

Processos contemporâneos ou históricos? Avaliação da estrutura de comunidades de anuros do Cerrado nos padrões de diversidade beta.

Philip Teles Soares (PG)^{1*}, Diogo Borges Provete (PQ)², Vitor Hugo Mendonça do Prado (PQ)¹.

1-Universidade Estadual de Goiás

2- Universidade Federal do Mato Grosso do Sul

e-mail: philip13ph@gmail.com

Dentre os fatores que podem influenciar a diversidade de espécies, o clima atual é o mais estudado. No entanto, a variação climática ao longo do tempo geológico também pode influenciar os padrões de diversidade. O Cerrado nesse contexto, foi afetado por mudanças climáticas do passado, que interferiram na expansão do bioma. No entanto, pouco se sabe como variações climáticas do passado podem ter interagido com o clima atual para determinar padrões de biodiversidade em larga escala neste bioma. Neste estudo, eu testei a influência da estabilidade climática e do clima atual sobre a diversidade beta taxonômica e filogenética de anfíbios anuros do Cerrado. Compilei inventários de anuros dentro dos domínios de Cerrado e variáveis climáticas atuais para as mesmas localidades. Também utilizei variáveis climáticas de dois cenários do passado, calculando a variação entre os dois cenários e o clima atual para determinar áreas de estabilidade. Para descrever a estrutura espacial das comunidades, utilizei os PCNMs. Por fim, calculei os componentes de substituição e diferença na riqueza de espécies da diversidade beta taxonômica e filogenética. Os padrões de diversidade beta são determinados por uma combinação de processos que agem nos processos de dispersão, especiação e extinção das espécies.

Palavras-chave: biodiversidade, anura, paleoclima, filogenética

Introdução

A diversidade de uma região é determinada por dispersão, extinção e especiação (Ricklefs 1987, 2004). Em uma escala temporal curta, as condições climáticas atuais estão relacionadas com as tolerâncias fisiológicas das espécies (Wiens & Donoghue, 2004). Por outro lado, estudos recentes têm buscado entender a contribuição da variação climática passada e do clima atual para a diversidade (e.g., Dobrovolski et al, 2012). Áreas em que houve pouca variação climática ao longo do tempo geológico são chamadas de refúgio (Moritz et al, 2000). Neste caso, baixas flutuações climáticas podem aumentar as taxas de diversificação de espécies (Araújo et al, 2008).

Diversidade de espécies pode ser medida em várias escalas espaciais (Tuomisto 2010). Diversidade alfa (α) se refere à diversidade em escala local. A diversidade total de espécies de uma região é chamada diversidade gama (γ). Por

fim, a diversidade beta (β) é a mudança na composição de espécies ao longo de um gradiente. Portanto, a diversidade beta pode ser utilizada para unificar a dependência de escala da biodiversidade. A diversidade também pode ser medida como a variação nas linhagens filogenéticas entre locais (diversidade beta filogenética; Graham & Fine 2008). A diversidade beta também pode ser decomposta em dois componentes: diferença de riqueza (*nestedness-resultant*) e substituição de espécies (*turnover*) (Baselga 2010).

O Cerrado é um *hotspot* de biodiversidade mundial (Klink & Machado, 2005). No entanto, a extensão do Cerrado foi modificada devido às mudanças climáticas do Plio-Pleistoceno (Ledru, 2002), tendo impacto significativo na distribuição de espécies (Werneck et al, 2012). O Cerrado possui uma ampla variação climática ao longo da sua grande extensão, assim como uma grande variação na riqueza de espécies (Collevatti et al, 2012).

Anfíbios anuros são um grupo interessante para testar o efeito de gradientes climáticos passados e atuais devido à suas restrições fisiológicas e dependência de umidade para respiração e reprodução, o que os torna grandemente influenciados pelo clima. São conhecidas atualmente mais de 200 espécies no Cerrado (Valdujo et al, 2012), sendo 103 endêmicas (Azevedo et al, 2016). Sendo assim, a grande extensão associada à elevada diversidade de anfíbios torna esse bioma um sistema ideal para testar a importância de gradientes climáticos passados e atuais em padrões de diversidade. Nesse sentido, buscamos testar a influência relativa do clima atual e da variação climática ao longo do último glacial máximo (UGM), Holoceno médio e clima atual nos componentes de substituição e aninhamento da diversidade β taxonômica e filogenética em comunidades de anuros no Cerrado.

Material e Métodos

Compilamos inventários de anuros realizados dentro dos limites do Cerrado (Figura 1). Além disso, inserimos também inventários publicados em outros meios (e.g., plano de manejo, capítulo de livro). Para evitar possíveis vieses, os inventários atenderam a alguns critérios: (i) as amostragens estarem dentro dos limites do Cerrado, como definido pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (Brasil, 2016), (ii) amostragens realizadas em ao menos uma estação chuvosa, (iii) o principal método de coleta ter sido busca ativa em corpos d'água, pois

compreendem os locais de reprodução de anuros, permitindo amostrar o máximo de espécies possível; (iv) coletas em pelo menos quatro pontos amostrais. A nomenclatura seguiu Frost, (2017).

Os dados climáticos foram obtidos a partir da base de dados ecoClimate (Lima-Ribeiro et al, 2015). Extraímos as variáveis do presente, do Holoceno médio (6.000) e do último glacial máximo (21.000 anos). Seleccionamos 10 variáveis climáticas: temperatura média anual (BIO1), sazonalidade na temperatura (BIO4), temperatura máxima do mês mais quente (BIO5), temperatura mínima do mês mais frio (BIO6), variação da temperatura anual (BIO7), precipitação anual (BIO12), sazonalidade na precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO16), precipitação do trimestre mais seco (BIO17) e diferença na precipitação (DIFP – BIO16 - BIO17). Seleccionamos também cinco variáveis topográficas com resolução de 30 segundos da base de dados *Consortium for Spatial Information* (<http://srtm.csi.cgiar.org>): altitude mínima (ALTMIN), altitude máxima (ALTMAX), diferença na altitude (ALTRG – ALTMAX - ALTMIN), altitude média (ALTAVG) e variação na altitude (ALTDESV). Para verificar a multicolinearidade usamos o fator de inflação da variância (VIF) e eliminamos as variáveis com $VIF > 3,0$. As variáveis que compuseram o modelo final foram BIO1, BIO7, BIO15, BIO16 e ALTDESV. Para avaliar a variação climática entre o holoceno médio, último máximo glacial e clima atual, calculei o desvio padrão para as 10 variáveis climáticas nos três cenários climáticos. As variáveis seleccionadas no modelo final foram BIO1*, BIO4*, BIO5*, BIO6*, BIO7* e DIFP*.

Calculamos a diversidade beta taxonômica (DBT) utilizando o índice de dissimilaridade de Sørensen (β SOR) a partir da matriz de incidência de espécies (Legendre & De Cáceres, 2013). Em seguida, particionamos a DBT em dois componentes aditivos: turnover (β SIM) e diferença de riqueza (β SNE; Balselga 2010). Para calcular a diversidade beta filogenética (DBF) construímos uma filogenia utilizando a topologia datada de Pyron & Wiens (2011). Para calcular a DBF usamos o coeficiente de dissimilaridade PhyloSor, que é equivalente ao coeficiente de Sørensen (Bryant et al, 2008). A DBF é uma medida da diversidade de uma comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies, ou seja, a diversidade é maior para as comunidades em que as espécies são filogeneticamente mais distintas (Magurran 2004). Esse índice pode ser decomposto em dois

componentes aditivos (Leprieur et al, 2012): PhyloSim (substituição de linhagens) e PhyloSne (diferença de riqueza de linhagens). Para modelar a estrutura espacial das 36 áreas usamos a análise de coordenadas principais de matrizes de vizinhas (PCNMs).

Para testar a influência do clima atual, da estabilidade climática e do espaço nos componentes diferença de riqueza e substituição de espécies da DBT e DBF usamos uma análise de redundância baseada em distância (db-RDA; Legendre & Legendre, 2012). Usamos os autovetores positivos extraídos das matrizes de distância cada um dos componentes da diversidade beta taxonômica e filogenética. Para a seleção das variáveis que compuseram os modelos finais usei o *forward selection* considerando o R^2 ajustado e os valor de alfa < 0.05 (Blanchet, 2008). Em seguida fizemos a partição de variância para testar a explicação do clima atual, da estabilidade climática e do componente espacial (Legendre & Legendre, 2012) nos dois componentes da DBT e DBF.

Resultados e Discussão

Registramos 143 espécies de anuros de 10 famílias em 36 áreas no Cerrado. A DBT e a DBF variaram de 0.17 a 1 e de 0.11 a 0.68, respectivamente. Sendo assim, podemos verificar que existe uma alta diversidade para a DBT e DBF, evidenciando que as comunidades possuem composições bem distintas e com linhagens em geral diferenciadas.

O espaço foi o componente que explicou a maior variação tanto da DBT, quanto da DBF, seguido pela explicação do clima. No entanto, nenhum componente obteve alta explicação exclusiva, sendo que a explicação compartilhada entre clima atual, estabilidade climática e espaço foi a fração mais explicativa para a DBT e a DBF (Figura 2).

Para a substituição de espécies, podemos encontrar um padrão similar ao da diversidade total (Figura 2), do qual espaço e o clima atual foram mais os mais explicativos na estruturação da DBT e DBF.

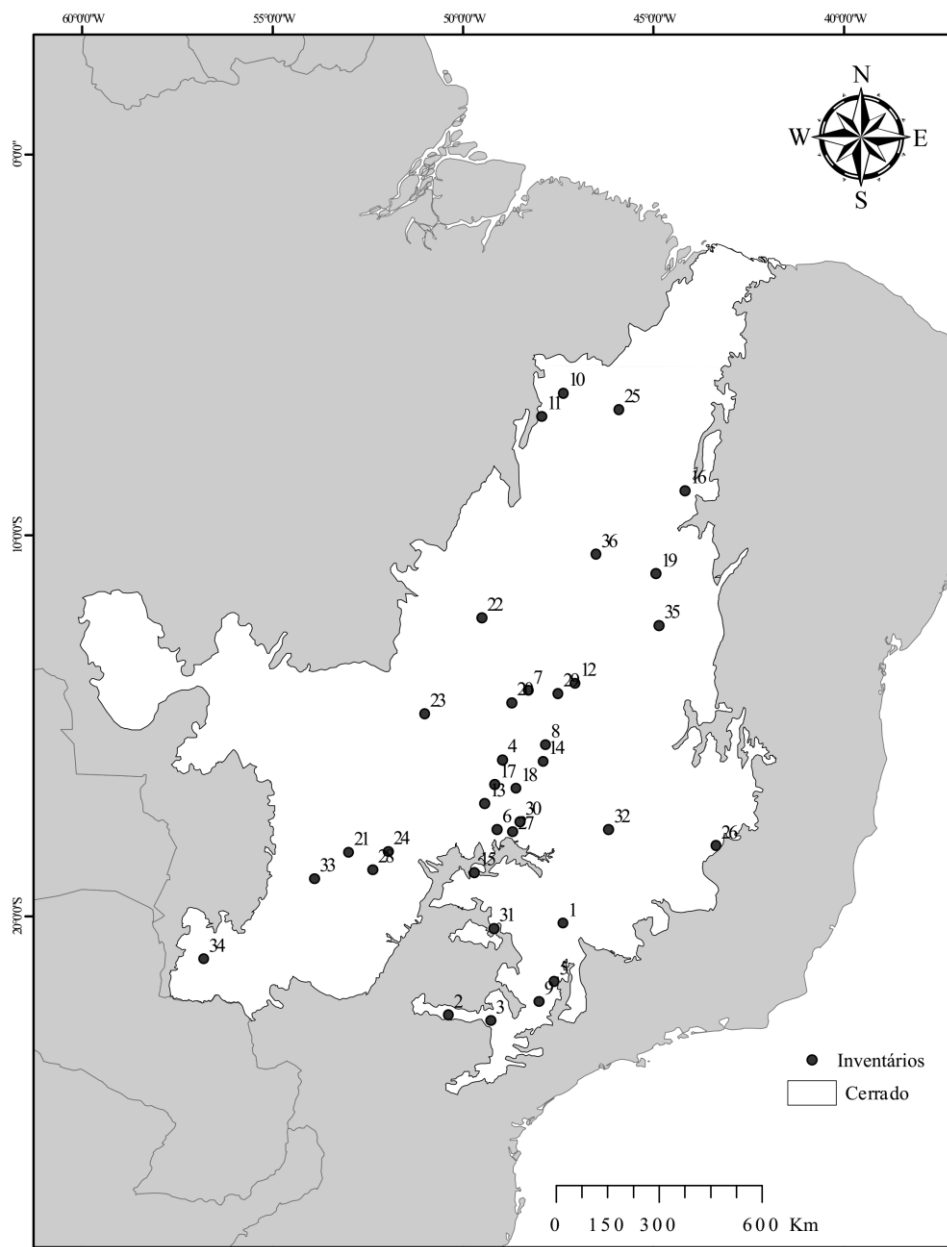


Figura 1: localização dos inventários de anfíbios anuros amostrados no Cerrado.

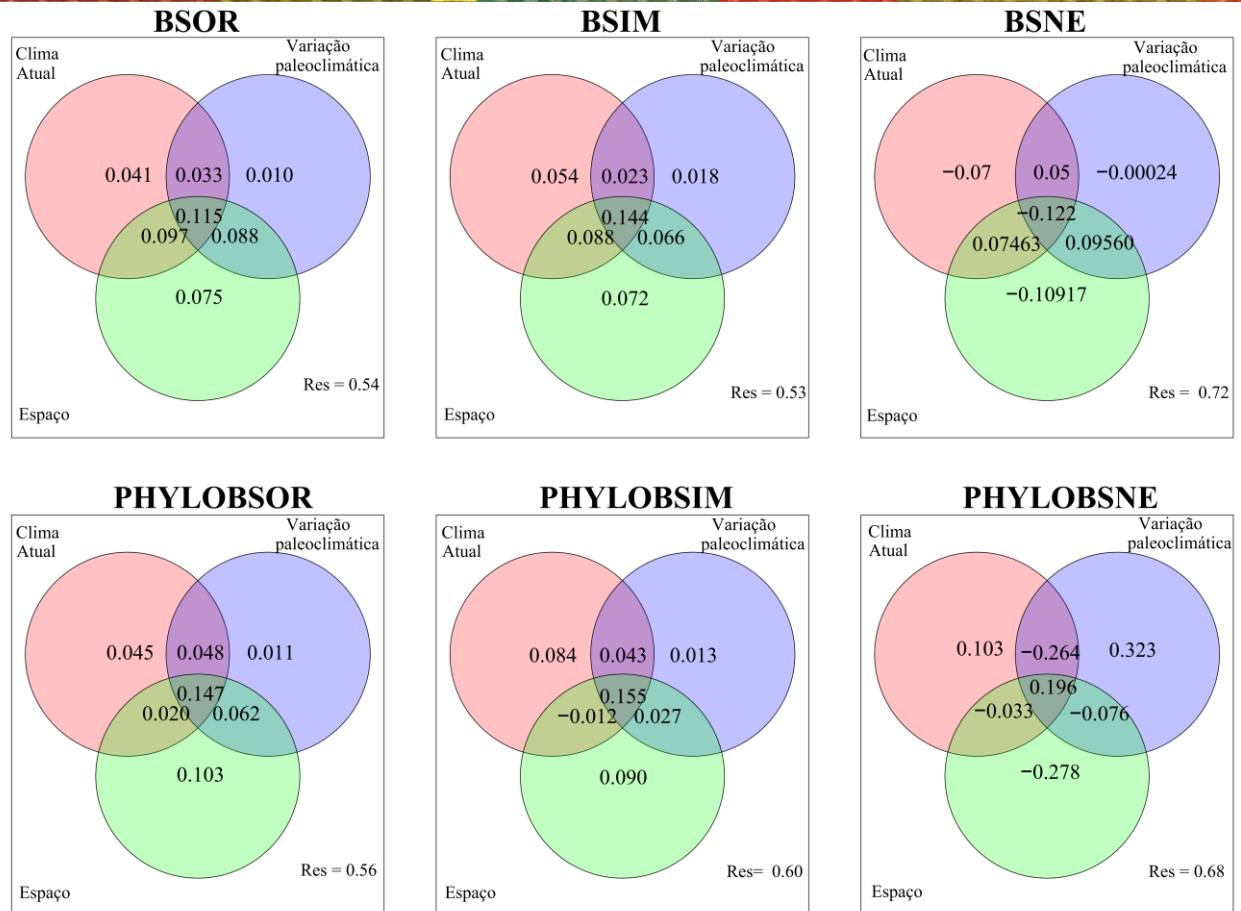


Figura 2: Partição de variação da Diversidade Beta Taxonômica (DBT= BSOR, BSIM e BNE) e Diversidade Beta Filogenética (DBF= PHYLOSOR, PHYLOSIM e PHYLOSNE), em relação ao clima atual, variação paleoclimática e espaço (PCNMs) para 36 comunidades de anuros do Cerrado.

Nossos resultados mostram que tanto os padrões de DBT, quanto DBF são determinados principalmente pela substituição de espécies/linhagens entre as comunidades. Estes resultados são similares ao encontrado na floresta atlântica para anuros (Silva et al, 2014). A DBF e DBT foram relacionadas principalmente com a explicação conjunta do clima atual, estabilidade climática e a estrutura espacial das comunidades. Neste caso, comunidades de anuros parecem ser influenciadas majoritariamente pelos mesmos fatores em diferentes biomas da região Neotropical (Silva et al, 2014), com exceção da diferença de riqueza, que não encontramos relação com as variáveis desse estudo. A inter-relação entre estabilidade climática, clima atual e espaço proporcionou a maior explicação dos padrões de DBT e DBF indicando que a diversidade beta é influenciada por múltiplos fatores (Dobrovolski et al, 2012; Silva et al, 2014).

O espaço e o clima atual apresentam um papel importante na explicação na substituição de espécies na DBT e DBF, apresentando entre 5% e 9% de explicação

exclusiva. Filtros ambientais e limitação na dispersão são considerados importantes fatores para determinar a composição das comunidades, bem como as linhagens que vivem em um determinado local (Bonetti & Wiens, 2014). No presente estudo, as variáveis associadas à DBT e DBF, foram principalmente BIO1, BIO7, BIO15 e ALTDESV. Todas essas variáveis são variáveis de temperatura, precipitação e altitude basicamente. O fato é que essas variáveis podem agir como filtros para a dispersão das espécies. Por exemplo, em geral para anfíbios em relação a locais úmidos existe uma diversidade maior quando comparado a locais mais secos (Silva et al, 2012). A distância também se mostra como um fator importante, do qual existe um decaimento da semelhança de espécies em relação a distância geográfica, podendo estar associadas também aos limites de barreiras geográficas (Graham & Fine, 2008; Peixoto et al, 2014). Isso pode ser inferido em nosso resultado, pois as PCNMs de larga escala foram mais relacionadas na estruturação de comunidades.

Em geral, a diversidade é estruturada pela convergência de múltiplos fatores, principalmente o clima atual e o espaço, que podem interagir com as espécies influenciando nos processos de especiação e distribuição de espécies. Além disso, a substituição de espécies esteve ligada principalmente ao clima e espaço, indicando que a rotatividade de espécies entre as comunidades é determinada por fatores climaticamente estruturados no espaço.

Considerações Finais

Em geral, a diversidade é estruturada pela convergência de múltiplos fatores, principalmente o clima atual e o espaço, que podem interagir com as espécies influenciando nos processos de especiação e distribuição de espécies. Além disso, a substituição de espécies esteve ligada principalmente ao clima e espaço, indicando que a rotatividade de espécies entre as comunidades é determinada por fatores climaticamente estruturados no espaço.

Agradecimentos

À Coordenadoria Central de Bolsa da UEG pelo auxílio financeiro em forma de bolsa.

Referências

Araújo, M. B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J. A. F., Haywood, A. M., Valdes, P. J., & Rahbek, C. (2008). Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31(1), 8-15.

Azevedo, J. A., Valdujo, P. H., & C Nogueira, C. (2016). Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography*, 43(12), 2454-2464.

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.

Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632.

Bonetti, M. F., & Wiens, J. J. (2014). Evolution of climatic niche specialization: a phylogenetic analysis in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1795), 20133229.

Bryant JB, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, et al., (2008) Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105: S1505–S115111.

Collevatti, R. G., Lima-Ribeiro, M. S., Souza-Neto, A. C., Franco, A. A., Oliveira, G. D., & Terribile, L. C. (2012). Recovering the demographical history of a Brazilian Cerrado tree species *Caryocar brasiliense*: coupling ecological niche modeling and coalescent analyses.

Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 191-197.

Frost, Darrel R. 2017. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Graham, C. H., & Fine, P. V. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology letters*, 11(12), 1265-1277.

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, 1(1), 147-155.

Ledru, M. P. (2002). Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. *The cerrados of Brazil*, 33-50.

Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. 3rd English Edition. Elsevier.

Legendre, P., & Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters*, 16(8), 951-963.

Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R., & Mouillot, D. (2012). Correction: Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PloS one*, 7(10), 10-1371.

Lima-Ribeiro, M. S., Varela, S., González-Hernández, J., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J. A. F., & Terribile, L. C. (2015). EcoClimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for macroecologists and biogeographers. *Biodiversity Informatics*, 10.

Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., & Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual review of ecology and systematics*, 31(1), 533-563.

Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford

Peixoto, F. P., Braga, P. H. P., Cianciaruso, M. V., Diniz-Filho, J. A. F., & Brito, D. (2014). Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of biogeography*, 41(4), 762-772.

Pyron, R. A., & Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 543-583.

Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science(Washington)*, 235(4785), 167-171.

Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, 7(1), 1-15.

Silva, F. R., Almeida-Neto, M., & Arena, M. V. N. (2014). Amphibian beta diversity in the Brazilian Atlantic Forest: contrasting the roles of historical events and contemporary conditions at different spatial scales. *PLoS One*, 9(10), e109642.

Silva, F. R., Almeida-Neto, M., do Prado, V. H. M., Haddad, C. F. B., & de Cerqueira Rossa-Feres, D. (2012). Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 39(9), 1720-1732.

Tuomisto, H. (2010).a. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, 164(4), 853-860.

Valdujo, P. H., Silvano, D. L., Colli, G., & Martins, M. (2012). Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical hotspot. *South American Journal of Herpetology*, 7(2), 63-78.

Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites, J. W., & Costa, G. C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, 39(9), 1695-1706.

Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.