos obtidos com metodologia padronizada. As amostragens foram efetuadas com puçá (30 cm de diâmetro) de tela de arame (malha 3mm²) passado por todo o corpo d’água pelo período máximo de uma hora. Para representar a estrutura ambiental local dos corpos d’água nós selecionamos três variáveis quantitativas e duas variáveis

categóricas, conhecidas por influenciar a composição de espécies de anuros no bioma Mata Atlântica (DA SILVA; CANDEIRA; ROSSA-FERES, 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014a, 2014b; VASCONCELOS et al., 2011): número de tipos de vegetação no corpo d'água, profundidade, área, hidroperíodo e dossel. Nós classificamos o hidroperíodo como temporário (quando o corpo d'água seca pelo uma vez ao ano) ou permanente (quando o corpo d'água se mantém com água por todo o ano). O dossel foi classificado de acordo com a posição dos corpos d'água em relação à mata. Corpos d'água localizados na borda externa da mata ou em áreas abertas foram classificados como localizados em área de dossel aberto. Já corpos d'água localizados na borda interna ou no interior da mata foram classificados como localizados em área de dossel fechado.

A variação climática também tem forte influência sobre a distribuição dos anfíbios (CARNAVAL et al., 2009; DA SILVA et al., 2012; VASCONCELOS et al., 2010), principalmente por serem animais ectodérmicos e por causa da pele extremamente permeável, que aumenta sua dependência de áreas úmidas (DUELLMAN; TRUEB, 1994). Para avaliar a influência do clima, nós utilizamos variáveis climáticas extraídas da base de dados WorldClim (HIJMANS et al., 2005) a uma resolução de 2,5'. As variáveis climáticas selecionadas foram sazonalidade na temperatura, sazonalidade na precipitação, precipitação total anual, precipitação total no quarto de ano mais seco, precipitação total no quarto de ano mais úmido, temperatura mínima e temperatura máxima.

Análises

Análise de EMS

Todas as análises foram desenvolvidas no software R versão 3.1.1 (R CORE TEAM, 2014). Para cada metacomunidade, em ambas as extensões espaciais, foram implementadas as análises descritas em PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, (2010) utilizando o pacote *metacom* (DALLAS, 2014). Primeiramente utilizamos os escores do primeiro eixo gerado por uma análise de correspondência (CA) por média de reciprocidade, para reorganizar a planilha de composição de espécies de forma a otimizar a proximidade entre espécies com distribuições semelhantes e entre habitats com composição de espécies semelhante.

Em seguida avaliamos a coerência de cada metacomunidade, ou seja, se todas as espécies da metacomunidade possuem distribuição contínua ao longo de um gradiente (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Para isso é

contado o número de ausências embutidas na matriz reorganizada e o valor é comparado à média obtida por um modelo nulo que aleatoriza a matriz de dados 1000 vezes. Se o número de ausências embutidas não diferir do esperado ao acaso a metacomunidade não exhibe coerência e, portanto apresenta estrutura aleatória (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Se a coerência for negativa (*i.e.*, quando existem mais ausências embutidas na matriz ordenada do que o esperado ao acaso), a metacomunidade apresenta distribuição do tipo “tabuleiro de xadrez” (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Se a coerência for positiva (*i.e.*, quando existem menos ausências embutidas na matriz ordenada do que o esperado ao acaso), nós avaliamos o grau de substituição de espécies na metacomunidade (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). No caso de metacomunidades coerentes, é necessário diferenciar simples interrupções na distribuição das espécies (*i.e.* ausências embutidas na matriz ordenada) de uma real substituição na ocorrência de espécies ao longo de um gradiente ambiental (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Portanto todas as ausências embutidas das metacomunidades coerentes são preenchidas, de maneira que a distribuição de cada espécie se torne perfeitamente coerente, e o número de substituições entre as comunidades locais possa ser comparado aos de um modelo nulo que aleatoriza faixas completas de distribuição de espécies (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). O próximo passo é aplicar o índice de Morisita e comparar o valor observado a valores esperados de acordo com um modelo nulo equiprovável de limites de distribuição de espécies (limites de distribuição aleatórios), por meio de um teste X^2 , que identifica: (i) no caso de estruturas aninhadas, se os limites de distribuição das espécies são aleatórios, agrupados ou hiperdispersos e, (ii) no caso de estruturas não aninhadas, se a distribuição das espécies segue um modelo Clementsoniano, Gleasoniano ou Uniformemente espaçado (*sensu* PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Caso a substituição de espécies não seja diferente do esperado ao acaso (*i.e.* estatisticamente não significativa) nós temos uma quasi-estrutura (*sensu* PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Assim a metacomunidade pode também ter uma estrutura quasi-Clementsoniana, quasi-Gleasoniana, quasi-uniformemente espaçada, ou quasi-aninhada.

Os modelos nulos utilizados nas análises de coerência e substituição de espécies mantém a riqueza original de espécies em cada habitat fixa, mas permite que o número de habitats que cada espécie ocorre varie ao acaso (“ r_0 ” no pacote *metacom*; Dallas 2014). Nós optamos por utilizar esse modelo nulo porque: (i) nossas hipóteses se baseiam no

fato de que a presença ou ausência das espécies em cada habitat depende de características do ambiente; dessa maneira ao aleatorizarmos a matriz de dados as espécies devem ter igual chance de ocorrer ou não em qualquer habitat; (ii) Da mesma forma, nós preferimos manter a riqueza de espécies em cada habitat fixa porque algumas características, como o método de amostragem e a qualidade do habitat, influenciam a riqueza de espécies; (iii) Modelos nulos que fixam a riqueza e o número de habitats em que cada espécie ocorre são propensos a erros Tipo II (aceitar a hipótese nula quando ela é falsa), principalmente em matrizes aninhadas e/ou pequenas (ULRICH; GOTELLI, 2007, 2013).

Após identificarmos as estruturas das metacomunidades, nós verificamos se a ordem dos habitats das metacomunidades coerentes estavam relacionados às variáveis ambientais locais ou climáticas. A influência do clima foi avaliada apenas no caso da extensão espacial ampla, pois em algumas localidades (*i.e.* extensão espacial restrita) sequer existe variação climática. Para essa análise nós selecionamos os escores do primeiro eixo da análise de correspondência que ordenou os habitats, e esse eixo foi considerado a variável resposta em uma regressão múltipla. Nós padronizamos todas as variáveis subtraindo cada valor pela média e dividindo pelo desvio padrão (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012), utilizando o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2015). Em seguida verificamos a multicolinearidade dos dados a partir de valores da análise de VIF (fator de inflação da variância), utilizando o pacote *car* (FOX; WEISBERG, 2015). Com isso, nós retiramos do modelo preditivo variáveis com valores superiores a três, pois são consideradas multicolineares (ver material suplementar 3; ZUUR; IENO; ELPHICK, 2010). Diversos trabalhos associam o primeiro eixo da análise de correspondência com variáveis ambientais por meio de múltiplos testes de correlação (*e.g.* OCHOA-OCHOA; WHITTAKER, 2014; PRESLEY et al., 2009, 2012; WILLIG et al., 2011), no entanto essa abordagem aumenta a probabilidade de erro tipo I, sendo uma análise multivariada mais indicada (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Assim, para acessar o poder preditivo de cada variável preditora, nós realizamos uma análise de partição hierárquica (PH; CHEVAN; SUTHERLAND, 1991). A PH extrai o efeito de uma variável “I” isoladamente e fornece o efeito da interação dessa variável com as demais variáveis preditoras “J” baseando-se nos valores de R^2 para cada variável (MAC NALLY, 2002). O teste é baseado na estatística Z (*Z-score*), na qual o efeito de cada variável é obtido através de 1000 aleatorizações da matriz de dados, e a significância é baseada no intervalo de confiança superior a 95%, sendo considerados significativos valores de $Z \geq 1,65$ (MAC

NALLY, 2002). A PH foi implementada utilizando o pacote *hier.part* (WALSH; MAC NALLY, 2013).

Influência relativa de variáveis ambientais locais, climáticas e estrutura espacial

Nesta etapa nós construímos três matrizes de variáveis preditoras contendo: as variáveis ambientais locais, as variáveis climáticas e uma terceira matriz composta por filtros espaciais gerados por meio de mapas de autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM; DRAY; LEGENDRE; PERES-NETO, 2006). Para gerar os dbMEM nós utilizamos o pacote *PCNM* (LEGENDRE et al., 2013). Esses filtros são gerados a partir de uma matriz de distância euclidiana truncada entre as unidades amostrais baseada em suas coordenadas geográficas (BORCARD; LEGENDRE, 2002; DRAY; LEGENDRE; PERES-NETO, 2006; DRAY et al., 2012). Para as extensões espaciais restritas nós utilizamos como valor de truncamento a distância mínima necessária para que todos os corpos d'água de cada localidade permanecessem conectados (*i.e. minimum spanning tree*). Para as extensões espaciais maiores nós selecionamos a maior distância de truncamento encontrada em extensões restritas para cada fitofisionomia. Nós fizemos isso porque, principalmente em extensões espaciais amplas, nós temos pontos muito agrupados e distantes dos outros agrupamentos, de forma que usar a distância mínima em que todos os pontos permaneçam conectados faz com que tenhamos poucos filtros espaciais e que não representam toda a variação espacial dos nossos dados, principalmente em escalas mais finas (BORCARD; LEGENDRE, 2002).

Nós consideramos apenas as variáveis ambientais locais e climáticas com valores de VIF inferiores a três em relação à toda a matriz de presença e ausência de espécies (ver material suplementar 3; ZUUR; IENO; ELPHICK, 2010). Em seguida realizamos uma análise de redundância (RDA) somente com as variáveis ambientais locais, posteriormente com as variáveis climáticas, e em seguida somente com os filtros espaciais para verificarmos se os modelos explicavam significativamente a variação na composição de espécies. O valor de significância foi obtido por meio de uma ANOVA com 999 permutações (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Tanto para obter os valores de significância, quanto para a análise do VIF para a matriz de composição, e para a RDA nós utilizamos o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2015). Para os modelos que foram significativos nós realizamos o procedimento de *forward selection* para reter no modelo apenas as variáveis que explicavam significativamente a variação na composição de

espécies (BLANCHET; LEGENDRE; BORCARD, 2008). A *forward selection* foi implementada utilizando o pacote *packfor* (DRAY; LEGENDRE; BLANCHET, 2013).

Para avaliarmos a importância relativa das variáveis ambientais locais, das variáveis climáticas e dos filtros espaciais (ver material suplementar 5) na composição de espécies nós realizamos análises de partição de variância por meio da análise de redundância parcial (pRDA; LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). O valor de significância estatística dos modelos ambientais locais totais, ambientais locais puros, espaciais totais, espaciais puros, climáticos totais e climáticos puros foram obtidos por meio de ANOVAs com 999 permutações (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Novamente nós utilizamos o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2015) para as duas últimas análises.

Resultados

Floresta Estacional Semidecidual

Girinos de 29 espécies de anuros ocorreram nos 36 corpos d'água amostrados nas áreas de FES. A variação na composição de espécies da metacomunidade em extensão ampla, considerando todas as localidades, foi fracamente influenciada pelas variáveis ambientais locais, porém houve um forte efeito do clima espacialmente estruturado (Tabela 1). Essa metacomunidade apresentou estrutura Clementsoniana (Tabela 2), significativamente relacionada ao gradiente de precipitação no quarto de ano mais seco e ao tipo de dossel (*i.e.* fechado ou aberto; Tabela 3; Figura 2A). Quando consideramos somente as áreas mais desmatadas, a influência da variação ambiental local aumentou, no entanto, o clima espacialmente estruturado continuou tendo a maior influência na distribuição das espécies. O tipo de estrutura encontrada foi Quasi-Clementsoniana relacionada ao hidroperíodo (*i.e.* temporário ou permanente) e ao número de tipos de vegetação no corpo d'água (Figura 2B).

Analisando a FES em extensões espaciais mais restritas nós não observamos um padrão claro (Tabelas 1, 2 e 3; material suplementar 6). No caso de Icém, a metacomunidade foi estruturada principalmente pelas variáveis ambientais locais (Tabela 1), resultando em uma estrutura Quasi-Gleasoniana relacionada, como observado em extensão espacial ampla, ao hidroperíodo e número de tipos de vegetação no corpo d'água (Tabelas 2 e 3). Nas demais localidades de FES nós não encontramos influência significativa nem das variáveis ambientais locais, nem da estrutura espacial dos corpos

d'água. A estrutura dessas comunidades variou entre Aleatória, Quasi-Gleasoniana e Quasi-Aninhada com perda de espécies aleatória.

Floresta Ombrófila Densa

Girinos de 28 espécies foram registrados nos 50 corpos d'água amostrados nas áreas de FOD, sendo que apenas quatro dessas espécies também ocorreram na FES. Em extensão espacial ampla, a metacomunidade de FOD foi influenciada pelas variáveis ambientais locais, com pequena influência da estrutura espacial dos corpos d'água e nenhuma influência da variação climática (Tabela 1). Essa metacomunidade apresentou estrutura Aninhada com perda de espécies agrupada e fracamente relacionada ao tipo de dossel nos corpos d'água (Tabelas 2 e 3; Figura 3). Analisando as metacomunidades em extensões espaciais restritas, nós não observamos influência significativa nem das variáveis ambientais locais nem da estrutura espacial dos corpos d'água. A estrutura dessas metacomunidades seguiu o padrão de baixa substituição de espécies que observamos em extensão espacial ampla, sendo observadas estruturas: Aninhada com perda de espécies agrupada, Quasi-Aninhada com perda de espécies aleatória e Aleatória. Dessas metacomunidades, a única que teve relação significativa com algum gradiente ambiental (número de tipos de vegetação no corpo d'água) foi a metacomunidade de Bertioxa que, no entanto, apresentou estrutura Aleatória (Tabelas 2 e 3; material suplementar 6).

Tabela 1. Influência relativa (R^2 ajustado) do ambiente puro (A), da estrutura espacial pura (E), do clima puro (C), do ambiente espacialmente estruturado (A/E), do ambiente climaticamente estruturado (A/C), do clima espacialmente estruturado (C/E), e explicação compartilhada entre ambiente, estrutura espacial e clima (A/E/C) e variação não explicada (*i.e.* Resíduos; R) para os N corpos d'água em cada metacomunidade. Em negrito estão os valores significativos ($p < 0,05$). Como não analisamos a variação climática em extensões espaciais restritas, os respectivos valores não estão disponíveis (-).

	N	A	E	C	A/E	A/C	C/E	A/E/C	R.
FES	36	0,06	-0,01	-0,01	-0,01	0,00	0,19	0,02	0,76
Área desmatada de FES	28	0,11	-0,00	0,01	0,01	0,02	0,14	0,00	0,71
Icém	12	0,32	0,02	-	-0,06	-	-	-	0,72
Santa Fé do Sul	8	0,24	0,02	-	-0,05	-	-	-	0,78
Nova Itapirema	8	0,01	0,12	-	0,02	-	-	-	0,85
PEMD	8	0,46	0,11	-	-0,11	-	-	-	0,54
FOD	50	0,07	0,02	0,01	0,01	0	0,02	0,02	0,87
Ubatuba	23	0,09	-0,01	-	0	-	-	-	0,93
Itanhaém/Peruíbe	15	-0,02	0,01	-	-0,01	-	-	-	1,02
Bertioga	12	0,05	0	-	-0,01	-	-	-	0,96

Tabela 2. Valores de Z-score (Z) e p para Coerência, Substituição de Espécies, valores do índice de Morisita (i) e p para os Limites de distribuição de espécies e tipo de estrutura das metacomunidades, cada uma com N corpos d'água. Em negrito estão os valores significativos ($p < 0,05$).

	N	Coerência		Substituição de espécies		Limites de distribuição		Estrutura
		Z	p	Z	p	i	p	
FES	36	6,59	<0,001	-6,38	<0,001	2,07	0,00	Clementsoniana
Área desmatada de FES	28	3,22	0,001	-1,35	0,175	2,01	0,00	Quasi-Clementsoniana
Icém	12	2,77	0,006	-0,62	0,534	1,14	0,29	Quasi-Gleasoniana
Santa Fé do Sul	8	1,94	0,052	-0,54	0,587	1,33	0,25	Aleatória
Nova Itapirema	8	4,43	<0,001	-1,54	0,124	1,04	0,42	Quasi-Gleasoniana
PEMD	8	2,25	0,01	1,05	0,293	0,57	0,164	Quasi-Aninhada com perda de espécies aleatória
FOD	50	2,1	0,035	2,35	0,019	1,83	0,00	Aninhada com perda de espécies agrupada
Ubatuba	23	2,38	0,017	1,82	0,068	1,3	0,062	Quasi-Aninhada com perda de espécies aleatória
Itanhaém/Peruíbe	15	3,47	<0,001	2,19	0,028	4,54	0,00	Aninhada com perda de espécies agrupada
Bertioga	12	-1,58	0,112	-0,67	0,502	2,79	0,00	Aleatória

Tabela 1. Explicação das variáveis ambientais locais e climáticas (R^2 Ajust. e R^2) com relação aos escores do primeiro eixo da CA de cada metacomunidade (Tabela 2). As contribuições relativas de cada variável na explicação dos escores estão apresentadas em porcentagem e são baseadas nos valores de I. Os valores de I por sua vez são baseados nos valores de R^2 . Valores significativos estão em negrito ($p < 0,05$ e $Z > 1,65$). As variáveis climáticas não foram consideradas para metacomunidades em extensões espaciais restritas. Outros valores também estão omitidos (-) por que a variável foi excluída da análise por apresentar $VIF > 3$.

	N	R^2 Ajust.	R^2	HDR	DSS	ARE	PRF	NTV	PQS	PQU	PTA	TMA	TMI
FES	36	0,61	0,69	1,35	22,08	3,32	5,75	3,30	54,92	-	9,28	-	-
Áreas desmatadas de FES	28	0,54	0,64	46,73	-	9,70	7,93	26,46	4,36	-	4,80	-	-
Icém	12	0,65	0,75	50,51	-	-	9,36	40,13	-	-	-	-	-
Santa Fé do Sul	8	0,81	0,89	-	-	5,1	30,1	64,7	-	-	-	-	-
Nova Itapirema	8	0,29	0,59	27,56	-	33,88	-	38,56	-	-	-	-	-
PEMD	8	0,36	0,81	26,98	28,99	11,64	30,45	1,94	-	-	-	-	-
FOD	50	0,10	0,25	13,77	27,37	1,25	4,12	17,25	-	5,12	-	8,93	22,07
Ubatuba	23	-0,02	0,21	48,68	26,89	3,10	4,65	16,68	-	-	-	-	-
Itanhaém/Peruíbe	15	0,47	0,66	23,11	29,87	25,14	11,73	10,15	-	-	-	-	-
Bertioga	12	0,28	0,54	2,15	51,84	-	5,68	40,33	-	-	-	-	-

Hidroperíodo (HDR); Dossel (DSS); área (ARE); Profundidade (PRF); Número de tipos de vegetação no corpo d'água (NTV); Precipitação total no quarto de ano mais seco (PQS); Precipitação total no quarto de ano mais úmido (PQU); Precipitação total anual (PTA); Temperatura máxima (TMA); Temperatura mínima (TMI).

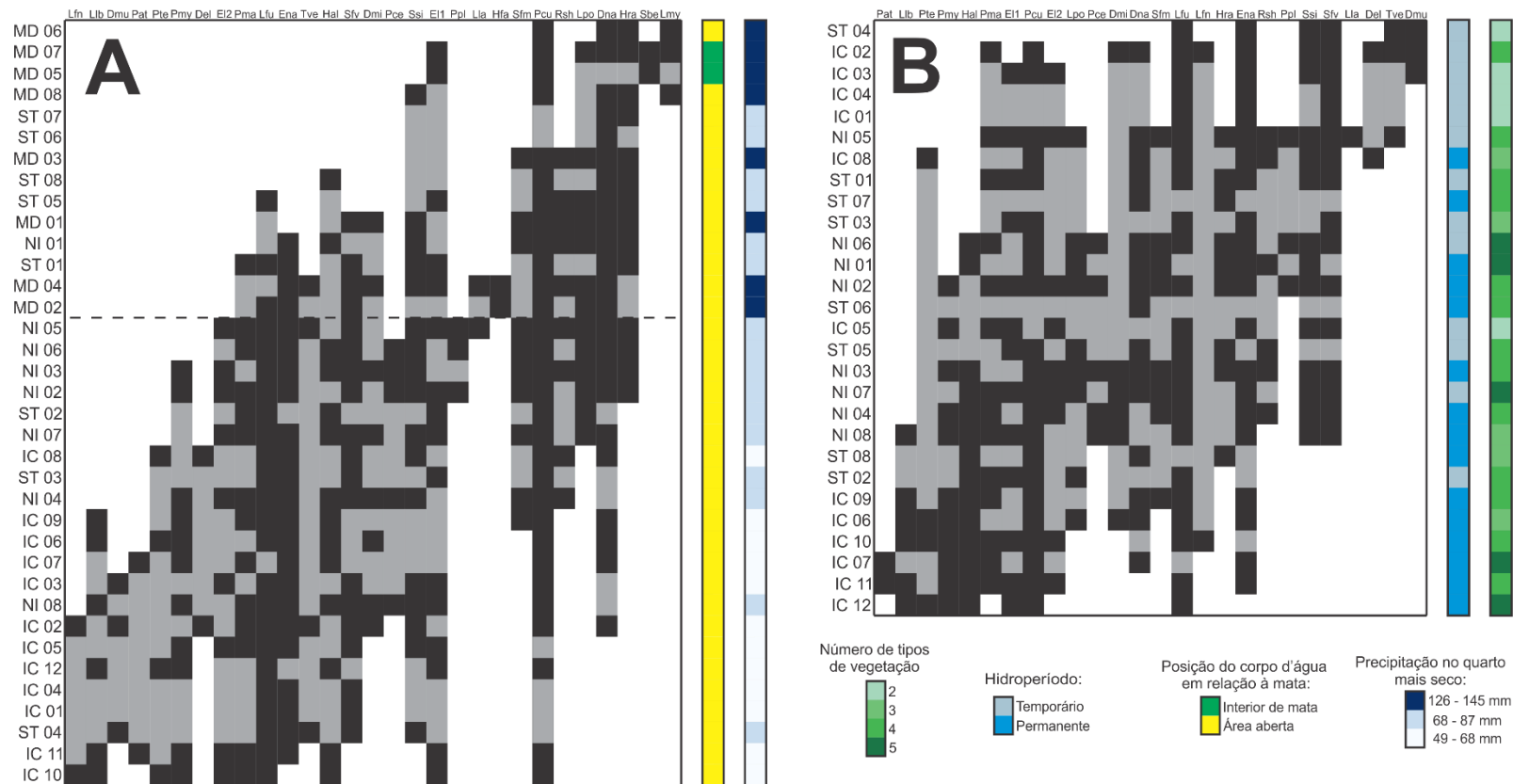


Figura 2. Estruturas de metacomunidade em extensão espacial ampla de FES considerando todas as localidades (A) e apenas localidades com alto grau de desmatamento (B). As células preenchidas em preto representam as reais presenças das espécies (colunas) nos habitats (linhas). As células preenchidas em cinza representam ausências preenchidas para a análise de substituição de espécies. Os gradientes coloridos à direita representam os gradientes ambientais significativamente relacionados à estrutura da metacomunidade. A linha pontilhada na figura A representa a separação geográfica da estrutura Clementsoniana em dois compartimentos, um mais ao sul da FES e com clima menos sazonal e um mais ao norte com clima mais sazonal.

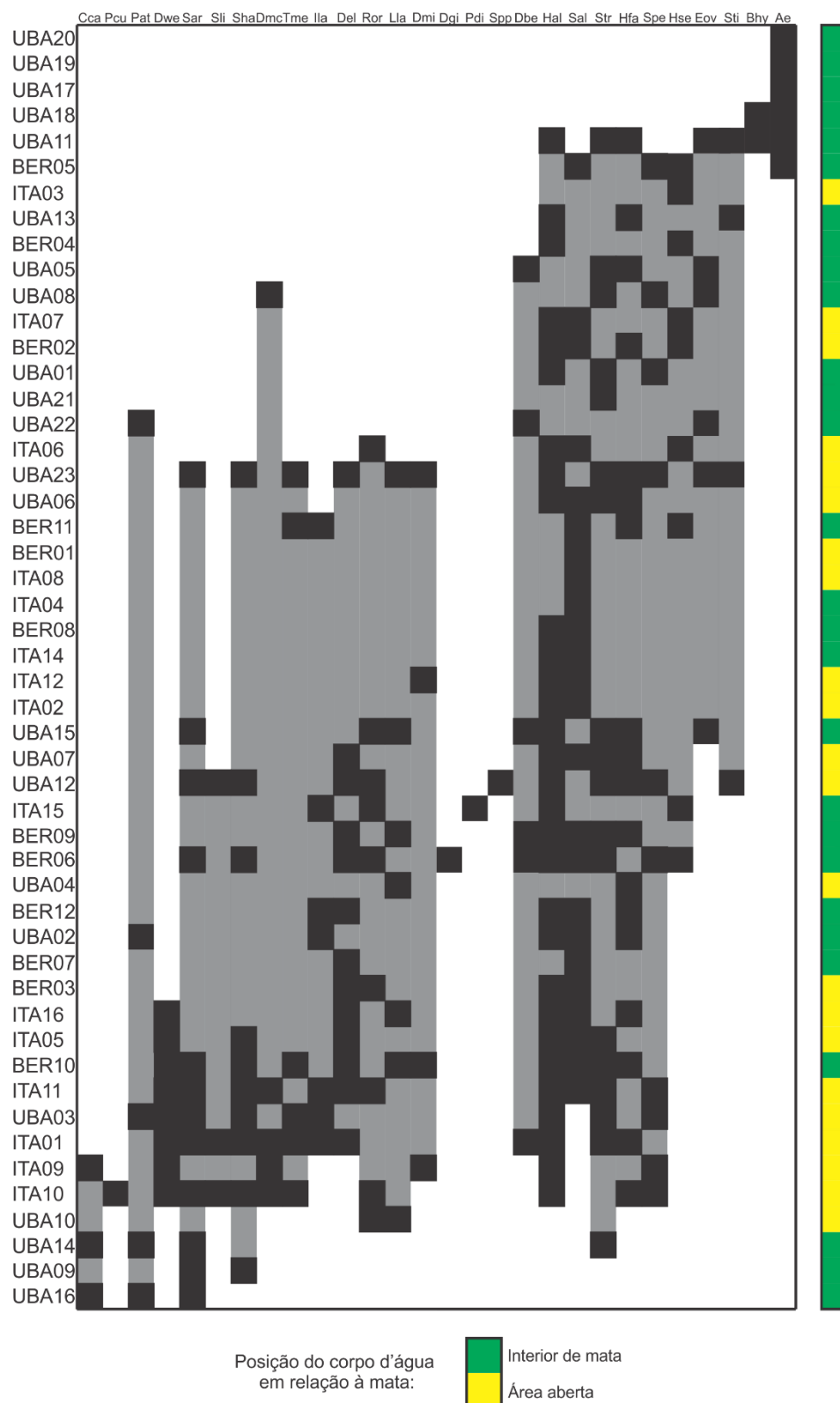


Figura 3. Estruturas de metacomunidade em extensão espacial ampla de FOD. As células preenchidas em preto representam as reais presenças das espécies (colunas) nos habitats (linhas). As células preenchidas em cinza representam ausências preenchidas para a análise de substituição de espécies. O gradiente colorido à direita representam o gradiente ambiental significativamente relacionado à estrutura da metacomunidade.

Discussão

Diferentes mecanismos estruturam as metacomunidades de girinos na Mata Atlântica. Em escalas amplas, a composição de espécies nas áreas de FES, foi, de modo geral, influenciada pelo mecanismo de filtragem de espécies, corroborando nossa predição inicial. Entretanto, surpreendentemente as espécies responderam ao clima e não as características do habitat local, como previsto. A influência do clima, associada à provável limitação à dispersão em decorrência da grande distância entre as localidades amostradas e intenso uso do solo na FES, parecem ser responsáveis pela estrutura Clementsoniana detectada. Nas áreas de FOD, diferente do que esperávamos, a composição de espécies sofreu pouca influência tanto de processos de filtragem de espécies quanto de limitação de dispersão. Apesar dessa pouca influência, o tipo de dossel nos corpos d'água foi o principal determinante da composição de espécies nas comunidades.

Nós esperávamos que a estrutura da metacomunidade de girinos das áreas de FES fosse determinada pelo mecanismo de filtragem de espécies em relação à fatores ambientais locais devido a dependência que os anuros apresentam de características do habitat de reprodução (DA SILVA et al., 2012; DUELLMAN; TRUEB, 1994; HADDAD; PRADO, 2005; HADDAD et al., 2013), da ampla distribuição espacial das espécies dessa fitofisionomia (VILLALOBOS et al., 2013), e da hipótese que espécies de áreas abertas possuem maior capacidade de dispersão que as de áreas florestadas (MELO et al., 2014). No entanto, observamos principalmente a influência da variação climática estruturada no espaço, ou seja, habitats próximos apresentaram clima e composição de espécies mais semelhantes. A influência conjunta do espaço e do clima sobre a composição de girinos nas áreas de FES, provavelmente está associada a características intrínsecas dos anuros, como a presença de pele permeável e a dependência de umidade ou de água para reprodução (DA SILVA et al., 2012; DUELLMAN; TRUEB, 1994; HADDAD; PRADO, 2005; HADDAD et al., 2013). As áreas de FES possuem clima tipicamente sazonal, com longos e pronunciados períodos secos, e alto grau de desmatamento, constituindo um ambiente severo para anfíbios. De fato, as espécies que hoje sobrevivem na maior parte da FES, principalmente na região noroeste do Estado de São Paulo, possuem modos reprodutivos generalizados ou adaptados a dessecação (HADDAD; PRADO, 2005; PROVETE et al., 2011). Nesse contexto, acreditamos que as condições climáticas severas, associadas ao rápido desmatamento (ROSSA-FERES et

al., 2012) dessa floresta, provavelmente intensificam os efeitos do clima na distribuição das espécies, de modo que mesmo pequenas variações na temperatura ou umidade tem grande efeito sobre o desempenho dos anuros.

O forte efeito do clima na estrutura da metacomunidade é reforçado por dois aspectos das áreas de FES amostradas. A presença de corpos d'água com dossel na porção mais ao sul da região de distribuição da FES cria um gradiente entre áreas desmatadas e áreas mais conservadas que coincide com a variação climática. A região mais ao sul da FES, onde está localizado o PEMD, apresenta menor sazonalidade na precipitação, enquanto as áreas amostradas mais ao norte, onde existe maior grau de desmatamento, apresentam maior sazonalidade. Entretanto, nós acreditamos que o clima seja o principal responsável por determinar a estrutura Clementsoniana das metacomunidades de girinos nas áreas de FES. Isso porque, mesmo considerando apenas as áreas mais desmatadas, localizadas em uma menor extensão espacial mais ao norte da FES, a variação climática continuou sendo o principal responsável pela variação na composição de espécies. Além disso, por se tratar de uma extensão espacial ampla, é possível também que a distância entre as localidades reforce a estrutura gerada pelo clima, contribuindo para a diferenciação dos conjuntos de espécies

Nas áreas mais desmatadas da FES foi possível ainda detectar um maior efeito do processo de filtragem de espécies de acordo com as características do habitat local, em relação à FES como um todo. Porém, como nesse caso não houve presença de dossel nos corpos d'água, o hidroperíodo e o número de tipos de vegetação no corpo d'água foram as variáveis locais mais importantes. Essas variáveis tem reconhecida influência na distribuição dos anuros (BABBITT; BABER; TARR, 2003; DA SILVA; CANDEIRA; ROSSA-FERES, 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014a, 2014b; WELLBORN; SKELLY; WERNER, 1996). Algumas espécies com desenvolvimento larvário rápido ocorrem preferencialmente em corpos d'água temporários, evitando o problema da predação por peixes, frequentemente enfrentado em corpos d'água permanentes (BABBITT; BABER; TARR, 2003; WELLBORN; SKELLY; WERNER, 1996). Outras espécies possuem mecanismos de defesa, como impalatabilidade (*e.g. Rhinela schneideri*), podendo ocorrer em corpos d'água permanentes com peixes predadores (BABBITT; BABER; TARR, 2003; WELLBORN; SKELLY; WERNER, 1996). Um maior número de tipos de vegetação no corpo d'água pode promover um maior número de microhabitats para vocalização, oviposição, e abrigo contra predadores (BURNE; GRIFFIN, 2005; SEMLITSCH, 2002; SHULSE et al., 2010). Portanto, quando existe

variação na presença ou ausência de dossel, a composição de espécies nos corpos d'água varia principalmente entre espécies que se reproduzem em áreas abertas e em áreas com dossel (*e.g.* PROVETE et al., 2014). Nas áreas onde os corpos d'água não possuem cobertura de dossel, as comunidades são constituídas exclusivamente por espécies que se reproduzem em áreas abertas e sua composição varia principalmente de acordo com outras variáveis ambientais locais.

Nas áreas de FOD a variação na composição de espécies foi associada à variação ambiental local, contrariando nossa predição que a estrutura espacial dos corpos d'água e o clima seriam os responsáveis pela estrutura da metacomunidade de girinos. Esse resultado conflita com a premissa que as espécies associadas a áreas de FOD possuem distribuição restrita no espaço (ROSSA-FERES et al., 2011; VILLALOBOS et al., 2013). Essa premissa é fundamentada no alto grau de endemismo de anuros nessa formação vegetal que, por sua vez, é alavancado pela grande diversidade de modos reprodutivos, muitos altamente especializados (HADDAD; PRADO, 2005), e pela variação altitudinal da Serra do Mar (DA SILVA; ALMEIDA-NETO; ARENA, 2014). Nós acreditávamos que essa influência de limitação da dispersão emergisse mesmo nas planícies costeiras, uma vez que existem áreas de maior altitude entre algumas das localidades amostradas. No entanto, é provável que o elevado grau de umidade e a ausência de estação seca nessa fitofisionomia diminuam o risco de dessecação para anfíbios, possibilitando que as espécies se dispersem pela paisagem, e colonizem habitats com características locais que lhes garantam maior desempenho.

A característica ambiental local com maior influência na distribuição das espécies nas áreas de FOD foi a presença ou ausência de dossel. Analisando a estruturação da metacomunidade de girinos em uma área de altitude nessa mesma fitofisionomia, PROVETE et al., (2014), também detectaram forte influência do gradiente de cobertura de dossel sobre a composição de espécies. No entanto, esse estudo não descreve como ocorre essa mudança na composição de espécies ao longo desse gradiente, sugerindo apenas que as espécies se distribuam diferencialmente em corpos d'água com maior e com menor grau de cobertura de dossel (PROVETE et al., 2014). Aqui nós demonstramos que o gradiente de dossel nas áreas de FOD gera, surpreendentemente, metacomunidades de girinos com estruturas aninhadas. Essa estrutura indica que, excetuando algumas poucas espécies registradas apenas em corpos d'água com pequena riqueza de espécies (*i.e.* *Phyllomedusa distincta*, *Aplastodiscus eugenioi* e *Bokermannohyla hylax*), a composição de espécies de habitats com menor riqueza é, de maneira geral, subconjunto

da composição de espécies dos habitats com maior riqueza. Nesse caso, ambientes de área aberta apresentam maior riqueza do que ambientes com cobertura de dossel ($W = 0,87$, $p < 0,001$; $t = 2,57$, $p = 0,01$; Figura 4). Nós achamos essa estrutura surpreendente principalmente porquê das 17 espécies consideradas especialistas de interior de mata que nós registramos na FOD (HADDAD et al., 2013), 11 foram encontradas corpos d'água com e sem dossel. Dessa forma, nós demonstramos que mesmo espécies cujos adultos ocorrem predominantemente em interior de mata, podem se reproduzir em corpos d'água de áreas abertas, provavelmente vizinhos as áreas de floresta.

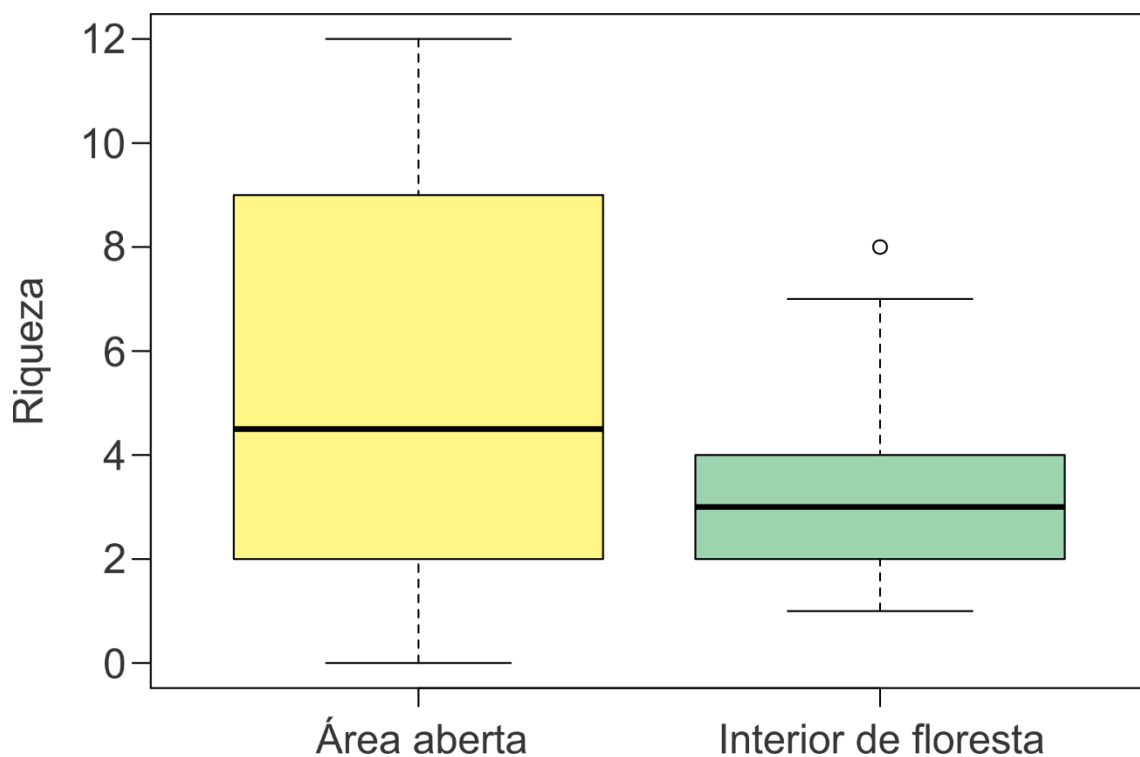


Figura 4. Efeito da presença (interior de floresta) e ausência de dossel (área aberta) na riqueza de espécies de FOD em extensão espacial ampla.

A influência de gradientes de dossel sobre a composição e distribuição de anuros é bastante conhecida (PROVETE et al., 2014; SCHIESARI, 2006; SKELLY; FREIDENBURG; KIESECKER, 2002; WERNER et al., 2007). Estudos realizados em ambiente temperado com girinos de espécies especialistas e generalistas com relação à cobertura de dossel, sugerem que girinos de ambos os grupos sofrem diminuição de desempenho em áreas com dossel fechado (SCHIESARI, 2006; SKELLY; FREIDENBURG; KIESECKER, 2002). No entanto, a diminuição é mais acentuada nas

espécies associadas a áreas abertas (SCHIESARI, 2006; SKELLY; FREIDENBURG; KIESECKER, 2002). A diminuição do desempenho de girinos especializados em áreas abertas pode ocorrer porque o gradiente de dossel cria uma diferença de qualidade de recursos (SCHIESARI, 2006). As poças localizadas em áreas abertas possuem menor variedade e maior qualidade de recursos, enquanto as poças localizadas sob dossel possuem recursos de maior variedade, mas menor qualidade (SCHIESARI, 2006). Assim, girinos que ocorrem em ambientes com cobertura de dossel são capazes de consumir maior variedade de recursos, enquanto girinos especializados em ambientes de área aberta direcionam sua dieta para recursos de maior qualidade, não ocorrendo em poças com grande cobertura de dossel (SCHIESARI, 2006). Portanto, nós acreditamos que esse gradiente seja responsável por filtrar as espécies nos corpos d'água das áreas de FOD, impedindo que algumas espécies especializadas em áreas abertas ocorram em corpos d'água no interior da floresta. Entretanto, espécies encontradas no interior da mata podem ocorrer nos corpos d'água das áreas abertas vizinhas a floresta, explicando a estrutura aninhada detectada nessa fitofisionomia.

Em extensão espacial restrita, a estrutura das metacomunidades de girinos das áreas de FES e de FOD não apresentou um padrão claro, levando a baixa previsibilidade dos mecanismos e processos que as estruturam. Entretanto, apesar de alguns resultados não terem sido estatisticamente significativos, houve tendência a maior influência da variação ambiental local. Essa influência era esperada, uma vez que com menores distâncias entre os habitats menor é a limitação da dispersão, possibilitando que as espécies ocorram preferencialmente em habitats que lhes garantem melhor desempenho (COTTENIE, 2005; HEINO et al., 2015a; LEIBOLD et al., 2004). No entanto, em recente revisão Heino *et al.* (2015a) demonstraram que a previsibilidade dos mecanismos que estruturam metacomunidades em poças varia com o grau de heterogeneidade dos habitats, principalmente em relação ao hidroperíodo. Habitats temporários são mais sujeitos a efeitos estocásticos de colonização, extinção e limitação da dispersão, em decorrência da imprevisibilidade de disponibilidade de água, enquanto habitats permanentes são principalmente estruturados por mecanismos de filtragem de espécies (HEINO et al., 2015a). Nesse estudo a ausência de um padrão tão claro de mecanismos estruturadores das metacomunidades de girinos em extensão espacial restrita, é atribuído a características particulares de cada localidade. Características como proporção de corpos d'água permanentes e temporários, grau de cobertura de dossel e heterogeneidade da vegetação nos corpos d'água, podem possibilitar maior influência de eventos estocásticos,

possivelmente efeitos de prioridade (*i.e.* superioridade competitiva por colonização precoce) e extinção, ou de limitação da dispersão, ou de filtragem de espécies, como observado em Icém.

Apesar da baixa previsibilidade dos mecanismos que estruturam as metacomunidades em extensão espacial restrita, nós fomos capazes de identificar um outro padrão. De maneira geral, existe maior substituição de espécies (*i.e.* *turnover*) nas metacomunidades de girinos de áreas mais desmatadas, enquanto nas áreas onde existem corpos d'água com e sem dossel, incluindo o PEMD, observamos uma tendência a menor substituição de espécies (*i.e.* aninhamento). As metacomunidades de girinos de Bertiooga e Santa Fé do Sul constituem as duas exceções a esse padrão, provavelmente devido também às características particulares dessas localidades. Além disso, a ausência de relação da estrutura da metacomunidade com gradientes ambientais e o fato de a substituição de espécies na maioria dessas metacomunidades ter sido não significativa (*i.e.* Quasi-estruturas), provavelmente se deve ao maior efeito de processos estocásticos nessa escala espacial (HEINO et al., 2015a), aliado ao pequeno número de unidades amostrais em algumas das áreas de FES (*e.g.* Nova Itapirema, Santa Fé do Sul e PEMD). Assim, de modo geral, da mesma forma como detectado em escala espacial ampla, a presença e ausência de dossel pode gerar metacomunidades de girinos com estruturas aninhadas, bem como regiões com predominância de áreas desmatadas possuem estruturas com maior substituição de espécies em relação a outros gradientes ambientais como o hidroperíodo e o número de tipos de vegetação, como verificado em Icém.

Considerações finais

Independentemente da extensão espacial analisada, as áreas de FOD apresentaram menor coerência na distribuição das espécies e maior grau de estocasticidade. Isso é observado nos valores de coerência, onde valores de Z das metacomunidades nas áreas de FOD são menores em comparação com os das áreas de FES (ver Tabela 2) e, principalmente, na proporção de variação não explicada na análise de partição de variância, onde as frações de resíduos nas metacomunidades de FOD são maiores (ver Tabela 1). Nas áreas de FES, é provável que as condições climáticas mais severas, decorrentes da pronunciada estação seca e do intensivo uso do solo, intensifique os efeitos da limitação de dispersão e da filtragem das espécies pelas variáveis climáticas, levando a uma estrutura Clementsoniana relacionada aos gradientes de cobertura de dossel e

intensidade da estação seca. Em contraste, o clima mais úmido e estável nas áreas de FOD parece facilitar a dispersão das espécies, o que amortiza os efeitos da variação ambiental local dos corpos d'água (ver material suplementar 7), com exceção da presença ou ausência de dossel. Em pequenas extensões espaciais as metacomunidades não apresentaram padrões claros, com grande efeito de fatores estocásticos e apenas uma tendência a maior influência da variação ambiental local, em relação à limitação da dispersão, gerando estruturas com maior substituição de espécies em regiões com predomínio de áreas abertas, e aninhadas em regiões onde existe floresta. Por fim, o real papel dos processos estocásticos na estruturação das metacomunidades, principalmente em extensões espaciais restritas permanece incerto. Dessa forma, é importante que futuros estudos foquem em analisar corpos d'água temporários e permanentes tanto em conjunto quanto separadamente, além de considerar a variação temporal na estrutura das metacomunidades. Aliado a este trabalho, essas abordagens podem ser de grande importância para melhor dimensionarmos e entender o papel de processos estocásticos na estruturação de metacomunidades de anuros.

Referências

- AB'SÁBER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. 1ª. ed. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- BABBITT, K. J.; BABER, M. J.; TARR, T. L. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. **Canadian Journal of Zoology**, v. 81, n. 9, p. 1539–1552, 2003.
- BLANCHET, G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of spatial explanatory variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623–2632, 2008.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. **Ecological Modelling**, v. 153, n. 1-2, p. 51–68, 2002.
- BURNE, M. R.; GRIFFIN, C. R. Habitat associations of pool-breeding amphibians in eastern Massachusetts, USA. **Wetlands Ecology and Management**, v. 13, n. 3, p. 247–259, 2005.

- CARNAVAL, A. C. et al. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. **Science**, v. 323, n. 6, p. 785–789, 2009.
- CEPAGRI. **Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura**. Disponível em: <<http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>>. Acesso em: 10 fev. 2014.
- CHEVAN, A.; SUTHERLAND, M. Hierarchical Partitioning. **The American Statistician**, v. 45, n. 2, p. 90–96, 1991.
- 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.
- DA SILVA, F. R.; CANDEIRA, C. P.; ROSSA-FERES, D. DE C. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 6, p. 1411–1424, 1 fev. 2012.
- DALLAS, T. metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. **Ecography**, v. 37, n. 4, p. 402–405, 2014.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. p. 342–444.
- DRAY, S. et al. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. **Ecological Monographs**, v. 82, n. 3, p. 257–275, 2012.
- DRAY, S.; LEGENDRE, P.; BLANCHET, G. **packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46)**, 2013. Disponível em: <<http://r-forge.r-project.org/projects/sedar/>>
- DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P. R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). **Ecological Modelling**, v. 196, n. 3-4, p. 483–493, 2006.

- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. USA: The Johns Hopkins University Press, 1994.
- FARIA, H. H. DE; PIRES, A. S. (EDS.). **Parque estadual do Morro do Diabo: plano de manejo**. Santa Cruz do Rio Pardo, SP: Editora Viena, 2006.
- FOX, J.; WEISBERG, S. **car: companion to applied regression**, 2015. Disponível em: <<https://r-forge.r-project.org/projects/car/>>
- 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, 2015a.
- HEINO, J. et al. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. **Ecology and Evolution**, v. 57, n. 9, p. 778–782, 2015b.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, 2005.
- LEGENDRE, P. et al. **PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses**, 2013. Disponível em: <<http://r-forge.r-project.org/projects/sedar/>>
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3. ed. Oxford: Elsevier, 2012. v. 24
- 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.
- LOGUE, J. B. et al. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 9, p. 482–491, 2011.
- MAC NALLY, R. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: Further comments on retention of independent variables. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, n. 8, p. 1397–1401, 2002.

- MELO, M. et al. Are Assemblages of Aquatic-Breeding Anurans (Amphibia) Niches Structured or Neutral? **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 608–614, 2014.
- 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.
- NALON, M. A.; MATTOS, I. F. DE A.; FRANCO, G. A. D. C. Meio físico e aspectos da fragmentação da vegetação. In: RODRIGUES, R. R. et al. (Eds.). . **Diretrizes para a conservação e restauração da biodiversidade no Estado de São Paulo**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, 2008. p. 14–21.
- OCHOA-OCHOA, L. M.; WHITTAKER, R. J. Spatial and temporal variation in amphibian metacommunity structure in Chiapas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 30, n. 06, p. 537–549, 2014.
- OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**, 2015. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=vegan>>
- 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, 2014a.
- PRADO, V. H. M. DO; ROSSA-FERES, D. DE C. Multiple determinants of anuran richness and occurrence in an agricultural region in south-eastern Brazil. **Environmental Management**, v. 53, n. 4, p. 1–15, 2014b.
- PRESLEY, S. J. et al. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: Multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. **Oecologia**, v. 160, n. 4, p. 781–793, 2009.
- PRESLEY, S. J. et al. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: A comparison of bats, rodents and birds. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 10, p. 968–976, 2012.
- 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.
- PRESLEY, S. J.; WILLIG, M. R. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 185–199, 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.
- ROSSA-FERES, D. DE C. et al. Padrões de distribuição da riqueza e abundância de espécies de diversos grupos animais e vegetais em fragmentos florestais remanescentes na região noroeste do estado de São Paulo. In: NECCHI JÚNIOR, O. (Ed.). **Fauna e flora de fragmentos florestais remanescentes da região noroeste do estado de São Paulo**. Ribeirão Preto: Holos, 2012. p. 301.
- ROSSA-FERES, D. DE C.; JIM, J. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n. 2, p. 439–454, 2001.
- SANTOS, T. G. DOS et al. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 97, n. 1, p. 37–49, 2007.
- SCHIESARI, L. Pond canopy cover: A resource gradient for anuran larvae. **Freshwater Biology**, v. 51, n. 3, p. 412–423, 2006.
- SCHIESARI, L.; CORRÊA, D. T. Consequences of agroindustrial sugarcane production to freshwater biodiversity. **GCB Bioenergy**, p. n/a–n/a, 2015.
- SEMLITSCH, R. D. Critical Elements for Biologically Based Recovery Plans of Aquatic Breeding Amphibians. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 619–629, 2002.
- SHULSE, C. D. et al. Influences of design and landscape placement parameters on amphibian abundance in constructed wetlands. **Wetlands**, v. 30, n. 5, p. 915–928, 2010.
- SILVA, R. A.; MARTINS, I. A.; ROSSA-FERES, D. DE C. Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. **Zoologia (Curitiba)**, v. 28, n. 5, p. 610–618, out. 2011.
- SKELLY, D. K.; FREIDENBURG, L. K.; KIESECKER, J. M. Forest canopy and the performance of larval amphibians. **Ecology**, v. 83, n. 4, p. 983–992, 2002.
- SUGUIO, K.; MARTIN, L. The role of neotectonics in the evolution of the Brazilian coast. **Geonomos**, v. 4, n. 2, p. 45–53, 1996.

TEAM, R. C. **R: A Language and Environment for Statistical Computing** Vienna, Austria R Foundation for Statistical Computing, , 2014. Disponível em: <<http://www.r-project.org/>>

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

ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Null Model Analysis of Species Nestedness Patterns. **Ecology**, v. 88, n. 7, p. 1824–1831, 2007.

ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Pattern detection in null model analysis. **Oikos**, v. 122, n. 1, p. 2–18, 2013.

VASCONCELOS, T. DA S. et al. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 04, p. 423–432, 2010.

VASCONCELOS, T. DA S. et al. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 673, n. 1, p. 93–104, 2011.

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.

VASCONCELOS, T. DA S.; ROSSA-FERES, D. DE C. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 1–14, 2005.

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.

WALSH, A. C.; MAC NALLY, R. **hier.part: Hierarchical Partitioning**, 2013. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=hier.part>>

WELLBORN, G. A.; SKELLY, D. K.; WERNER, E. E. Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 337–363, 1996.

WERNER, E. E. et al. Amphibian species richness across environmental gradients. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1697–1712, 2007.

WILLIG, M. R. et al. Tropical metacommunities along elevational gradients: Effects of forest type and other environmental factors. **Oikos**, v. 120, n. 10, p. 1497–1508, 2011.

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

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; ELPHICK, C. S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 3–14, 2010.

Apêndice 1.

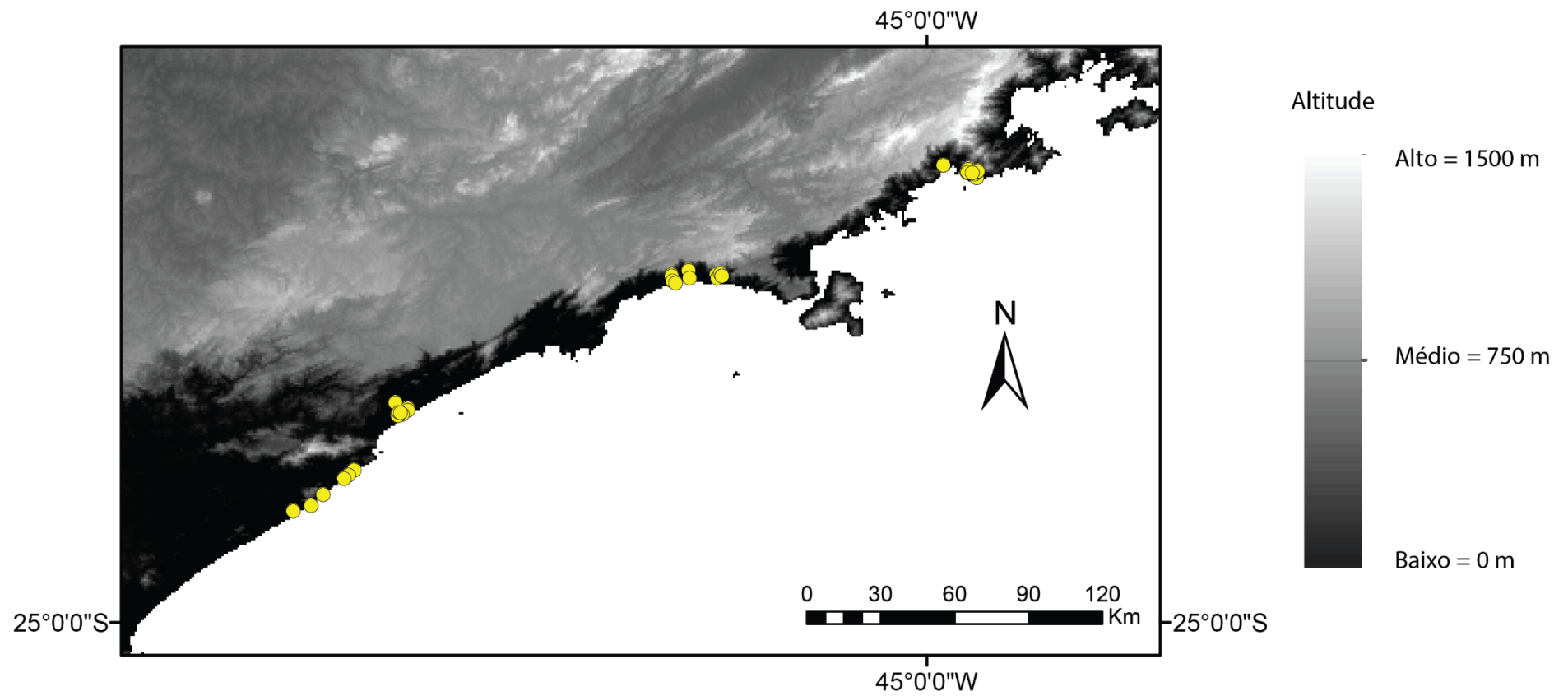


Figura 1.1. Variação na altitude nas áreas amostradas de FOD. Os pontos amarelos representam cada corpo d'água amostrado na FOD.

Apêndice 2

Tabela 2. 1. Tabela mostrando o número de amostragens em cada corpo d'água amostrado e o período de amostragem.

	Período de amostragens	Número de amostragens
Icém	Setembro de 2004 a agosto de 2005	19 amostragens
Santa Fé do Sul	Setembro de 2003 a agosto de 2004	18 amostragens
Nova Itapirema	Janeiro de 2003 a março de 2004	25 amostragens
PEMD	Novembro de 2005 a março de 2007	17 amostragens
Ubatuba	Outubro de 2011 a abril de 2012	3 amostragens
Bertioga	Outubro de 2011 a abril de 2012	3 amostragens
Itanhaém/Peruíbe	Outubro de 2011 a abril de 2012	3 amostragens

Apêndice 3.

Aqui nós mostramos os valores de VIF para cada variável dos modelos para cada análise de PH (Tabelas 2.1 a 2.10) e partição de variância (Tabelas 2.11 a 2.23). Excluimos do modelo sempre a variável com maior valor de VIF, se este fosse maior que 3 (com exceção das análises para FES em escala ampla; ver legendas). Nós utilizamos para as análises apenas o modelo que tinha todas as variáveis com valor de VIF < 3.

Tabela 3.1. Valores de VIF para análise de PH para FES em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise. Os asteriscos (*) representam a variável que foi excluída da análise seguinte. Excepcionalmente nas análises para a FES nós excluimos não necessariamente a variável com maior valor de VIF em cada análise. Como as variáveis climáticas foram muito multicolineares e a variação na temperatura era muito pequena para influenciar biologicamente a distribuição de anfíbios, nós demos preferência à manter as variáveis relacionadas a precipitação.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
1ª tentativa	1.98	2.31	8.15	1.62	2.52	938.51*	17678.69	320.46	10286.19	6707.12	803.08	449.97
2ª tentativa	1.95	2.28	4.85	1.62	1.90		7403.26	162.76	4960.35	3297.76	633.54*	381.89
3ª tentativa	1.78	2.28	3.95	1.55	1.56		6261.72	119.57	3766.00	3057.94		6.66*
4ª tentativa	1.56	1.80	3.85	1.45	1.53		3697.47*	98.21	3145.98	2197.65		
5ª tentativa	1.49	1.80	1.58	1.45	1.46			76.50	1336.25	1784.92*		
6ª tentativa	1.49	1.55	1.44	1.36	1.37			1.74	2.82			

Tabela 3. 2. Valores de VIF para análise de PH para áreas com intenso uso do solo da FES em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes. A variável dossel não foi analisada por que todas os corpos d'água da área não possuíam dossel. Valores ausentes (NA) representam máxima multicolinearidade.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
1ª tentativa	2.00	1.71	1.50	1.80		NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
2ª tentativa	2.00	1.71	1.50	1.80			NA	NA	NA	NA	NA	NA
3ª tentativa	2.00	1.71	1.50	1.80			118255.40	5848.88	54884.46	30713.88	2236.56	
4ª tentativa	1.77	1.68	1.48	1.70				361.26	1433.78	361.95	1804.70	
5ª tentativa	1.72	1.62	1.48	1.59				67.93	202.15	358.73		
6ª tentativa	1.72	1.59	1.43	1.56				1.41	1.63			

Tabela 2.3. Valores de VIF para análise de PH para Santa Fé do Sul em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes. A variável dossel não foi analisada por que todas os corpos d'água da área não possuíam dossel.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.57	4.06	1.64	4.20	
2ª tentativa	1.32	1.27	1.60		

Tabela 3.4. Valores de VIF para análise de PH para Icém. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes. A variável dossel não foi analisada por que todas os corpos d'água da área não possuíam dossel.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1 ^a tentativa	8.10	2.57	8.84	2.22	
2 ^a tentativa	2.15	1.05		2.09	

Tabela 3.5. Valores de VIF para análise de PH para Nova Itapirema. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes. A variável dossel não foi analisada por que todas os corpos d'água da área não possuíam dossel.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1 ^a tentativa	1.36	3.53	3.12	1.62	
2 ^a tentativa	1.32		1.04	1.36	

Tabela 3.6. Valores de VIF para análise de PH para o PEMD. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1 ^a tentativa	1.35	2.87	2.51	1.73	1.66

Tabela 3.7. Valores de VIF para análise de PH para FOD em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
1ª tentativa	1.49	2.02	1.45	1.71	2.13	20.16	72.05	1281.59	228.07	587.29	4.91	14.54
2ª tentativa	1.36	1.88	1.34	1.71	2.13	5.35	66.75		171.99	45.92	3.57	5.46
3ª tentativa	1.34	1.88	1.31	1.69	2.13	5.11	7.56			5.37	1.83	4.79
4ª tentativa	1.25	1.86	1.27	1.67	1.98	4.58				3.88	1.72	1.85
5ª tentativa	1.25	1.72	1.27	1.57	1.93					1.19	1.68	1.30

Tabela 3.8. Valores de VIF para análise de PH para Ubatuba. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.28	1.85	1.66	1.34	1.49

Tabela 3.9. Valores de VIF para análise de PH para Bertioxa. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	2.87	2.05	6.01	5.64	2.48
2ª tentativa	2.08	1.40		1.70	1.97

Tabela 3.10. Valores de VIF para análise de PH para Itanhaém e Peruíbe. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.57	2.77	1.13	2.88	1.31

Tabela 3.11. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para FES em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.14	1.39	1.32	1.31	1.15

Tabela 3.12. Valores de VIF das variáveis climáticas para análise de partição de variância para FES em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise. Os asteriscos (*) representam a variável que foi excluída da análise seguinte. Excepcionalmente nas análises para a FES nós excluimos não necessariamente a variável com maior valor de VIF em cada análise. Como as variáveis climáticas foram muito multicolineares e a variação na temperatura era muito pequena para influenciar biologicamente a distribuição de anfíbios, nós demos preferência à manter as variáveis relacionadas a precipitação.

	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
1ª tentativa	459.01	3547.55	133.09	2022.01	3251.58	673.49*	361.83
2ª tentativa	276.50*	3412.57	132.67	2018.36	3170.80		5.27
3ª tentativa		2525.92	99.29	1315.06	2638.65*		4.15
4ª tentativa		1233.10	2.85	1237.62*			2.56
5ª tentativa		1.52	2.81				2.09

Tabela 3.13. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para FES em áreas com intenso uso do solo em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR
1ª tentativa	1.32	1.22	1.34	1.33

Tabela 3.14. Valores de VIF das variáveis climáticas para análise de partição de variância para FES em áreas com intenso uso do solo em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes. Valores ausentes (NA) representam máxima multicolinearidade.

	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
1ª tentativa	NA	91309.79	4676.94	42233.28	24234.37	1996.24	NA
2ª tentativa	NA	91309.79	4676.94	42233.28	24234.37	1996.24	
3ª tentativa		91309.79	4676.94	42233.28	24234.37	1996.24	
4ª tentativa			335.72	1330.67	328.64	1655.54	
5ª tentativa			60.57	186.05	323.71		
6ª tentativa			1.16	1.16			

Tabela 3.15. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para Icém. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	8.10	2.57	8.84	2.22	
2ª tentativa	2.15	1.05		2.09	

Tabela 3.16. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para Santa Fé do Sul. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.57	4.06	1.64	4.20	
2ª tentativa	1.32	1.27	1.61		

Tabela 3.17. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para Nova Itapirema. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.36	3.53	3.12	1.62	
2ª tentativa	1.32		1.04	1.36	

Tabela 3.18. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para o PEMD. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.35	2.87	2.51	1.73	1.66

Tabela 3.19. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para a FOD em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.21	1.46	1.14	1.35	1.22

Tabela 3.20. Valores de VIF das variáveis climáticas para análise de partição de variância para a FOD em extensão espacial ampla. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
1ª tentativa	14.75	66.68	1018.76	190.78	480.43	3.82	10.78
2ª tentativa	4.70	58.78		154.96	40.28	2.85	4.70
3ª tentativa	4.35	6.41			4.79	1.21	4.26
4ª tentativa	3.90				3.53	1.19	1.74
5ª tentativa					1.04	1.03	1.06

Tabela 3.21. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para Ubatuba. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.28	1.85	1.66	1.34	1.49

Tabela 3.22. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para Bertioga. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	2.87	2.05	6.01	5.64	2.87
2ª tentativa	2.08	1.40		1.70	1.97

Tabela 3.23. Valores de VIF das variáveis ambientais para análise de partição de variância para Itanhaém/Peruíbe. Valores em negrito representam o maior valor de VIF em cada análise e a variável que foi excluída das análises seguintes.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
1ª tentativa	1.57	2.77	1.13	2.88	1.31

Apêndice 4.

Variáveis selecionadas pela *forward selection* para as análises de partição de variância.

Tabela 4.1. Variáveis climáticas marcadas com um X fazem parte do modelo em que a *forward selection* foi aplicada. Variáveis marcadas com um * são as variáveis selecionadas pela *forward selection* e que foram utilizadas na análise de partição de variância.

	SAZT	SAZP	PAN	PQSC	PQUM	TMIN	TMAX
FOD					X	X	X*
FES		X*	X*				
FES*			X*	X*			

Tabela 4.2. Variáveis ambientais marcadas com um X fazem parte do modelo em que a *forward selection* foi aplicada. Variáveis marcadas com um * são as variáveis selecionadas pela *forward selection* e que foram utilizadas na análise de partição de variância.

	dbMEM.1	dbMEM.2	dbMEM.3	dbMEM.4
FOD	X*	X	X	X
Ubatuba	X			
Bertioga	X			
Itanhaém/Peruíbe	X	X		
FES	X*	X*	X*	X
FES*	X*	X*	X	X
Icém	X	X		
Santa Fé do Sul	X	X		
Nova Itapirema	X*			
PEMD	X			

Tabela 4.3. Variáveis ambientais marcadas com um X fazem parte do modelo em que a *forward selection* foi aplicada. Variáveis marcadas com um * são as variáveis selecionadas pela *forward selection* e que foram utilizadas na análise de partição de variância.

	NTV	PRF	AR	HDR	DSS
FOD	X	X*	X	X	X*
Ubatuba	X	X	X	X	X
Bertioga	X	X		X	X
Itanhaém/Peruíbe	X	X	X	X	X
FES	X	X*	X	X*	X
FES*	X*	X*	X	X*	
Icém	X	X*		X*	
Santa Fé do Sul	X	X	X		
Nova Itapirema	X		X	X	
PEMD	X	X	X	X	X

Apêndice 5.

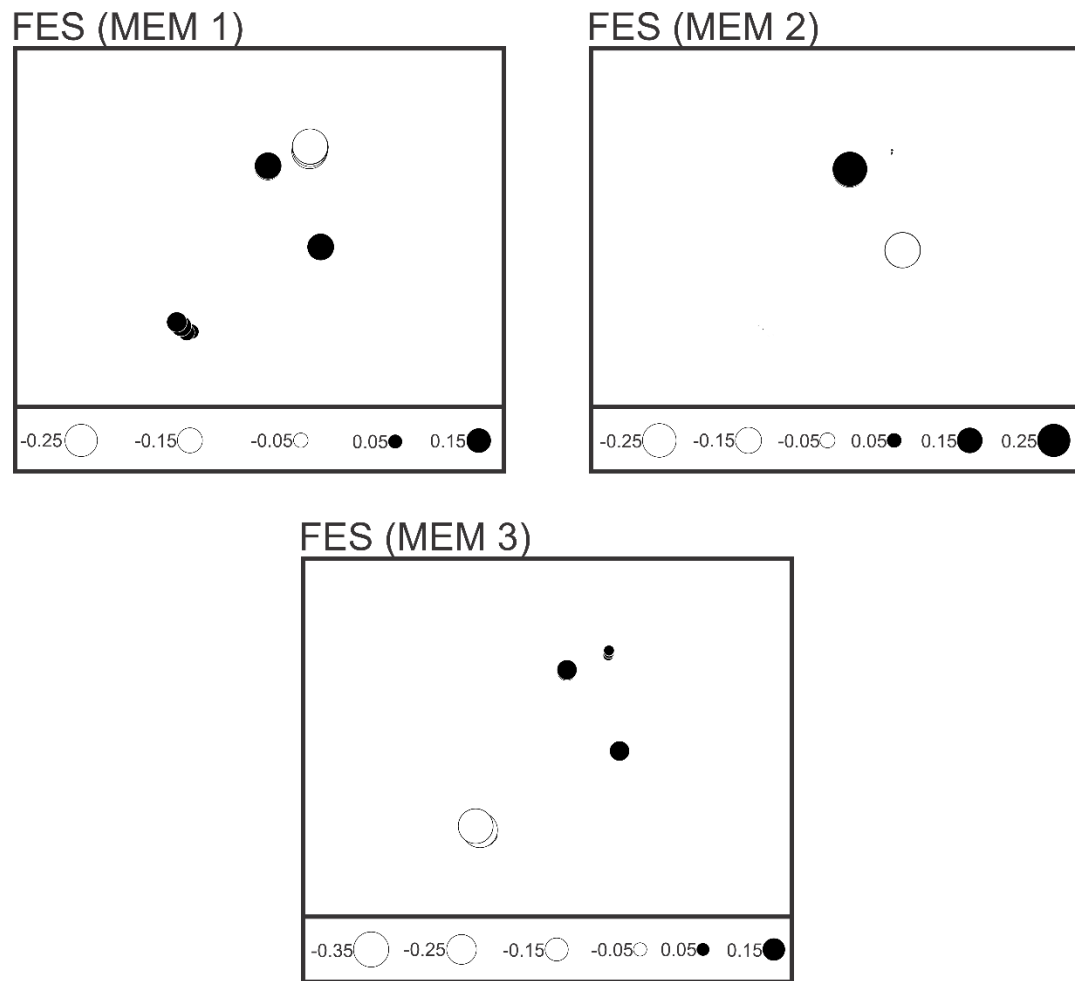


Figura 5.1. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de FES.

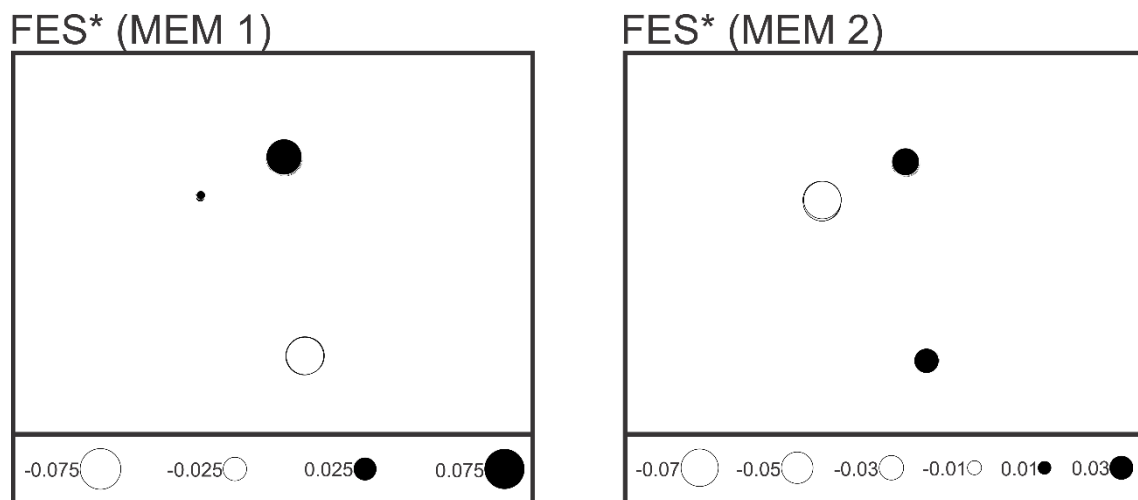


Figura 5.2. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de FES com alto grau de desmatamento.

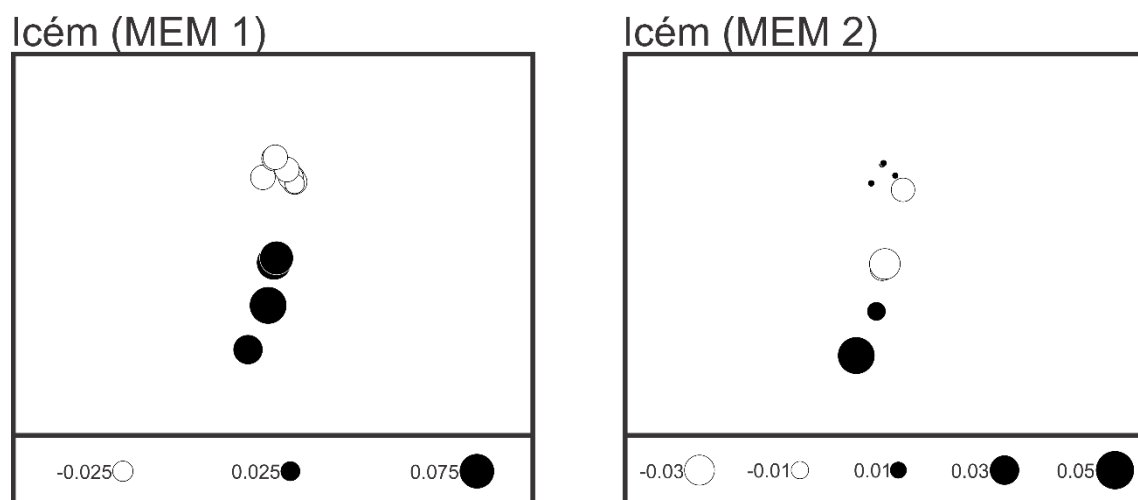
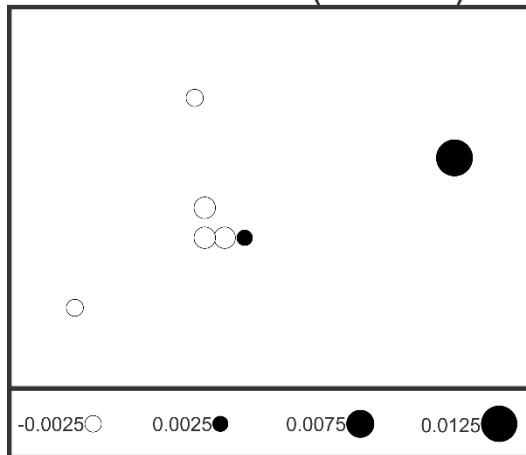


Figura 5.3. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de Icém.

Santa Fé do Sul (MEM 1)



Santa Fé do Sul (MEM 2)

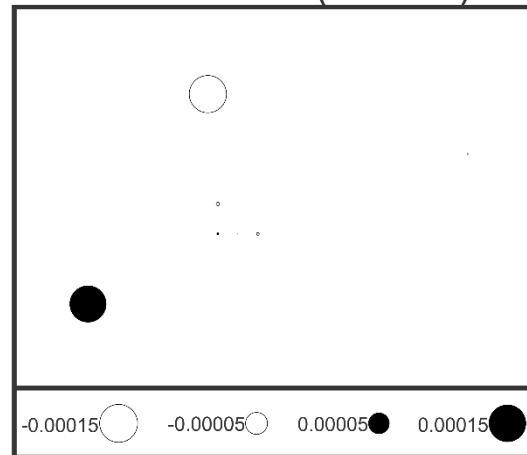


Figura 5.4. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de Santa Fé do Sul.

Nova Itapirema (MEM 1)

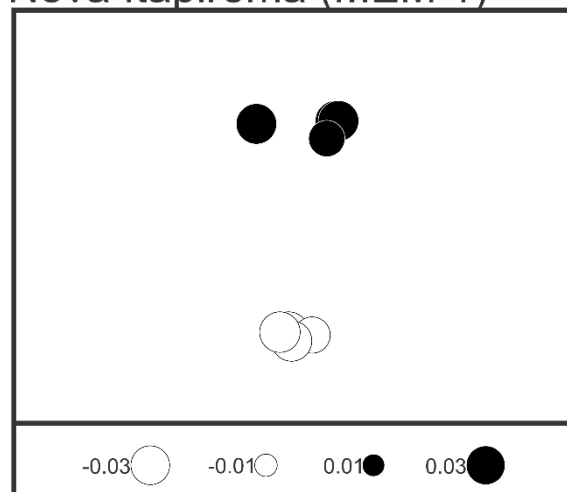


Figura 5.5. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de Nova Itapirema.

PEMD (MEM 1)

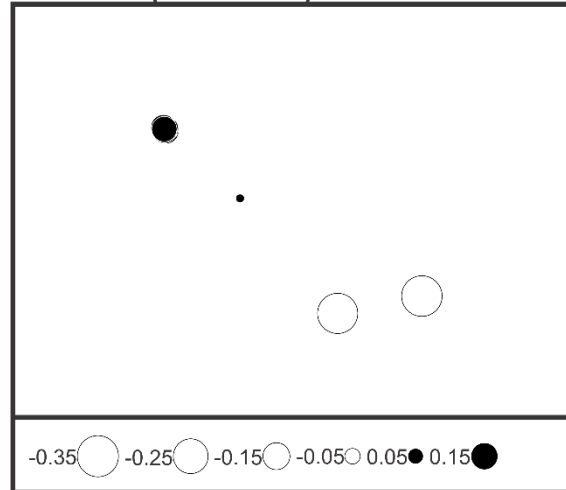


Figura 5.6. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade do PEMD.

FOD (MEM 1)

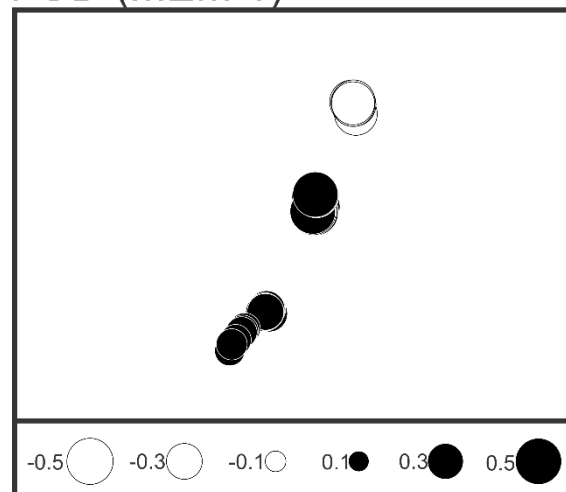


Figura 5.7. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de FOD.

Ubatuba (MEM 1)

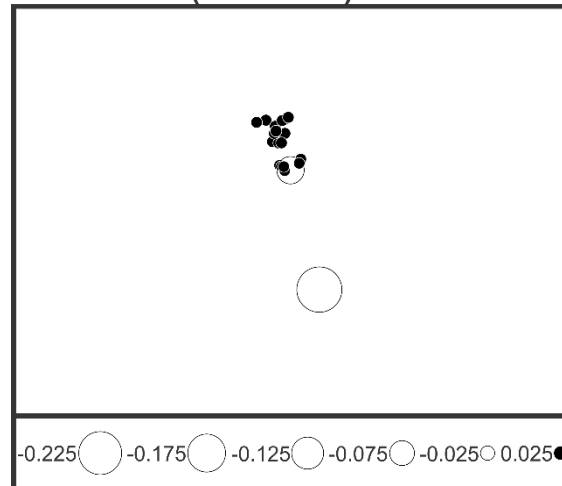


Figura 5.8. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de Ubatuba.

Bertioga (MEM 1)

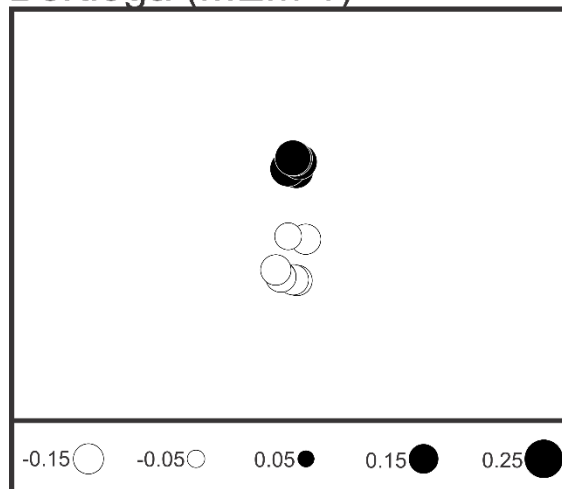
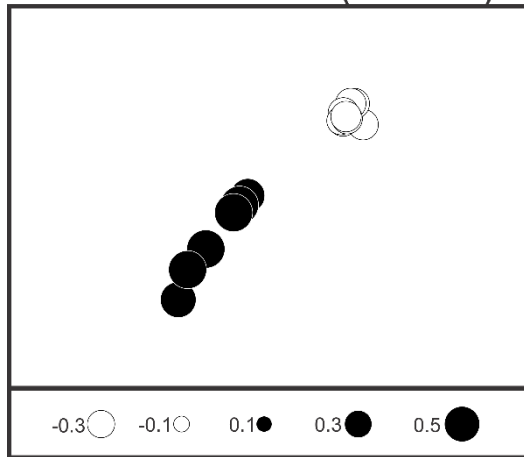


Figura 5.9. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de Bertioga.

Itanhaém/Peruíbe (MEM 1)



Itanhaém/Peruíbe (MEM 2)

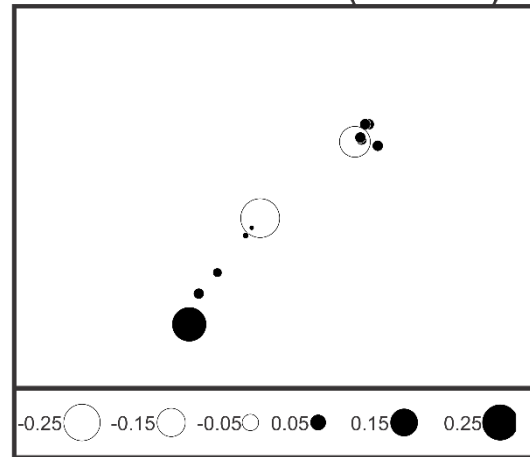


Figura 5.10. Plot das variáveis espaciais (dbMEM) utilizadas na análise de partição da variância para a metacomunidade de Itanhaém e Peruíbe.

Apêndice 6.

Planilhas mostrando cada uma das estruturas da cada metacomunidade em extensão espacial restrita:

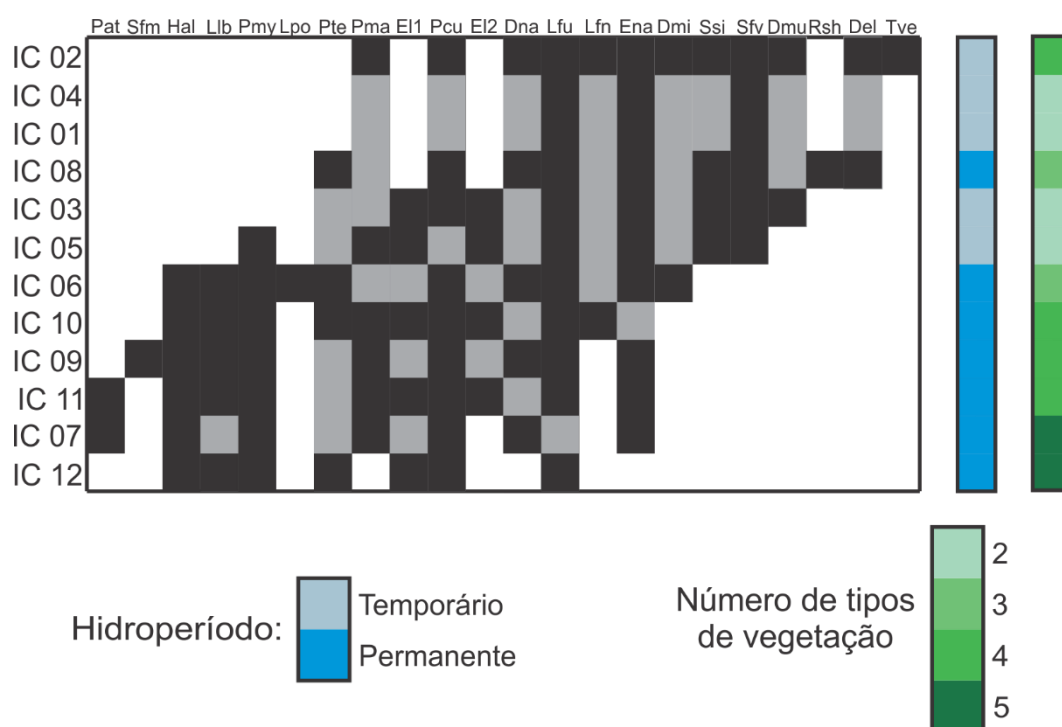


Figura 6.1. Estrutura Quasi-Gleasoniana de Icém relacionada ao tipo de hidroperíodo e número de tipos de vegetação (barras coloridas à direita). As células pretas representam reais presenças das espécies e as cinzas representam ausências embutidas preenchidas em metacomunidades coerentes.



Figura 6.2. Estrutura Quasi-Gleasoniana de Nova Itapirema não relacionada a nenhum dos gradientes ambientais medidos. As células pretas representam reais presenças das espécies e as cinzas representam ausências embutidas preenchidas em metacomunidades coerentes.



Figura 6.3. Estrutura Aleatória de Santa Fé do Sul. As células pretas representam reais presenças das espécies. As ausências nesse caso não foram preenchidas por que a metacomunidade não é coerente.

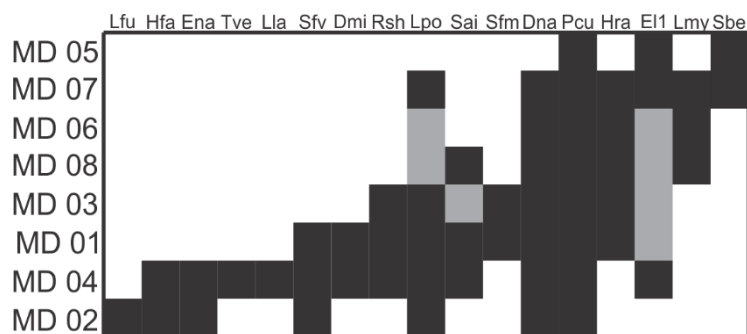


Figura 6.4. Estrutura Quasi-Aninhada com perda de espécies aleatória do PEMD não relacionada a nenhum dos gradientes ambientais medidos. As células pretas representam reais presenças das espécies e as cinzas representam ausências embutidas preenchidas em metacomunidades coerentes.

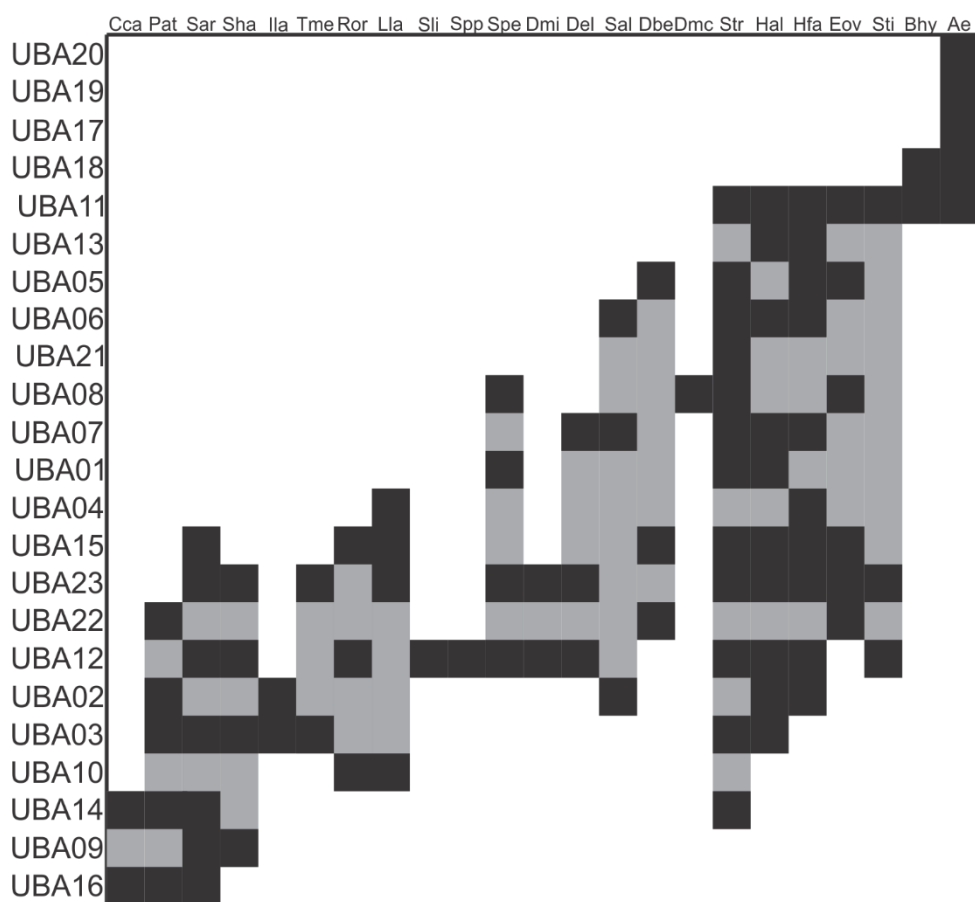


Figura 6.5. Estrutura Quasi-Aninhada com perda de espécies aleatória de Ubatuba relacionada à presença de dossel e gradiente de precipitação no quarto de ano mais seco (barras coloridas à direita). As células pretas representam reais presenças das espécies e as cinzas representam ausências embutidas preenchidas em metacomunidades coerentes.

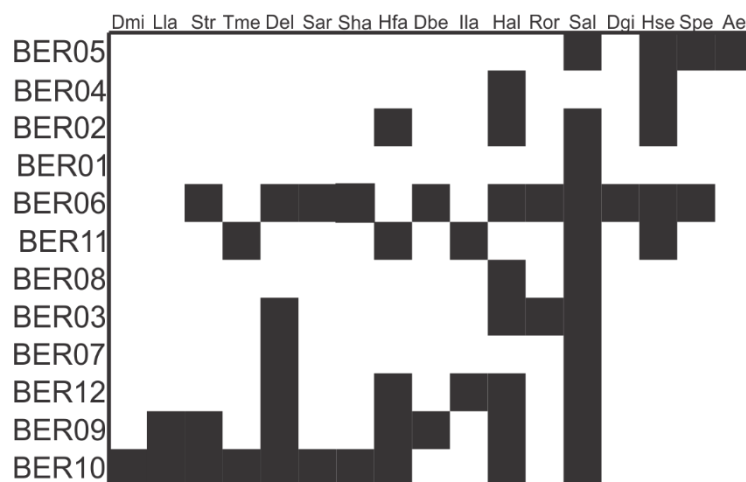


Figura 6.6. Estrutura Aleatória de Bertioga. As células pretas representam reais presenças das espécies. As ausências nesse caso não foram preenchidas porque a metacomunidade não é coerente.

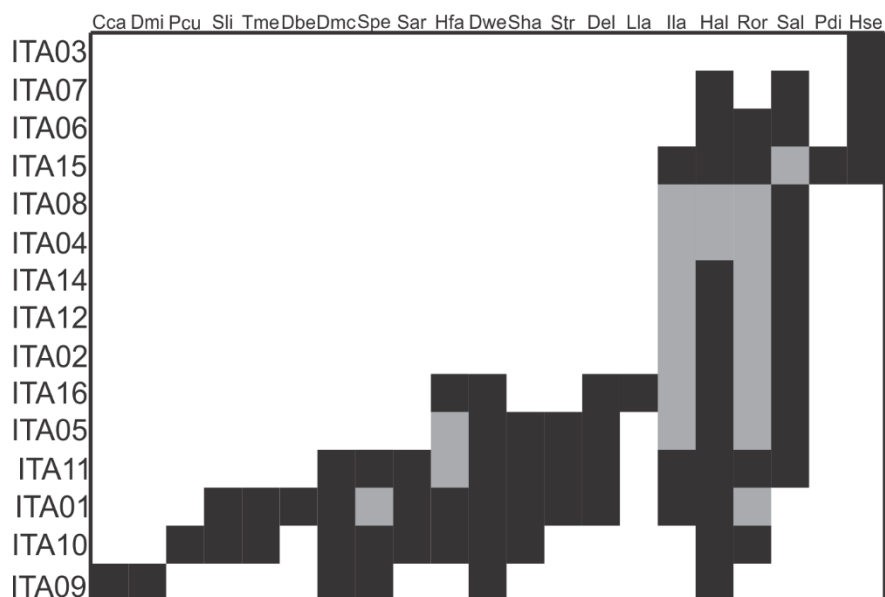


Figura 6.7. Estrutura Aninhada com perda de espécies agrupada de Itanhaém e Peruíbe não relacionada a nenhum gradiente ambiental medido. As células pretas representam reais presenças das espécies e as cinzas representam ausências embutidas preenchidas em metacomunidades coerentes.

Apêndice 7.

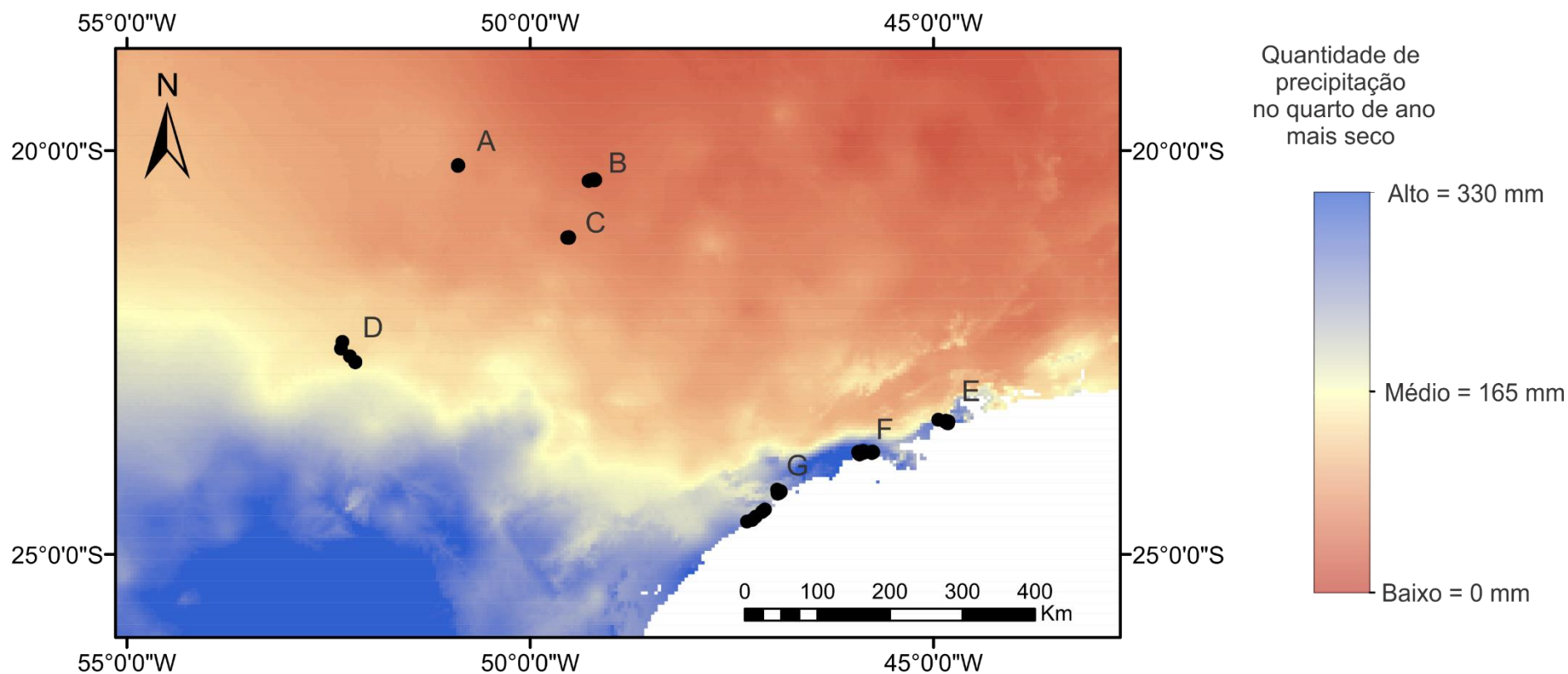


Figura 7.1. Distribuição de chuva na estação seca (quarto de ano mais seco) em toda a região da Mata Atlântica estudada mostrando que a região da FES é mais seca em relação à FOD, sendo a região do PEMD uma área intermediária. Os pontos pretos representam cada corpo d'água estudado, sendo que muito estão sobrepostos. Figuras A a D representam as localidades de FES, sendo: A - Santa Fé do Sul; B - Icém; C - Nova Itapirema e D - PEMD. As figuras E a G representam as localidades de FOD, sendo: E - Ubatuba; F - Bertioga e G - Itanhaém/Peruíbe.

TERMO DE REPRODUÇÃO XEROGRÁFICA

Autorizo a reprodução xerográfica do presente Trabalho de Conclusão, na íntegra ou em partes, para fins de pesquisa.

São José do Rio Preto, ____/____/____

Assinatura do autor