



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO



FATORES DETERMINANTES DA DIVERSIDADE FUNCIONAL E SUA  
POTENCIAL ASSOCIAÇÃO COM A DIVERSIDADE DA FORMA DO  
CORPO EM COMUNIDADES DE ANUROS

André Luiz Conceição Santos

SÃO CRISTÓVÃO  
SERGIPE - BRASIL

2025

**ANDRÉ LUIZ CONCEIÇÃO SANTOS**

**FATORES DETERMINANTES DA DIVERSIDADE FUNCIONAL E SUA  
POTENCIAL ASSOCIAÇÃO COM A DIVERSIDADE DA FORMA DO  
CORPO EM COMUNIDADES DE ANUROS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Pablo Ariel Martinez

SÃO CRISTÓVÃO  
SERGIPE - BRASIL

2025

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**

Santos, André Luiz Conceição.

S237f      Fatores determinantes da diversidade funcional e sua potencial associação com a diversidade da forma do corpo em comunidades de anuros / André Luiz Conceição Santos; orientador Pablo Ariel Martinez. – São Cristóvão, SE, 2025.

91 f.; il.

Tese (doutorado em Ecologia e Conservação) – Universidade Federal de Sergipe, 2025.

1. Ecologia. 2. Anuros. 3. Anfíbios. 4. Vertebrados. 5. Biodiversidade.  
I. Ariel Martinez, Pablo, orient. II. Título.

CDU 597.8

# **ANDRÉ LUIZ CONCEIÇÃO SANTOS**

## **FATORES DETERMINANTES DA DIVERSIDADE FUNCIONAL E SUA POTENCIAL ASSOCIAÇÃO COM A DIVERSIDADE DA FORMA DO CORPO EM COMUNIDADES DE ANUROS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Pablo Ariel Martinez

Aprovada em 27 de fevereiro de 2025.

Documento assinado digitalmente  
 PABLO ARIEL MARTINEZ  
Data: 06/03/2025 09:05:44-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

**PROF. DR. Pablo Ariel Martinez**  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação  
da Universidade Federal de Sergipe

Documento assinado digitalmente  
 RENAN MAESTRI  
Data: 05/03/2025 17:03:33-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

**PROF. DR. Renan Maestri**  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Documento assinado digitalmente  
 ARIELSON DOS SANTOS PROTÁZIO  
Data: 06/03/2025 00:35:32-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

**PROF. DR. Arielson dos Santos Protázio**  
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia

Documento assinado digitalmente  
 HELON SIMÕES OLIVEIRA  
Data: 06/03/2025 07:26:44-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

**PROF. DR. Helon Simões Oliveira**  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação  
da Universidade Federal de Sergipe

Documento assinado digitalmente  
 SIDNEY FEITOSA GOUVEIA  
Data: 05/03/2025 20:33:07-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

**PROF. DR. Sidney Feitosa Gouveia**  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação  
da Universidade Federal de Sergipe

## AGRADECIMENTOS

Meus maiores agradecimentos vão para o meu orientador, Professor Dr. Pablo Ariel Martinez, por sua orientação, paciência e dedicação, que foram fundamentais para a conclusão deste trabalho. Valeu, Pablo! Obrigado por tudo.

Aos colegas do PIBILab, pela troca de experiências e momentos de descontração. Desejo a todos muito sucesso e felicidade.

À Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, pelos valiosos ensinamentos.

Às secretárias do PPEC, Juliana Cordeiro e Ana Cláudia, pelo suporte nas demandas acadêmicas.

Ao professor Dr. Renato Gomes e à técnica Débora, da Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Sergipe (Brasil), ao professor Dr. Daniel Mesquita e ao curador Dr. Fagner Ribeiro, da Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (Brasil). Agradeço também ao London Natural History Museum (Reino Unido), ao Museum für Naturkunde (Alemanha) e à Coleção Herpetológica do Instituto de Pesquisas da Amazônia (Brasil).

À minha esposa, Fabiana Vieira, e ao meu filho, Gabriel Vieira, pelo carinho, atenção e paciência, e por me darem força e ânimo nos momentos difíceis. Vocês são a razão desta jornada ter feito sentido. Amo vocês!

À minha família, especialmente aos meus pais, Glícia Maria e Luiz Carlos, e aos meus irmãos, Júnior e Grace, pelo apoio, carinho e incentivo.

Finalmente, agradeço a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

## RESUMO GERAL

A diversidade funcional é uma ferramenta muito útil para compreender processos ecológicos. Nesse contexto, no primeiro capítulo quantificamos e exploramos o estado atual das pesquisas sobre diversidade funcional de vertebrados terrestres. Com base nos 490 artigos revisados, observamos um aumento no número de publicações sobre o tema ao longo do tempo, principalmente nas regiões Paleártica, Neártica e Neotropical. Houve uma predominância de estudos focados em aves em todas as regiões biogeográficas, enquanto anfíbios, répteis e mamíferos apresentaram uma produção científica significativamente menor. Em relação às as características funcionais, o tipo mais usado foi a ecológica e a categoria de alimentação foi a mais aplicada nos estudos. Dentre os índices de diversidade funcional identificados nos estudos, a riqueza funcional (FRic), uniformidade funcional (FEve), dispersão funcional (FDis) e divergência funcional (FDiv), foram os mais frequentes. Nossos achados revelam a necessidade de maiores investimentos em pesquisas com enfoque funcional para vertebrados terrestres, especialmente anfíbios, répteis e mamíferos. No segundo capítulo nós quantificamos a diversidade funcional dos anuros a partir de traços ecológicos clássicos (morfológicos, reprodutivos e uso do habitat) e analisamos como os fatores climáticos, processos históricos e distúrbios antrópicos (fragmentação florestal) têm afetado os padrões de diversidade funcional dos anuros da Mata Atlântica, no Nordeste do Brasil. Mostramos que a FDiv dos anuros da Mata Atlântica é influenciada pela instabilidade ambiental histórica e pela a forma (circularidade) dos remanescentes florestais. Além disso, a FEve mostrou associação com as condições climáticas (precipitação média anual). Entretanto, a FRic se manteve sem uma associação aparente com os preditores utilizados. Este estudo contribuiu para o conhecimento acerca das forças que dirigem a diversidade funcional, gerando resultados úteis para subsidiar ações efetivas para a conservação dos anuros na Mata Atlântica. Por fim, no terceiro capítulo, investigamos o grau de associação entre quatro medidas de diversidade em comunidades de anuros: diversidade funcional (FD), diversidade morfológica 3D (MD), diversidade filogenética (PD) e diversidade de nicho climático (CND). Além disso, avaliamos a hipótese de que a MD pode servir como uma proxy eficiente para a FD. Testamos se há sinal filogenético nas características fenotípicas (clássicas e de forma 3D) e de nicho climático das espécies de anuros e realizamos simulações para montar comunidades aleatórias de anuros para quantificar a associação entre a FD, PD, MD e CND. Os sinais filogenéticos das características funcionais, morfológicas 3D e dos nichos climáticos das espécies de anuros nas comunidades apresentaram valores variando de baixos a intermediários. Observamos um pequeno aumento nos valores de FD e MD, enquanto a CND mostrou um crescimento claro com a inclusão de mais espécies nas comunidades. Por outro lado, a PD não apresentou um aumento marcante com o maior número de espécies. Evidenciamos pela primeira vez que a MD de grupos filogeneticamente próximos está mais fortemente correlacionada com a FD do que com a CND ou a PD. Nossos resultados fornecem evidências empíricas que destacam o potencial dos dados de morfometria na compreensão da diversidade funcional em comunidades. Assim também, enfatizamos a importância dos Museus de Coleções Biológicas como repositórios fundamentais para a preservação e estudo da diversidade funcional.

**Palavras-chave:** Comunidades de anuros, diversidade funcional, diversidade morfológica, revisão sistemática, vertebrados terrestres.

## GENERAL ABSTRACT

Functional diversity is a very useful tool for understanding ecological processes. In this context, in the first chapter, we quantified and explored the current state of research on the functional diversity of terrestrial vertebrates. Based on the review of 490 articles, we observed an increase in the number of publications on the topic over time, particularly in the Palearctic, Nearctic, and Neotropical regions. There was a predominance of studies focused on birds across all biogeographic regions, while amphibians, reptiles, and mammals had significantly lower scientific output. Regarding functional traits, the most commonly used type was ecological, with the feeding category being the most frequently applied in studies. Among the functional diversity indices identified, functional richness (FRic), functional evenness (FEve), functional dispersion (FDis), and functional divergence (FDiv) were the most frequent. Our findings highlight the need for greater investment in research with a functional focus on terrestrial vertebrates, especially amphibians, reptiles, and mammals. In the second chapter, we quantified the functional diversity of anurans based on classic ecological traits (morphological, reproductive, and habitat use) and analyzed how climatic factors, historical processes, and anthropogenic disturbances (forest fragmentation) have affected the patterns of functional diversity of anurans in the Atlantic Forest, in northeastern Brazil. We showed that the functional divergence (FDiv) of anurans in the Atlantic Forest is influenced by historical environmental instability and the shape (circularity) of forest remnants. Additionally, functional evenness (FEve) was associated with climatic conditions (mean annual precipitation). However, functional richness (FRic) showed no apparent association with the predictors used. This study contributes to the understanding of the forces driving functional diversity, providing useful results to support effective conservation actions for anurans in the Atlantic Forest. Finally, in the third chapter, we investigated the degree of association between four diversity measures in anuran communities: functional diversity (FD), 3D morphological diversity (MD), phylogenetic diversity (PD), and climatic niche diversity (CND). Additionally, we evaluated the hypothesis that MD could serve as an efficient proxy for FD. We tested for phylogenetic signal in the phenotypic traits (classic and 3D shape) and climatic niches of anuran species and conducted simulations to assemble random anuran communities to quantify the association between FD, PD, MD and CND. The phylogenetic signals of functional, 3D morphological traits, and climatic niches of anuran species in the communities ranged from low to intermediate values. We observed a small increase in FD and MD values, while CND showed a clear growth with the inclusion of more species in the communities. On the other hand, PD did not show a significant increase with the larger number of species. We demonstrate for the first time that MD of phylogenetically close groups is more strongly correlated with FD than with CND or PD. Our results provide empirical evidence highlighting the potential of morphometric data in understanding functional diversity in communities. We also emphasize the importance of Biological Collection Museums as fundamental repositories for the preservation and study of functional diversity.

**Keywords:** Anuran communities, functional diversity, morphological diversity, systematic review, terrestrial vertebrates.

## SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	9
Lista de Tabelas .....	11
Introdução Geral .....	12
Capítulo 1 - Diversidade Funcional de Vertebrados Terrestres: Uma Revisão Sistemática das Tendências e Lacunas no Conhecimento.....	21
Resumo.....	21
Introdução .....	21
Material e Métodos .....	24
Resultados .....	26
Discussão .....	30
Capítulo 2 - Fatores ambientais, processos históricos e antrópicos direcionam a diversidade funcional de comunidades de anfíbios da Mata Atlântica no nordeste brasileiro .....	42
Resumo.....	42
Introdução .....	42
Material e Métodos .....	45
Resultados .....	51
Discussão .....	54
Capítulo 3 - Contribuições da Morfometria Geométrica na compreensão da funcionalidade das comunidades de Anuros.....	65
Resumo.....	65
Introdução .....	65
Material e Métodos .....	69
Resultados .....	74
Discussão .....	78
Conclusões Gerais.....	89
Apêndices .....	91

## LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1 - Diversidade Funcional de Vertebrados Terrestres: Uma Revisão Sistemática das Tendências e Lacunas no Conhecimento

Figura 1. Fluxograma das etapas metodológicas .....	26
Figura 2. Tendência temporal do número de artigos publicados sobre a diversidade funcional de vertebrados .....	27
Figura 3. Tendência temporal do número de artigos publicados sobre a diversidade funcional por táxon .....	27
Figura 4. Produção científica dos autores e co-autores ao longo do tempo.....	28
Figura 5. A. Mapa-múndi mostrando a distribuição do esforço de pesquisa entre as regiões biogeográficas; B. Os gráficos de pizza representam o número de estudos em cada táxon de vertebrados por domínio. *Global: estudos que avaliaram mais de um domínio biogeográfico .....	29
Figura 6. a. Número total de tipos de traços funcionais encontrados nos estudos analisados; b. Número total de características funcionais em cada categoria (Feeding, Habitat use, Life history, Locomotion, Physiology .....	29
Figura 7. Índices funcionais encontrados nos estudos revisados .....	30

Capítulo 2 - Fatores ambientais, processos históricos e antrópicos direcionam a diversidade funcional de comunidades de anfíbios da Mata Atlântica no nordeste brasileiro

Figura 1. Localização da área de estudo, que compreende a totalidade da cobertura da Mata Atlântica no nordeste brasileiro. Distribuição dos pontos amostrais das comunidades de anfíbios anuros dos remanescentes florestais de Mata Atlântica da área de estudo (Sistema de Coordenadas Geográficas, Datum WGS-84) .....	46
Figura 2. Representatividade das famílias no estudo. Frequência relativa das famílias com base no total de 86 pontos amostrais .....	51
Figura 3. Porcentagem das diferentes categorias de uso de habitat .....	52
Figura 4. Distribuição dos pontos amostrais de acordo com os índices, a intensidade de cor nos pontos indica a variação nos valores dos índices. (A) variação da riqueza funcional (FRic) ao longo dos pontos amostrais. (B) variação da uniformidade funcional (FEve) ao longo dos pontos amostrais. (C) variação da divergência funcional (FDiv) ao longo dos pontos amostrais .....	52

Capítulo 3 - Contribuições da Morfometria Geométrica na compreensão da funcionalidade das comunidades de Anuros

Figura 1. Representação esquemática do processo de fotogrametria para construção de modelos 3D de anuros, seguindo o protocolo de Amado et al. (2019). (a) Captura das imagens, com a câmera posicionada em diferentes ângulos ao redor do espécime fixado por uma haste e posicionado sobre uma plataforma giratória. (b) Sobreposição das imagens obtidas para reconstrução da superfície tridimensional. (c) Modelo final gerado a partir das imagens processadas. Figura retirada do trabalho de Amado et al. (2019) .....	70
Figura 2. Landmarks usados para caracterizar a forma corporal das espécies de anuros. Um total de 20 Landmarks foram inseridos no corpo de cada espécime. (a) Vista dorsal; (b) vista ventral e (c) vista lateral .....	71
Figura 3. Valores comparativos de diversidade Funcional (FD), morfológica (MD), de nicho climático (CND) e filogenética (PD) entre as comunidades de anuros do (a) conjunto global e (b) conjunto de hilídeos.....	76
Figura 4. Correlação entre FD-MD, FD-CND e FD-PD nas diferentes comunidades de anuros do conjunto global .....	77
Figura 5. Correlação entre FD-MD, FD-CND e FD-PD nas diferentes comunidades de anuros do conjunto de hilídeos .....	77

## LISTA DE TABELAS

Capítulo 2 - Fatores ambientais, processos históricos e antrópicos direcionam a diversidade funcional de comunidades de anfíbios da Mata Atlântica no nordeste brasileiro

Tabela 1. Traços funcionais usados para descrever a diversidade funcional de assembleias de anuros da Mata Atlântica, no Nordeste brasileiro .....	47
Tabela 2. Modelos de regressão GLS entre a variável resposta com as variáveis preditoras. FRic: riqueza funcional; FEve: uniformidade funcional; FDiv: divergência funcional; Bio1: temperatura média anual; Bio4: sazonalidade da temperatura; Bio12: precipitação anual; Bio15: sazonalidade da precipitação; Área: tamanho do fragmento (ha); Isolamento: distâncias médias entre o centroide dos fragmentos (m); Circularidade: índice de circularidade.; b: inclinação da regressão (slope). Valor em negrito p<0,05 .....	53

Capítulo 3 - Contribuições da Morfometria Geométrica na compreensão da funcionalidade das comunidades de Anuros

Tabela 1. Traços funcionais usados para descrever a diversidade funcional das comunidades de anuros .....	72
Tabela 2. Modelos lineares de sinal filogenético (K de Blomberg) em nossos conjuntos de dados de características funcionais, forma (3D) e de nicho climático das espécies de anuros .....	75

## **1. Introdução geral**

### **1.1 Dimensões da Biodiversidade**

A biodiversidade engloba múltiplas dimensões, incluindo a riqueza de espécies (diversidade taxonômica), a presença de diferentes linhagens evolutivas (diversidade filogenética), a variedade de funções desempenhadas pelas espécies (diversidade funcional) dentro das comunidades, além da variação morfológica (diversidade morfológica) entre as espécies. Dentre essas dimensões, a riqueza é a mais clássica e amplamente utilizada, e expressa o número de espécies e suas contribuições relativas (ou diversidade taxonômica). Porém, há um reconhecimento crescente de que medidas de diversidade que incorporam informações sobre as relações filogenéticas e/ou características funcionais das espécies nas comunidades são mais eficazes para prever a estrutura e funcionamento da comunidade do que aquelas que consideram apenas o componente taxonômico (Cianciaruso et al. 2009).

As diferenças evolutivas entre os pares de espécies de uma comunidade compõem uma dimensão adicional da diversidade denominada diversidade filogenética ou PD (do inglês *Phylogenetic Diversity*) (Faith 1992). A PD é calculada pela soma dos comprimentos dos braços da árvore filogenética entre as espécies de uma comunidade. Desse modo, longos comprimentos de braços correspondem a tempos evolutivos maiores e, logicamente, a grupos taxonômicos mais distintos. Portanto, a PD de uma comunidade é dada pela função do número de espécies e a diferença filogenética entre elas (Faith 1992). Além da diversidade taxonômica e filogenética, a dimensão funcional mede a diversidade de traços funcionais que influenciam os processos da comunidade independentemente da filogenia das espécies. Assim, a diversidade funcional (DF) baseia-se nas características das espécies (morfológicas, fisiológicas ou fenológicas), que afetam tanto o desempenho ou aptidão dessas espécies quanto os processos e funcionamento do ecossistema (Petchey & Gaston 2006, Violette et al. 2007, Cadotte et al. 2011).

Recentemente, a PD tem sido proposta como proxy para a DF (Kraft & Ackerly 2010, Parrent et al. 2010, Pavoine et al. 2013, Prinzing 2016, De Bello et al. 2017, Cadotte et al. 2019) e apoia-se no pressuposto de que as características fenotípicas das espécies são produto da sua história evolutiva compartilhada. Entretanto, a suposição de que a história evolutiva das características funcionais estaria contida ao longo dos ramos da filogenia apenas pode ser feita se os atributos funcionais apresentarem sinal filogenético, ou seja, que as mudanças nos traços sejam proporcionais ao tempo de divergência das espécies (Flynn et al. 2011, Srivastava et al. 2012). Desse modo, frequentemente tem sido assumido que os padrões de PD refletem a DF

nas comunidades. Apesar disso, descobertas recentes mostraram que geralmente a PD é um proxy fraco da FD em comunidades (Devictor et al. 2010, Lososová et al. 2016, Wong et al. 2018, E-Vojtkó et al. 2023, Hähn et al. 2024). Sendo assim, dado que diferentes traços ecológicos possuem diferentes níveis de sinal filogenético (Kamilar & Cooper 2013), a relação entre FD e PD vai depender das características utilizadas e dos processos evolutivos que tem moldado os traços utilizados.

Adicionalmente, uma outra dimensão que também apresenta conexões significativas com o desempenho funcional dos organismos no ecossistema é a morfológica (Violle et al. 2007). Assim, a forma e a posição dos caracteres morfológicos têm sido descritas por meio da ferramenta da morfometria geométrica (MG), com base em análises de pontos de referência (Rohlf & Bookstein 2003). Aspectos morfológicos têm sido geralmente usados para medir a variação da biodiversidade no tempo ou no espaço (McClain et al. 2004, Farré et al. 2013, Hughes et al. 2022). Porém, essa dimensão da biodiversidade ainda tem sido pouco explorada em estudos comunitários.

## ***1.2 Diversidade funcional***

O estudo da DF tem auxiliado a entender o funcionamento e a dinâmica dos ecossistemas ao longo do espaço-tempo (Petchey & Gaston 2006, Cadotte et al. 2011, Song et al. 2014). A partir da quantificação das características funcionais das espécies dentro das comunidades, a DF tem permitido descrever o papel das espécies dentro do ecossistema (Díaz & Cabido 2001, Tilman 2001). Nas últimas décadas, a DF tem sido quantificada a partir de características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas e/ou comportamentais das espécies, as quais estão associadas à forma como os organismos respondem à variação do ambiente físico e biótico (Violle et al. 2007). Sendo assim, é esperado que a DF seja o componente da biodiversidade que influencia a dinâmica e o funcionamento dos ecossistemas (Tilman 2001, Petchey & Gaston 2006). O estudo da DF tem auxiliado na compreensão de como os organismos interagem com os ambientes físicos, químicos e biológicos circundantes (Hooper et al. 2005). Em decorrência dessa ampla abordagem, houve um acelerado crescimento de estudos de DF (Mammola et al. 2021).

Atualmente, a DF pode ser quantificada por diversos métodos, como aqueles baseados em dados brutos, grupos funcionais, matrizes de distâncias, árvores, hipervolumes de densidade de Kernel e envoltórios convexos (Legras et al. 2018, Bello 2021, Mammola et al. 2021). Nesse contexto, o rápido desenvolvimento desses métodos foi acompanhado por um número crescente

de revisões que buscam analisar suas diferenças (Petchey & Gaston 2006, Cianciaruso et al. 2009, Calaça & Grelle 2016, Mammola et al. 2021). Entretanto, esses esforços ainda são insuficientes para comparar essa infinidade de métodos, avaliar seus pontos fortes e limitações, o que ainda tem gerado confusão na seleção de métodos apropriados para questões específicas e dificultado a comparabilidade entre estudos distintos (Boersma et al. 2016, Carmona et al. 2016). Além disso, outra limitação no uso da DF é a dificuldade de mensurar e coletar muitas das características funcionais, resultando em lacunas sobre os traços funcionais de muitas linhagens (Hortal et al. 2015, Stewart et al. 2023). Adicionalmente, o conhecimento imperfeito sobre quais, e quantas características e funções são importantes em um determinado contexto ecológico tem sido frequentemente relatado como uma questão crítica para a estimativa adequada da DF (Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2006). Também não está claro qual proporção de espécies é necessário medir para fazer uma avaliação confiável da DF, nem se essa proporção pode ser aplicada de forma consistente a diferentes sistemas de estudo, grupos taxonômicos ou métodos de amostragem (Májeková et al. 2016).

### ***1.3 Morfometria geométrica***

A morfometria geométrica (MG) é uma ferramenta que permite estudar a forma dos organismos e sua correlação com outras variáveis, e devido a sua ampla aplicabilidade tem beneficiado vários campos da biologia (Adams et al. 2004, Adams & Otárola-Castillo 2013, Klingenberg 2011, Lawing & Polly 2010, Zelditch et al. 2012). A MG baseia-se em pontos de referência, permitindo a descrição precisa de todos os aspectos da forma (Adams et al. 2013), além de capturar variações sutis de forma, o que é útil ao investigar grupos biológicos com baixa variedade morfológica ou quando se trabalha no nível populacional (Collyer et al. 2015). Assim, a técnica de MG foi inicialmente usada para testar correlações entre a forma do corpo e as características ecológicas (Langerhans et al. 2004, Clabaut et al. 2007, Lombarte et al. 2010). Nas últimas décadas os estudos de MG tem sido cada vez mais utilizados para quantificar a diversidade morfológica (DM) das espécies dentro das comunidades no tempo e no espaço. Por exemplo estudos de MG tem permitido comparar a DM entre as assembleias de peixes quando as informações ecológicas estão ausentes ou escassas (Farré et al. 2013, Raffaella Bravi et al. 2014). Mas também, foram utilizados em grandes escalas espacial, permitindo a caracterização da DM ao longo de grandes gradientes ambientais (Maestri et al. 2018, Hughes et al. 2022). Apesar disso, aspectos morfológicos da forma dos organismos ainda têm sido pouco explorados para quantificar diversidade das comunidades e não se sabe se a DM pode representar um proxy

viável para a DF, já que a forma dos organismos está intimamente associada com o desempenho funcional dos organismos no ecossistema e/ou aptidão individual. Uma das vantagens da DM é que grande parte das informações estão disponíveis nas coleções biológicas, as quais podem ser consultadas para pesquisa científica. Entretanto, até onde sabemos, ainda não existem trabalhos que examinem a associação da DM com outras métricas de diversidade.

#### ***1.4 Anuros como modelo de estudo***

Os anuros constituem um modelo de estudo ideal para testar as hipóteses deste estudo por seis motivos principais: (i) são localmente abundantes, facilitando a amostragem da maioria dos grupos; (ii) são facilmente preservados, ficando disponíveis nas coleções herpetológicas de museus, as quais podem ser consultadas para pesquisa científica; (iii) existe um banco de dados abrangente de características AmphiBIO para anfíbios em todo o mundo (Oliveira et al. 2017), amplamente utilizado em estudos de ecologia funcional (Amado et al. 2019, Carmona et al. 2021, Ceron et al. 2022); (iv) as relações filogenéticas entre as espécies é bem estabelecida, existindo uma filogenia abrangente que inclui a maioria das espécies de anuros existentes (Jetz & Pyron 2018); (v) existe um bom registro de ocorrências das espécies no Global Biodiversity Information Facility (GBIF), que permite caracterizar de forma acurada o nicho climático realizado das espécies (Kendal et al. 2018, Harris et al. 2022, Segura-Hernández et al. 2023); e (vi) são os mais ameaçados dentre os vertebrados, devido a sua suscetibilidade às modificações na paisagem, como a perda e fragmentação de habitats, e as mudanças climáticas (Collins & Crump 2009, Hoffmann et al. 2010, Catenazzi 2015, McLaughlin et al. 2025).

## **2. Objetivos**

### ***2.1 Objetivo geral***

- Avaliar a estrutura comunitária a partir de diferentes dimensões da diversidade. Para tal, utilizamos diferentes abordagens para determinar como variáveis ambientais, históricas e antrópicas influenciam a diversidade funcional em comunidades de anuros naturais, bem como investigamos a associação entre a diversidade morfológica, diversidade de nicho climático e diversidade filogenética com a diversidade funcional em comunidades simuladas de anuros.

### ***2.2 Objetivos específicos***

- Quantificar e apresentar análises exploratórias sobre o estado atual das pesquisas relacionadas à diversidade funcional de vertebrados terrestres (capítulo 1);

- Quantificar a diversidade funcional dos anfíbios anuros a partir de traços ecológicos clássicos (morfológicos, de uso do habitat e reprodutivos) e analisar como os fatores ambientais, processos históricos e antrópicos (fragmentação florestal) têm afetado os padrões de diversidade funcional dos anuros da Mata Atlântica, no nordeste do Brasil (capítulo 2);
- Investigar a associação entre diversidade morfológica, diversidade de nicho climático e diversidade filogenética com a diversidade funcional em comunidades simuladas de anuros (capítulo 3).

### **3. Referências**

- Adams DC & Otárola-Castillo E. 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data PARADIS E (Ed.). *Methods Ecol Evol* 4: 393–399.
- Adams DC, Rohlf FJ & Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution.’ *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16.
- Amado TF, Bidau CJ & Olalla-Tárraga MÁ. 2019. Geographic variation of body size in New World anurans: energy and water in a balance. *Ecography* 42: 456–466.
- Bello F de. 2021. *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*, Cambridge, UK ; New York, NY: Cambridge University Press, 1 p.
- Boersma KS, Dee LE, Miller SJ, Bogan MT, Lytle DA & Gitelman AI. 2016. Linking multidimensional functional diversity to quantitative methods: a graphical hypothesis-evaluation framework. *Ecology* 97: 583–593.
- Cadotte MW, Carboni M, Si X & Tatsumi S. 2019. Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? GIBSON D (Ed.). *Journal of Ecology* 107: 2065–2077.
- Cadotte MW, Carscadden K & Mirochnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Calaça AM & Grelle CEV. 2016. Diversidade funcional de comunidades: discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. *Oecol Austr* 20: 401–416.
- Carmona CP, De Bello F, Mason NWH & Lepš J. 2016. Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 382–394.
- Carmona CP, Tamme R, Pärtel M, De Bello F, Brosse S, Capdevila P, González-M. R, González-Suárez M, Salguero-Gómez R, Vásquez-Valderrama M & Toussaint A. 2021. Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Sci Adv* 7: eabf2675.
- Catenazzi A. 2015. State of the World’s Amphibians. *Annu Rev Environ Resour* 40: 91–119.
- Ceron K, Sales L, Santana D & Pires M. 2022. Decoupled responses of biodiversity facets driven from anuran vulnerability to climate and land use changes.

- Cianciaruso MV, Silva IA & Batalha MA. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop* 9: 93–103.
- Clabaut C, Bunje PME, Salzburger W & Meyer A. 2007. Geometric morphometric analyses provide evidence for the adaptive character of the tanganyikan cichlid fish radiations. *Evolution* 61: 560–578.
- Collins JP & Crump ML. 2009. *Extinction In Our Times: Global Amphibian Decline*, Oxford University PressNew York, NY.
- Collyer ML, Sekora DJ & Adams DC. 2015. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity* 115: 357–365.
- De Bello F, Šmilauer P, Diniz-Filho JAF, Carmona CP, Lososová Z, Herben T & Götzenberger L. 2017. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly MÜNKEMÜLLER T (Ed.). *Methods Ecol Evol* 8: 1200–1211.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W & Mouquet N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030–1040.
- Díaz S & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- E-Vojtkó A, De Bello F, Lososová Z & Götzenberger L. 2023. Phylogenetic diversity is a weak proxy for functional diversity but they are complementary in explaining community assembly patterns in temperate vegetation. *Journal of Ecology* 111: 2218–2230.
- Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1–10.
- Farré M, Tuset VM, Maynou F, Recasens L & Lombarte A. 2013. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators* 29: 159–166.
- Flynn DFB, Mirochnick N, Jain M, Palmer MI & Naeem S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology* 92: 1573–1581.
- Hähn GJA et al. 2024. Global decoupling of functional and phylogenetic diversity in plant communities. *Nat Ecol Evol*.
- Harris C, Brummitt N, Cobbold CA & Reeve R. 2022. Strong phylogenetic signals in global plant bioclimatic envelopes. *Global Ecol Biogeogr* 31: 2191–2203.
- Hoffmann M et al. 2010. The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science* 330: 1503–1509.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J & Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.

- Hortal J, De Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM & Ladle RJ. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46: 523–549.
- Hughes EC, Edwards DP, Bright JA, Capp EJR, Cooney CR, Varley ZK & Thomas GH. 2022. Global biogeographic patterns of avian morphological diversity. *Ecology Letters* 25: 598–610.
- Jetz W & Pyron RA. 2018. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nat Ecol Evol* 2: 850–858.
- Kamilar JM & Cooper N. 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Phil Trans R Soc B* 368: rstb.2012.0341, 20120341.
- Kendal D, Dobbs C, Gallagher RV, Beaumont LJ, Baumann J, Williams NSG & Livesley SJ. 2018. A global comparison of the climatic niches of urban and native tree populations. *Global Ecol Biogeogr* 27: 629–637.
- Klingenberg CP. 2011. MORPHO J: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357.
- Kraft NJB & Ackerly DD. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.
- Langerhans RB, Layman CA, Shokrollahi AM & DeWitt TJ. 2004. Predator-driven phenotypic diversification in *gambusia affinis*. *Evolution* 58: 2305–2318.
- Lawing AM & Polly PD. 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology* 280: 1–7.
- Legras G, Loiseau N & Gaertner J-C. 2018. Functional richness: Overview of indices and underlying concepts. *Acta Oecologica* 87: 34–44.
- Lombarte A, Palmer M, Matallanas J, Gómez-Zurita J & Morales-Nin B. 2010. Ecomorphological trends and phylogenetic inertia of otolith sagittae in Nototheniidae. *Environ Biol Fish* 89: 607–618.
- Lososová Z, Čeplová N, Chytrý M, Tichý L, Danihelka J, Fajmon K, Lániková D, Preislerová Z & Řehořek V. 2016. Is phylogenetic diversity a good proxy for functional diversity of plant communities? A case study from urban habitats DUARTE L (Ed.). *J Vegetation Science* 27: 1036–1046.
- Maestri R, Monteiro LR, Fornel R, De Freitas TRO & Patterson BD. 2018. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape. *Ecography* 41: 90–100.
- Májeková M, Paal T, Plowman NS, Bryndová M, Kasari L, Norberg A, Weiss M, Bishop TR, Luke SH, Sam K, Le Bagousse-Pinguet Y, Lepš J, Götzenberger L & De Bello F. 2016. Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation CHAPMAN M (Gee) G (Ed.). *PLoS ONE* 11: e0149270.
- Mammola S, Carmona CP, Guillerme T & Cardoso P. 2021. Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology* 35: 1869–1885.

- McClain CR, Johnson NA & Rex MA. 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages. *Evolution* 58: 338–348.
- McLaughlin CM, Hinshaw C, Sandoval-Arango S, Zavala-Paez M & Hamilton JA. 2025. Redlisting genetics: towards inclusion of genetic data in IUCN Red List assessments. *Conserv Genet*.
- Oliveira BF, São-Pedro VA, Santos-Barrera G, Penone C & Costa GC. 2017. AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. *Sci Data* 4: 170123.
- Parrent JL, Peay K, Arnold AE, Comas LH, Avis P & Tuininga A. 2010. Moving from pattern to process in fungal symbioses: linking functional traits, community ecology and phylogenetics. *New Phytologist* 185: 882–886.
- Pavoine S, Gasc A, Bonsall MB & Mason NWH. 2013. Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? PRINZING A (Ed.). *J Vegetation Science* 24: 781–793.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Prinzing A. 2016. On the opportunity of using phylogenetic information to ask evolutionary questions in functional community ecology. *Folia Geobot* 51: 69–74.
- Raffaella Bravi, Lorenzo Traversetti, & Massimiliano Scalici. 2014. Detecting Intraspecific Character Displacement by Morphological Markers in Riverine-Dwelling Invertebrate Larvae: The Case Study of Head Shape Variability in *Leuctra fusca* (Plecoptera: Leuctridae). *J Basic Appl Sci* 10: 317–320.
- Rohlf FJ & Bookstein FL. 2003. Computing the Uniform Component of Shape Variation. *Systematic Biology* 52: 66–69.
- Segura-Hernández L, Barrantes G, Chacón-Madrigal E & García-Rodríguez A. 2023. Species distribution models and climatic niche comparisons provide clues on the geographic origin of a spider invasion in the Americas. *Biol Invasions* 25: 251–265.
- Song Y, Wang P, Li G & Zhou D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica* 34: 85–91.
- Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AAM, Marushia RG & Mirochnick N. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems MOOERS A (Ed.). *Ecology Letters* 15: 637–648.
- Stewart K, Carmona CP, Clements C, Venditti C, Tobias JA & González-Suárez M. 2023. Functional diversity metrics can perform well with highly incomplete data sets. *Methods Ecol Evol* 14: 2856–2872.
- Tilman D. 2001. Functional Diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Elsevier, p.109–120.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.

Wong JSY, Chan YKS, Ng CSL, Tun KPP, Darling ES & Huang D. 2018. Comparing patterns of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in reef coral communities. *Coral Reefs* 37: 737–750.

Zelditch ML, Swiderski DL & Sheets HD. 2012. Geometric morphometrics for biologists: a primer, 2nd edition ed., Amsterdam: Elsevier/Academic Press.

# **Diversidade Funcional de Vertebrados Terrestres: Uma Revisão Sistemática das Tendências e Lacunas no Conhecimento (Capítulo 1)**

## **Resumo**

Estudos sobre diversidade funcional de vertebrados terrestres refletem a necessidade de compreender os processos ecológicos que sustentam a biodiversidade e a funcionalidade dos ecossistemas diante do grande evento de extinção em massa que ameaça esse grupo. Nesse contexto, com o objetivo de quantificar e explorar o estado atual das pesquisas sobre diversidade funcional de vertebrados terrestres, realizamos uma revisão sistemática da literatura utilizando as bases de dados Web of Science e Scopus. Nossa análise abordou os principais autores que publicam sobre o tema, as regiões biogeográficas onde os estudos foram conduzidos, os tipos e categorias de traços utilizados para quantificar a diversidade funcional e os índices funcionais aplicados nessas pesquisas. Com base nos 490 artigos revisados, observamos um aumento no número de publicações sobre diversidade funcional de vertebrados ao longo do tempo, principalmente nas regiões Paleártica, Neártica e Neotropical. Houve uma predominância de estudos focados em aves em todas as regiões biogeográficas, enquanto anfíbios, répteis e mamíferos apresentaram uma produção científica significativamente menor. Em relação às características funcionais, o tipo mais usado foi a ecológica e a categoria de alimentação foi a mais aplicada nos estudos. Dentre os índices de diversidade funcional identificados nos estudos, FRic, FEve, FDis e FDiv foram os mais frequentes. Além disso, ressaltamos que a escassez de informações sobre os traços funcionais de muitas espécies, decorrente da ausência de protocolos padronizados de coleta, limita a aplicação da abordagem funcional, especialmente para anfíbios e répteis. Por fim, é urgente a necessidade de maiores investimentos em pesquisas com abordagem funcional, bem como no preenchimento das lacunas de dados sobre as características funcionais de diversas espécies de vertebrados, uma vez que a diversidade funcional é uma dimensão fundamental da biodiversidade para a conservação das espécies e a manutenção do funcionamento dos ecossistemas terrestres.

**Palavras-chave:** Anfíbios, aves, mamíferos, répteis, traços funcionais.

## **1. Introdução**

Compreender o funcionamento dos ecossistemas é essencial para o equilíbrio ambiental e a sustentabilidade do planeta. Para isso, uma das facetas fundamentais da biodiversidade é a

diversidade funcional (DF). Esta é definida como a variedade de funções desempenhada pelos organismos nas comunidades (Petchey & Gaston 2006), e baseia-se na variabilidade de características ecológicas, morfológicas ou fisiológicas das espécies (Violle et al. 2007). A partir da DF, mecanismos por trás da rotatividade de espécies entre comunidades podem ser desvendados, garantindo um elo entre espécies e processos ecossistêmicos, como produtividade primária e fluxo de nutrientes (Tilman et al. 1997, Tilman 2001, Díaz & Cabido 2001, Cadotte et al. 2011, Lavorel et al. 2013). Ademais, seu duplo papel como indicador (mostrando o que influencia diferenças na composição de espécies) e preditor (prevendo processos em nível de ecossistema) tem revelado as forças que impulsionam a montagem das comunidades e o funcionamento do ecossistema (Hooper et al. 2005, Mouchet et al. 2010). Sendo assim, os estudos focados nos traços funcionais das espécies têm se tornado promissores para abordar questões fundamentais de ecologia (Mason & De Bello 2013).

Os traços funcionais são características associadas a aspectos como alimentação, uso do habitat, história de vida e locomoção das espécies, as quais podem ser mensuráveis e estão diretamente relacionadas à sua aptidão e função ecológica na comunidade (Mason et al. 2005, Violle et al. 2007, Cadotte et al. 2011). A escolha dos traços a serem utilizados é um dos passos mais importantes em uma análise de DF (Petchey & Gaston 2006, Bernhardt-Römermann et al. 2008). A quantidade de traços pode variar conforme o número de espécies estudadas, o tipo de traço a ser avaliado e com a comunidade e a métrica escolhida para a análise (Petchey & Gaston 2006, Mouchet et al. 2010, Lohbeck et al. 2012, Pakeman 2014). Adicionalmente, quanto maior a disponibilidade de dados de traços para um maior número de espécies na comunidade, mais precisos serão os índices, refletindo de forma mais fiel os valores reais da diversidade funcional (Pakeman 2014, Májeková et al. 2016). A problemática que perpassa esse assunto está no fato de que os dados completos de traços funcionais para muitas espécies são geralmente indisponíveis (Hortal et al. 2015, Stewart et al. 2023). Além disso, outro problema frequentemente relatado está no peso e na padronização dos traços, visto que muitas matrizes de dados incluem variáveis com diferentes unidades e tipos, como categóricas, quantitativas e semi-quantitativas (Podani & Schmera 2006). Por fim, outro aspecto importante está no fato de que geralmente os traços selecionados direcionam a escolha do índice a ser utilizado na quantificação da DF.

Assim também, diferentes métodos são utilizados para quantificar a DF, como dados brutos, grupos funcionais, matrizes de distâncias, árvores, hipervolumes de densidade de Kernel, envoltórios convexos, entre outros (De Bello et al. 2021, Mammola et al. 2021). Dentre

estes, o método de Gower é um dos mais utilizados, pois tenta contornar o problema de peso e padronização dos traços (Podani & Schmera 2006, Pavoine et al. 2009). Contudo, outro método que vem ganhando popularidade é o 'gawdis', que minimiza a contribuição desigual dos diferentes traços ao calcular a dissimilaridade de múltiplos atributos (De Bello et al. 2021). Essa diversidade de métodos reflete o crescente interesse pelo tema, mas também gera desafios, como dificuldades na escolha da metodologia mais adequada para cada questão e na comparabilidade e generalização dos resultados entre diferentes estudos (Boersma et al. 2016, Carmona et al. 2016). Devido a isso, revisões para analisar os pontos fortes e limitações dos métodos têm permitido avançar nestas questões, mas ainda são insuficientes perante a grande quantidade de métodos desenvolvidos atualmente (ver Petchey & Gaston 2006, Cianciaruso et al. 2009, Calaça & Grelle 2016, Mammola et al. 2021).

Nesse sentido, apesar dos estudos com DF estarem sendo expandidos ainda persistem muitas lacunas que precisam ser preenchidas (Diaz et al. 1998, Kraft et al. 2008, Cornwell & Ackerly 2009, Freitas & Mantovani 2017). Por exemplo, o estudo da DF em vertebrados terrestres tem sido pouco explorado quando comparado a outros grupos taxonômicos, como plantas, invertebrados e peixes (De Bello et al. 2010, Calaça & Grelle 2016). Isso decorre da elevada complexidade e dos altos custos envolvidos na obtenção de dados funcionais para muitas espécies de vertebrados, devido a fatores como comportamentos evasivos, hábitos noturnos e baixa abundância de certas espécies (Wilson 1996, Calaça & Grelle 2016), além da falta de manuais padronizados para protocolos de coleta e análise de características, especialmente em mamíferos, répteis e anfíbios (Petchey & Gaston 2006, Vandewalle et al. 2010, Weiss & Ray 2019). Esse cenário tem resultado em conjuntos de dados incompletos, com muitas espécies sem estimativas para diversas características, e/ou concentrados em determinadas regiões (Hortal et al. 2015). Isso é acentuado pela ausência de bancos de dados globais com características ecológicas de vertebrados, levando os pesquisadores a uma compilação de extensas informações, de múltiplas fontes, resultando em um processo demorado e potencialmente limitante agravado por desafios associados a variações na medição dessas características (Aubin et al. 2013, Lefcheck et al. 2015, González-Suárez et al. 2018, Cooke et al. 2019, Schneider et al. 2019, Etard et al. 2020).

Ferramentas cirométricas são amplamente conhecidas por facilitarem o levantamento e avaliação da produção científica mundial, permitindo o rastreamento de tendências, a medição do impacto e a avaliação da influência da pesquisa em diferentes áreas, inclusive em análises de biodiversidade (Liu et al. 2011, Azra et al. 2022). Por isso, no presente

trabalho realizamos uma revisão sistemática a partir de ferramentas cienciométricas com o objetivo de quantificar e apresentar análises exploratórias sobre o estado atual das pesquisas relacionadas à DF de vertebrados terrestres. Para tanto, em nossa revisão buscamos identificar a dinâmica temporal dos estudos em DF e traçar o perfil de autores que mais frequentemente publicam sobre o tema, identificar que tipo de traços e índices funcionais têm sido utilizados para avaliar a DF e determinar as principais lacunas de conhecimento que nos permitam direcionar as futuras pesquisas na área.

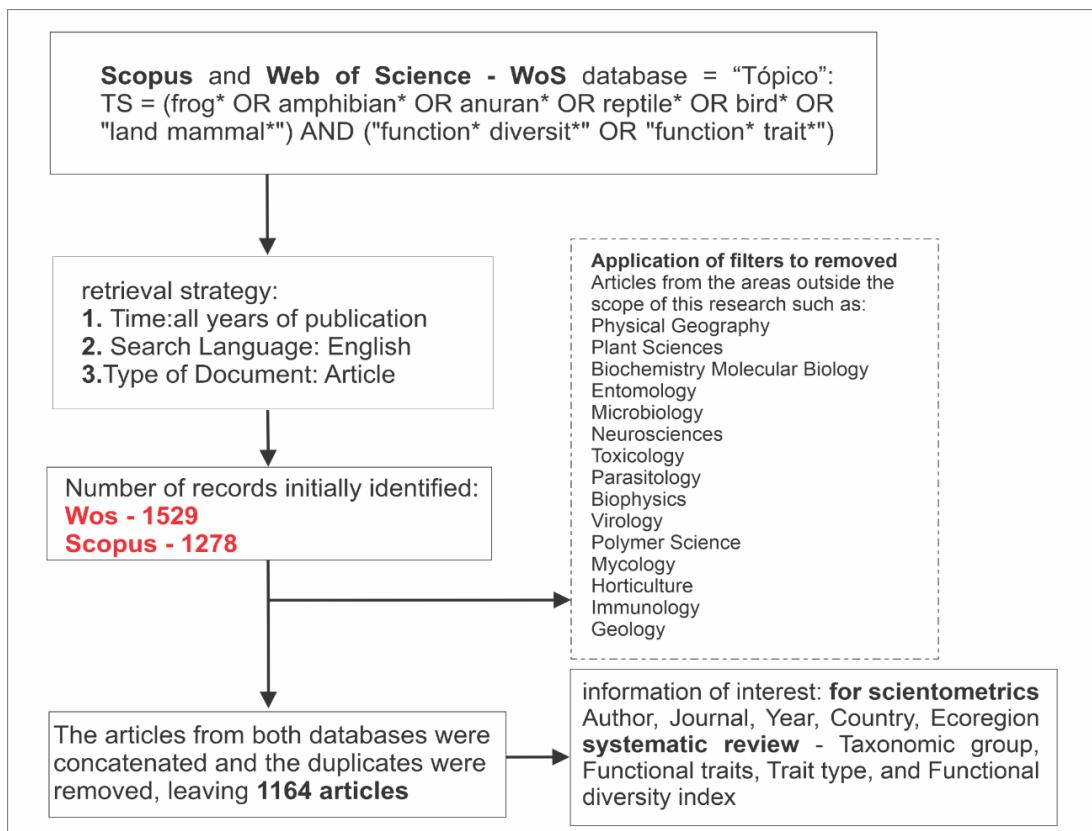
## 2. Material e Métodos

### 2.1 Seleção de dados

Em setembro de 2024, realizamos uma busca bibliográfica usando os bancos de dados Scopus (<https://www.scopus.com/>) e Web of Science - WoS (<http://apps.webofknowledge.com>), devido à grande visibilidade e reconhecimento internacional dessas bases de dados, inclusive por seus altos padrões de qualidade que possibilitaram o acúmulo de um volumoso conjunto de metadados, o qual é necessário para este tipo de estudo (Gaviria-Marin et al. 2019). Selecioneamos artigos desde 2003 até 2024 (ou seja, todo o período de publicação), a partir da busca com as seguintes combinações booleanas e palavras-chave relevantes no campo “Tópico”: TS = (frog\* OR amphibian\* OR anuran\* OR reptile\* OR bird\* OR "land mammal\*") AND ("function\* diversit\*" OR "function\* trait\*"). Como resultado, um conjunto inicial de 1164 artigos foi recuperado (Fig. 1). Selecioneamos os títulos e resumos seguindo as diretrizes PRISMA (Moher 2009) para identificar se os artigos atendiam aos critérios de inclusão nesta revisão sistemática. Para inclusão em nossa revisão, o artigo deveria atender aos seguintes critérios: i) ser uma pesquisa original revisado por pares, excluindo resumos de conferências, revisões, livros, capítulos de livros e quaisquer outros formatos não compatíveis com o escopo deste estudo; ii) ser escrito em inglês; e iii) abordar a diversidade funcional em vertebrados terrestres. Excluímos os artigos não relacionados a vertebrados terrestres (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) ou que abordaram essa temática em mais de um táxon simultaneamente, sendo estes classificados como “multi-táxon” (Fig. 1). Essa exclusão se deve aos desafios associados a variações na medição das características, inconsistências nas unidades, diferenças na nomenclatura, resolução taxonômica e dificuldades em comparar dados com diferentes níveis de resolução (Aubin et al. 2013, Lefcheck et al. 2015, González-Suárez et al. 2018, Cooke et al. 2019, Schneider et al. 2019, Etard et al. 2020), gerando viés na informação de características nesses estudos.

## **2.2 Análises de Cienciometria**

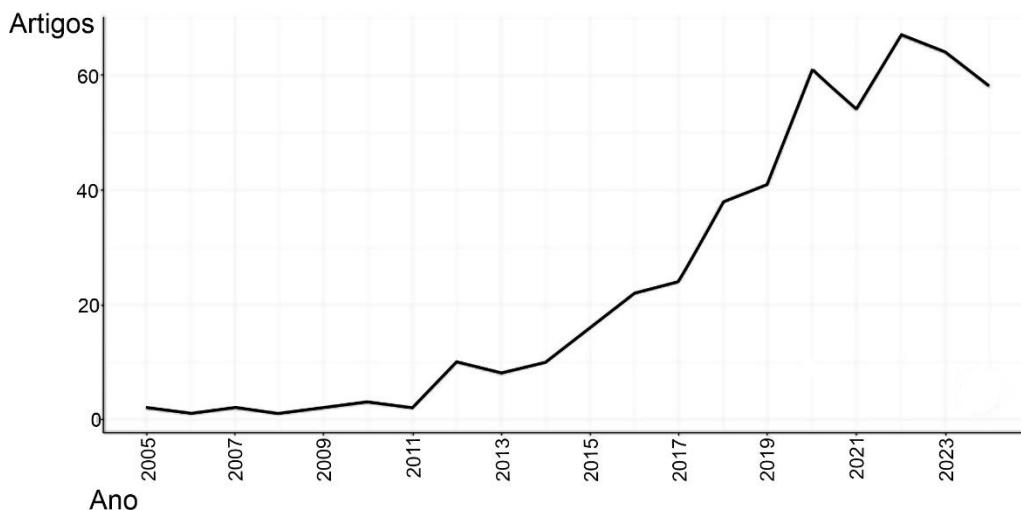
Após a aplicação dos critérios de inclusão e exclusão, os artigos selecionados foram lidos na íntegra e, por fim, algumas informações foram coletadas, sendo elas: a) Autores, b) Revista, c) Ano de publicação, d) País, e) Domínio biogeográfico em que o estudo foi realizado, f) Grupo taxonômico, g) Traços funcionais, h) Tipo de traço, i) Categoria do traço e j) Índice de diversidade funcional (Fig. 1). Em seguida, realizamos um mapeamento científico, cujas análises estatísticas descritivas foram feitas utilizando o pacote Bibliometrix 2.2.1 (Aria & Cuccurullo 2017), implementado na plataforma R 4.4.1 (R Core Team, 2023). As análises cienciométricas do nosso conjunto de dados, por meio da função biblioAnalysis no Bibloshiny, permitiram avaliar a produção científica anual e caracterizar os principais autores. Também investigamos a tendência temporal no número de artigos publicados por táxon. O tipo e a categoria dos traços funcionais foram representados pelo número total de traços registrados em todos os documentos, enquanto o grupo taxonômico, o domínio biogeográfico e o índice de diversidade funcional foram expressos pelo número total de artigos (Tab. 1). Para a análise específica dos índices de diversidade funcional, realizamos um agrupamento por táxon, contabilizando separadamente a quantidade de índices nas categorias "Aves", "Anfíbios", "Répteis" e "Mamíferos".



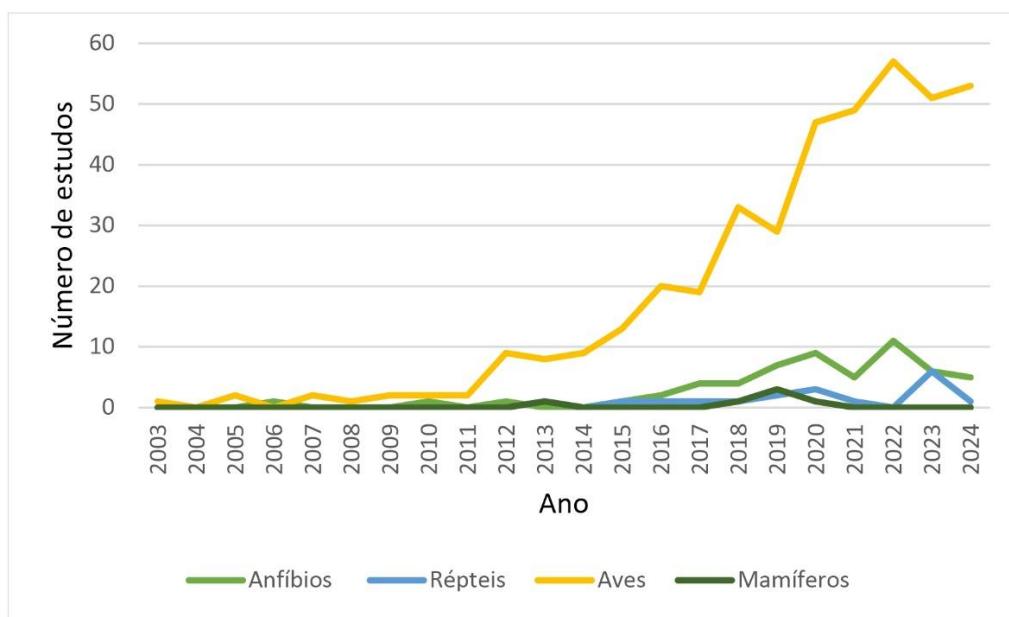
**Figura 1.** Fluxograma das etapas metodológicas.

### 3. Resultados

Após a triagem dos 1164 artigos, com a aplicação dos critérios de inclusão e exclusão, ficamos com 490 artigos publicados entre 2003 e 2024, por estarem alinhados aos objetivos desta pesquisa. Os resultados da nossa revisão bibliográfica indicam um aumento no número de publicações sobre diversidade funcional de vertebrados terrestres ao longo do período analisado, principalmente a partir de 2013, atingindo maior número de publicações em 2022 (Fig. 2). Ao analisar a produção científica por táxon, observa-se uma predominância de estudos focados em aves, com um crescimento acentuado após 2015, enquanto anfíbios, répteis e mamíferos apresentaram uma produção científica significativamente menor, com variações mais discretas ao longo do tempo (Fig. 3).

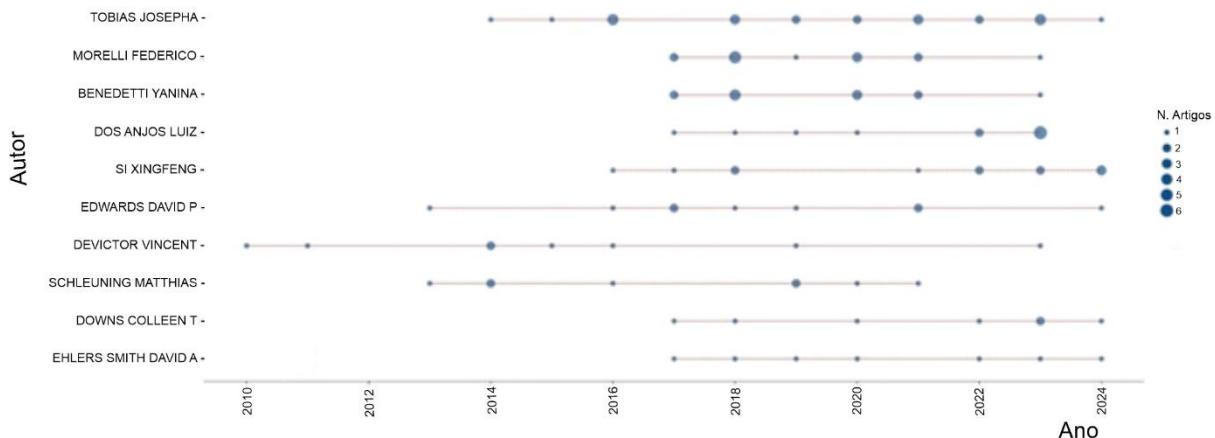


**Figura 2.** Tendência temporal do número de artigos publicados sobre a diversidade funcional de vertebrados terrestres.



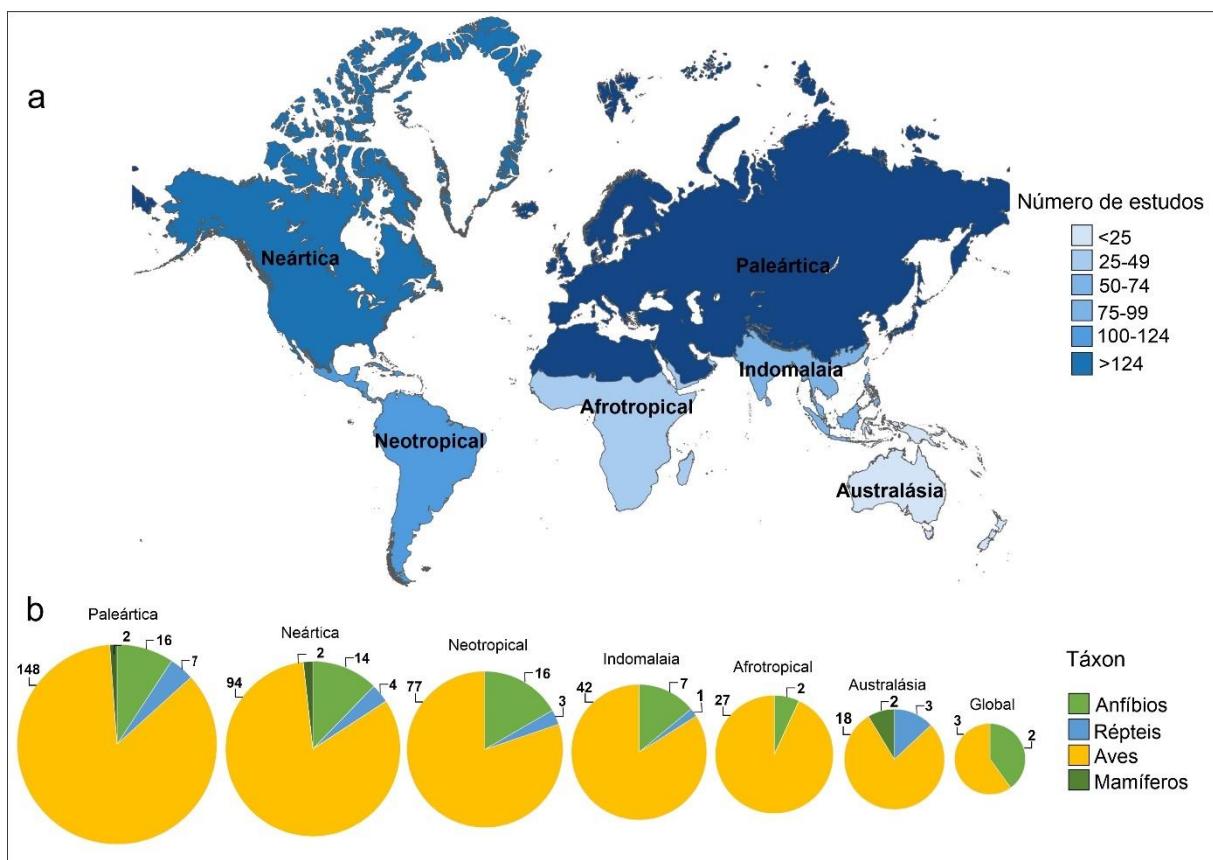
**Figura 3.** Tendência temporal do número de artigos publicados sobre a diversidade funcional por táxon.

A análise da produção científica dos principais autores ao longo do tempo (Fig. 4) revelou que a contribuição de vários pesquisadores para o tema da diversidade funcional de vertebrados se intensificou a partir de 2015. Autores e co-autores como Joseph A. Tobias, Federico Morelli e Yanina Benedetti destacam-se com a maior quantidade de publicações, com uma produção contínua e ascendente ao longo dos anos. Todos estão vinculados a instituições no Reino Unido e República Checa (Fig. 4).



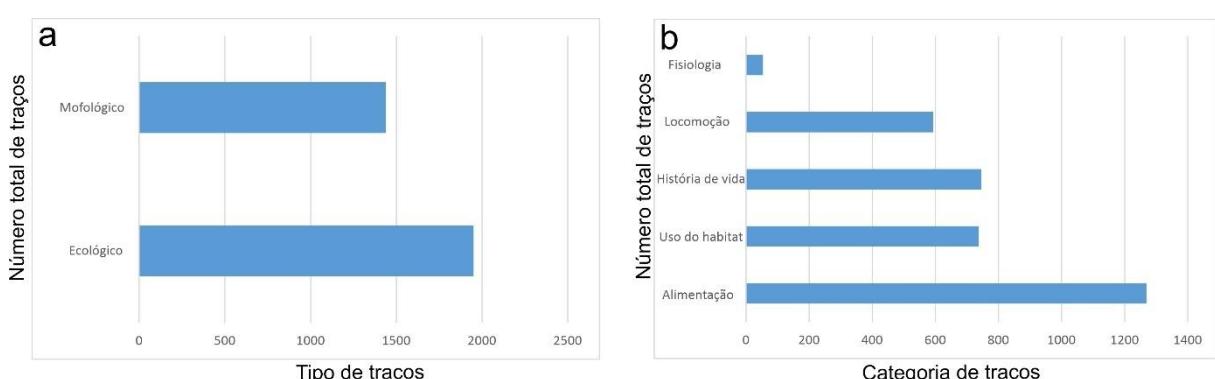
**Figura 4.** Produção científica dos autores e co-autores ao longo do tempo.

Das regiões biogeográficas onde as pesquisas foram conduzidas, a Paleártica concentrou o maior número de pesquisas ( $n = 173$ ), correspondendo a 35% do total. Em seguida, destacaram-se a Neártica ( $n = 114$ ; 23%), a Neotropical ( $n = 96$ ; 20%) e a Indomalaia ( $n = 50$ ; 10%). As regiões Afrotropical ( $n = 29$ ) e Australásia ( $n = 23$ ) apresentaram os menores números de estudos, com 6% e 5%, respectivamente (Fig. 5A). Além disso, foram registrados estudos abrangendo mais de uma região biogeográfica, classificados como globais ( $n = 5$ ), correspondendo a 1% das publicações. Nossos resultados também evidenciam uma clara predominância de estudos voltados para aves em todas as regiões biogeográficas, enquanto os demais táxons, como anfíbios, répteis e mamíferos, receberam menor atenção (Fig. 5B).



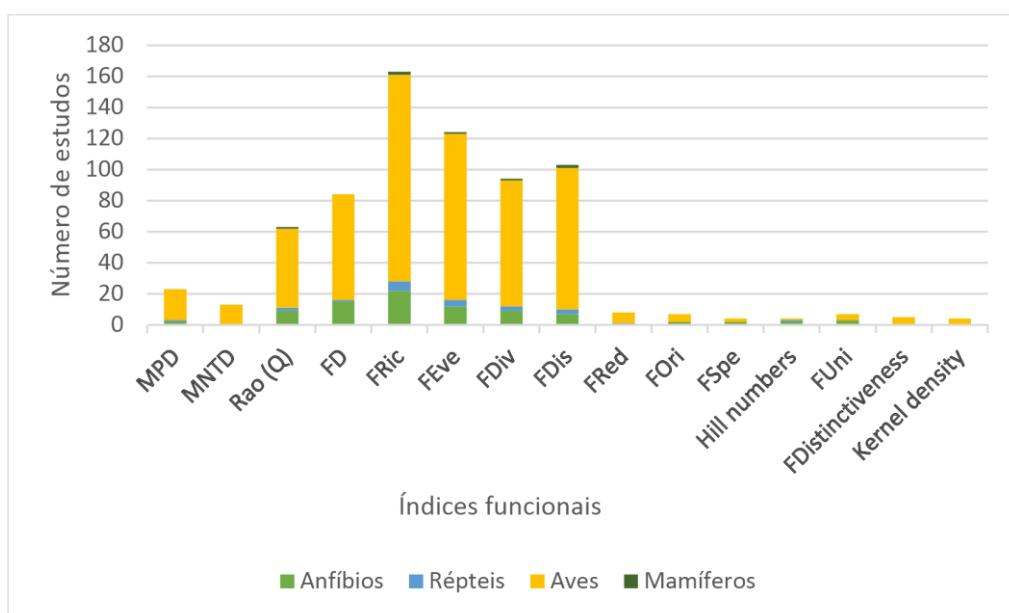
**Figura 5.** a. Mapa-múndi mostrando a distribuição do esforço de pesquisa entre as regiões biogeográficas; b. Os gráficos de pizza representam o número de estudos em cada táxon de vertebrados por domínio. \*Global: estudos que avaliaram mais de um domínio biogeográfico.

Dentre os traços verificados nos estudos, os ecológicos foram o tipo mais utilizado nos estudos analisados ( $n = 1950$ ; 58%), enquanto os morfológicos tiveram menor representatividade ( $n = 1439$ ; 42%) (Fig. 6a). Dentre as categorias de características avaliadas, a alimentação foi a mais comum (1269; 37%), ao passo que a fisiologia foi a menos explorada nos estudos (59; 2%) (Fig. 6b).



**Figura 6.** a. Número total de tipos de traços funcionais encontrados nos estudos analisados; b. Número total de características funcionais em cada categoria (Alimentação, Uso do habitat, História de vida, Locomoção, Fisiologia).

Foram identificados 15 índices de diversidade funcional nos estudos revisados. Os mais utilizados para quantificar a diversidade funcional em comunidades de vertebrados foram riqueza funcional (FRic) ( $n = 163$ ), uniformidade funcional (FEve) ( $n = 124$ ), dispersão funcional (FDis) ( $n = 103$ ) e divergência funcional (FDiv) ( $n = 94$ ) (Fig. 7).



**Figura 7.** Índices funcionais encontrados nos estudos revisados.

#### 4. Discussão

Nossos dados mostraram uma forte tendência de crescimento no número de publicações sobre diversidade funcional de vertebrados terrestres ao longo do período analisado, principalmente a partir de 2013, atingindo maior número de publicações em 2022. Observamos uma predominância de estudos focados em aves, enquanto anfíbios, répteis e mamíferos apresentaram uma produção científica significativamente inferior com uma intensificação na contribuição de pesquisadores vinculados a instituições do Reino Unido e da República Checa. Também verificamos a região Paleártica como a maior detentora de estudos na área. Além disso, foi possível observar que os traços ecológicos foram o tipo mais frequentemente utilizados e a categoria relacionada a alimentação foi a mais aplicada nos estudos analisados. Por fim, dentre os 15 índices de diversidade funcional utilizados, FRic, FEve, FDis e FDiv foram os mais frequentes.

O aumento de estudos sobre DF de vertebrados reflete a necessidade de compreender os processos ecológicos que sustentam a biodiversidade e a funcionalidade dos ecossistemas (Hooper et al. 2005, Cadotte et al. 2011, Wong & Carmona 2021), especialmente diante de

ameaças como mudanças climáticas e degradação de habitats (Chichorro et al. 2019, Atwood et al. 2020, Carmona et al. 2021, Munstermann et al. 2022). Outro fator que contribuiu para o crescimento no número de estudos foram os esforços voltados à coleta sistemática de dados de características funcionais e à sua disponibilização de diferentes informações em banco de dados de domínio público (Cornwell & Ackerly 2009, Hampton et al. 2013, Freitas & Mantovani 2017, Wüest et al. 2020). Essa ampla acessibilidade tem impulsionado o desenvolvimento de numerosas pesquisas de diversidade funcional em vertebrados, por exemplo acerca dos padrões e processos ecológicos que envolvem vertebrados terrestres em diferentes escalas espaciais e temporais (García-Llamas et al. 2019), assim também sobre os efeitos dos distúrbios antropogênicos em mamíferos tropicais (Gorczynski et al. 2021) e os efeitos da perda de habitat na diversidade funcional de aves na Mata Atlântica (Mariano-Neto & Santos 2023).

A predominância de trabalhos com aves, em detrimento de anfíbios, répteis e mamíferos pode ser explicada pela longa tradição de estudos consolidados com esse grupo, que resultaram em protocolos bem estabelecidos para a coleta de traços específicos e em bancos de dados amplamente disponíveis, além de preencher uma gama diversificada de nichos ecológicos, contribuindo para muitos serviços ecossistêmicos diferentes (Sekercioglu 2006, Pigot et al. 2016, 2020, Tobias et al. 2022). Por outro lado, para os demais táxons, faltam manuais padronizados de protocolos de coleta com traços funcionais, bem como, bases de dados atualizadas (Petchey & Gaston 2006, Vandewalle et al. 2010, Weiss & Ray 2019). Essa baixa cobertura dos estudos para a maior parte dos grupos de vertebrados é preocupante diante do cenário atual, principalmente por se tratar de grupos globalmente ameaçados pelo sexto grande evento de extinção em massa já em curso na Terra (Ceballos et al. 2017, 2020). Nesse sentido, estudos recentes já têm demonstrado que cerca de um terço das espécies de vertebrados terrestres enfrentam declínios populacionais locais consideráveis. Essa proporção varia conforme o grupo taxonômico, alcançando 30% ou mais em mamíferos, aves e répteis, e aproximadamente 15% em anfíbios (Ceballos et al. 2017). Quadro que também é mantido quando considerado os diferentes grupos funcionais (por exemplo, Chichorro et al. 2019, Atwood et al. 2020, Carmona et al. 2021, Munstermann et al. 2022). A extinção de espécies de vertebrados terrestres pode comprometer tanto a estrutura quanto a funcionalidade dos ecossistemas, resultando na perda de serviços ecossistêmicos fundamentais, como a polinização, dispersão de sementes, controle de pragas e mudanças nos ciclos e fluxos de nutrientes (Young et al. 2010, Karp et al. 2013, Ratto et al. 2018, Donoso et al. 2020) gerando

consequências econômicas, sociais e de saúde para a humanidade, intensificando desafios já existentes (Cardinale et al. 2012).

Nossos resultados mostraram que apesar do crescente número de publicações sobre a diversidade funcional em assembleias de vertebrados terrestres, a distribuição geográfica desses estudos é feita de forma desigual. Verificamos que a região Paleártica concentra a maior quantidade de estudos com o tema, seguida pela região Neártica ( $n = 114$ ; 23%), com os Estados Unidos em destaque ( $n = 74$  estudos). Esse país abriga relevantes pesquisas experimentais sobre diversidade e funcionamento de ecossistemas, além de sediar os primeiros estudos experimentais na área, o que justifica seu destaque entre as publicações (Lavorel et al. 1997, Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, Naeem et al. 1999, Calaça & Grelle 2016). Além disso, a região Neotropical também ocupa posição de destaque ( $n = 96$ ; 20%) entre os estudos verificados, com o Brasil ( $n = 61$  estudos) liderando a produção científica, impulsionado por renomados pesquisadores especializados em diversidade funcional. Enquanto, as regiões Afrotropical ( $n = 29$ ; 6%) e Australásia ( $n = 23$ ; 5%) registraram o menor número de estudos, evidenciando a necessidade de maiores investimentos em pesquisas sobre biodiversidade nessas áreas.

É amplamente reconhecido que o esforço global de pesquisa é distribuído de forma desigual, influenciado por fatores geográficos e socioeconômicos (Parreira et al. 2017). Assim também, países com maior produto interno bruto abrigam mais instituições de pesquisa, e a proximidade das infraestruturas com os locais de estudo facilita a produção e distribuição global do conhecimento (Martin et al. 2012, Hortal et al. 2015). Como resultado desses fatores, as lacunas de conhecimento sobre biodiversidade tendem a ser maiores em regiões tropicais (Collen et al. 2008). Em contrapartida, essas regiões abrigam a maior riqueza de espécies e, por isso, necessitam de uma infraestrutura mais robusta, instituições de pesquisa mais fortalecidas e investimentos governamentais mais expressivos para a conservação da biodiversidade.

Ao analisarmos os traços utilizados em cada estudo verificamos que as características ecológicas foram mais frequentes que as morfológicas. Essa tendência pode estar associada à predominância de conjuntos de dados globais que priorizam atributos ecológicos e informações sobre a história de vida de mamíferos, aves, répteis e anfíbios, como os bancos de dados PanTHERIA (Jones et al. 2009), EltonTraits (Wilman et al. 2014), Amniota (Myhrvold et al. 2015) e AmphiBIO (Oliveira et al. 2017). Portanto, a facilidade de acesso e a abrangência das informações prontamente disponíveis nesses bancos de dados têm incentivado pesquisadores a

utilizarem mais atributos ecológicos em suas análises. Por outro lado, os dados de características morfológicas disponíveis para vertebrados terrestres são mais limitados para muitas espécies. Os únicos dados completos de características morfológicas contínuas apresentados em cada caso referem-se à massa corporal. Porém, esse traço isolado fornece apenas informações limitadas sobre nichos ecológicos e interações tróficas (Bender et al. 2018, Cadotte & Tucker 2017, Pigot et al. 2020, Rigal et al. 2022). Ampliar o uso de características morfológicas na ecologia funcional tem sido desafiador, com avanços mais significativos concentrados na ecologia aviária (Tobias et al. 2020). Por exemplo, o recente surgimento do banco de dados AVONET (Tobias et al. 2022) permitiu a análise de atributos ecológicos e morfológicos (dieta, dispersão e locomoção) com conexões robustas a padrões ecológicos (Pigot et al. 2016, 2020, Sheard et al. 2020), em contraste aos demais grupos taxonômicos analisados.

Em relação à categoria de características funcionais, nossos resultados indicaram que os traços relacionados à alimentação foram os mais aplicados nos estudos. A presença de um grande número de atributos ligados a essa dimensão fundamental de nicho como nível trófico, tipo de recurso alimentar/dieta e comportamento de forrageamento, principalmente para aves e mamíferos nos bancos de dados globais pode estar relacionado com esse resultado (ver Jones et al. 2009, Wilman et al. 2014). Também foi observado um alto número de características morfológicas para descrever a aquisição de alimentos, incluindo traços como formato do bico (comprimento, largura e altura) (Oliveira & Dos Anjos 2022, Neate-Clegg et al. 2023, Tonetti et al. 2024), largura da boca (María Galindo-Uribe et al. 2022, Avellá Machado et al. 2024), formato e posição do disco oral (Strauß et al. 2010, Sun et al. 2023), posição e diâmetro dos olhos (Dalmolin et al. 2019, Zhao et al. 2022), número de fileiras de dentículos (Leão-Pires et al. 2024), tamanho do intestino (Lan et al. 2023, Sun et al. 2023) e massa corporal (Dalmolin et al. 2023, Sanllorente et al. 2023). No entanto, os traços que representam as dimensões da história de vida e do uso do habitat tiveram menor representatividade, porém com valores proporcionais. Isto se deve ao fato dessas dimensões apresentarem dados escassos para uma grande gama de espécies, principalmente anfíbios e répteis. Por exemplo, aves e mamíferos demonstram ser esses grupos globalmente bem amostrados para o conjunto de características analisadas (massa corporal, longevidade/expectativa de vida, número de filhotes/ovos, nível trófico, tempo de atividade e amplitude do habitat), enquanto a disponibilidade de informações de características para anfíbios e répteis é geralmente menor (Etard et al. 2020). Por fim, o baixo uso da categoria Fisiologia pode estar relacionado ao fato de ser um traço difícil de ser medido.

Finalmente, nosso estudo reúne os índices mais utilizados para avaliar diversidade funcional de vertebrados destacando FRic, FEve, FDis e FDiv como os mais frequentes. Três desses índices (FRic, FEve e FDiv) quantificam o espaço ocupado pelas espécies em um espaço multivariado definido por suas características funcionais, o que justifica o fato deles estarem entre os primeiros desenvolvidos para avaliar a diversidade funcional (Mason et al. 2005, Villéger et al. 2008) e terem ganhado destaque ao longo dos anos. Seu caráter multifacetado e capacidade de integrar múltiplas características funcionais simultaneamente, considerando a abundância relativa das espécies, pode facilitar análises com vertebrados terrestres. Assim, esses índices complementarmente atendem a muitos critérios de pesquisas sobre diversidade funcional, permitindo uma abordagem mais abrangente da diversidade com base em múltiplas características (Mouillot et al. 2013). Além disso, os autores demonstraram que a FEve e FDiv são independentes da FRic, como também, os três índices são independentes entre si. O FDis, por sua vez, é um índice complementar proposto por Laliberté & Legendre (2010), que mede a distância média de cada espécie em relação ao centroide funcional da comunidade. Sua crescente utilização, superando até o uso de FDiv, pode estar associada à sua ponderação pela abundância das espécies e à independência em relação à riqueza de espécies, além de não ser muito sensível a outliers tornando-o um índice particularmente robusto para estudos de diversidade funcional (Laliberté & Legendre 2010, Gerisch et al. 2012, Morelli et al. 2021, Barnagaud et al. 2023).

## 5. Referências

- Aria M & Cuccurullo C. 2017. bibliometrix : An R-tool for comprehensive science mapping analysis. *Journal of Informetrics* 11: 959–975.
- Atwood TB, Valentine SA, Hammill E, McCauley DJ, Madin EMP, Beard KH & Pearse WD. 2020. Herbivores at the highest risk of extinction among mammals, birds, and reptiles. *Sci Adv* 6: eabb8458.
- Aubin I, Venier L, Pearce J & Moretti M. 2013. Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodivers Conserv* 22: 2957–2975.
- Avellá Machado EA, Méndez Osorio Y, Blanco GM & Acosta JC. 2024. Effect of agricultural activity on diet in an assemblage of lizards from Monte, Argentina. *Austral Ecology* 49: e13483.
- Azra MN, Mohd Noor MI, Sung YY & Abd Ghaffar M. 2022. Visualizing a Field of Research With Scientometrics: Climate Change Associated With Major Aquatic Species Production in the World. *Front Environ Sci* 10: 905428.

Barnagaud J, Flores O, Balent G, Tassin J & Barbaro L. 2023. Trait-independent habitat associations explain low co-occurrence in native and exotic birds on a tropical volcanic island. *Ecology and Evolution* 13: e10322.

Bender IMA, Kissling WD, Blendinger PG, Böhning-Gaese K, Hensen I, Kühn I, Muñoz MC, Neuschulz EL, Nowak L, Quitián M, Saavedra F, Santillán V, Töpfer T, Wiegand T, Dehling DM & Schleuning M. 2018. Morphological trait matching shapes plant–frugivore networks across the Andes. *Ecography* 41: 1910–1919.

Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Nuske R, Parth A, Klotz S, Schmidt W & Stadler J. 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* 117: 1533–1541.

Boersma KS, Dee LE, Miller SJ, Bogan MT, Lytle DA & Gitelman AI. 2016. Linking multidimensional functional diversity to quantitative methods: a graphical hypothesis-evaluation framework. *Ecology* 97: 583–593.

Cadotte MW, Carscadden K & Mirochnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.

Cadotte MW & Tucker CM. 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32: 429–437.

Calaça AM & Grelle CEV. 2016. Diversidade funcional de comunidades: discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. *Oecol Austr* 20: 401–416.

Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS & Naeem S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67.

Carmona CP, De Bello F, Mason NWH & Lepš J. 2016. Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 382–394.

Carmona CP, Tamme R, Pärtel M, De Bello F, Brosse S, Capdevila P, González-M. R, González-Suárez M, Salguero-Gómez R, Vásquez-Valderrama M & Toussaint A. 2021. Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Sci Adv* 7: eabf2675.

Ceballos G, Ehrlich PR & Dirzo R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc Natl Acad Sci USA* 114.

Ceballos G, Ehrlich PR & Raven PH. 2020. Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proc Natl Acad Sci USA* 117: 13596–13602.

Chichorro F, Juslén A & Cardoso P. 2019. A review of the relation between species traits and extinction risk. *Biological Conservation* 237: 220–229.

Cianciaruso MV, Silva IA & Batalha MA. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop* 9: 93–103.

Collen B, Ram M, Zamin T & McRae L. 2008. The Tropical Biodiversity Data Gap: Addressing Disparity in Global Monitoring. *Tropical Conservation Science* 1: 75–88.

- Cooke RSC, Eigenbrod F & Bates AE. 2019. Projected losses of global mammal and bird ecological strategies. *Nat Commun* 10: 2279.
- Cornwell WK & Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Dalmolin DA, Tozetti AM & Pereira MJR. 2023. Living in a changing world: effects of roads and *Pinus* monocultures on an anuran metacommunity in southern Brazil. *Aquat Sci* 85: 45.
- Dalmolin DA, Tozetti AM & Ramos Pereira MJ. 2019. Taxonomic and functional anuran beta diversity of a subtropical metacommunity respond differentially to environmental and spatial predictors LÖTTERS S (Ed.). *PLoS ONE* 14: e0214902.
- De Bello F, Botta-Dukát Z, Lepš J & Fibich P. 2021. Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species GOSLEE S (Ed.). *Methods Ecol Evol* 12: 443–448.
- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, Martins Da Silva P, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA & Harrison PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers Conserv* 19: 2873–2893.
- Díaz S, Cabido M & Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J Vegetation Science* 9: 113–122.
- Díaz S & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Donoso I, Sorensen MC, Blendinger PG, Kissling WD, Neuschulz EL, Mueller T & Schleuning M. 2020. Downsizing of animal communities triggers stronger functional than structural decay in seed-dispersal networks. *Nat Commun* 11: 1582.
- Etard A, Morrill S & Newbold T. 2020. Global gaps in trait data for terrestrial vertebrates SHEARD C (Ed.). *Global Ecol Biogeogr* 29: 2143–2158.
- Freitas JR & Mantovani W. 2017. An overview of the applicability of functional diversity in Biological Conservation. *Braz J Biol* 78: 517–524.
- García-Llamas P, Rangel TF, Calvo L & Suárez-Seoane S. 2019. Linking species functional traits of terrestrial vertebrates and environmental filters: A case study in temperate mountain systems STEPHENS PR (Ed.). *PLoS ONE* 14: e0211760.
- Gaviria-Marin M, Merigó JM & Baier-Fuentes H. 2019. Knowledge management: A global examination based on bibliometric analysis. *Technological Forecasting and Social Change* 140: 194–220.
- Gerisch M, Agostinelli V, Henle K & Dzioc F. 2012. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos* 121: 508–515.
- González-Suárez M, Zanchetta Ferreira F & Grilo C. 2018. Spatial and species-level predictions of road mortality risk using trait data. *Global Ecol Biogeogr* 27: 1093–1105.

- Gorczynski D, Hsieh C, Luciano JT, Ahumada J, Espinosa S, Johnson S, Rovero F, Santos F, Andrianarisoa MH, Astaiza JH, Jansen PA, Kayijamahe C, Moreira Lima MG, Salvador J & Beaudrot L. 2021. Tropical mammal functional diversity increases with productivity but decreases with anthropogenic disturbance. *Proc R Soc B* 288: 20202098.
- Hampton SE, Strasser CA, Tewksbury JJ, Gram WK, Budden AE, Batcheller AL, Duke CS & Porter JH. 2013. Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecol & Environ* 11: 156–162.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J & Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hortal J, De Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM & Ladle RJ. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46: 523–549.
- Jones KE et al. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals: Ecological Archives E090-184 MICHENER WK (Ed.). *Ecology* 90: 2648–2648.
- Karp DS, Mendenhall CD, Sandí RF, Chaumont N, Ehrlich PR, Hadly EA & Daily GC. 2013. Forest bolsters bird abundance, pest control and coffee yield LAWLER J (Ed.). *Ecology Letters* 16: 1339–1347.
- Kraft NJB, Valencia R & Ackerly DD. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580–582.
- Laliberté E & Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Lan J, Sun Z, Feng J, Zhao C, Kang D, Zhu W, Zhao T & Su S. 2023. Unraveling the importance of functionally extreme tadpole types to functional diversity: a case study in temperate montane streams. *Front Zool* 20: 7.
- Lavorel S, Stork J, Bardgett RD, De Bello F, Berg MP, Le Roux X, Moretti M, Mulder C, Pakeman RJ, Díaz S & Harrington R. 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services MASON N (Ed.). *J Vegetation Science* 24: 942–948.
- Leão-Pires TA, Luiz AM & Sawaya RJ. 2024. Ecological constraints and trait conservatism drive functional and phylogenetic structure of amphibian larvae communities in the Brazilian Atlantic Forest. *Austral Ecology* 49: e13580.
- Lefcheck JS, Bastazini VAG & Griffin JN. 2015. Choosing and using multiple traits in functional diversity research. *Envir Conserv* 42: 104–107.
- Liu X, Zhang L & Hong S. 2011. Global biodiversity research during 1900–2009: a bibliometric analysis. *Biodivers Conserv* 20: 807–826.

- Lohbeck M, Poorter L, Paz H, Pla L, Van Breugel M, Martínez-Ramos M & Bongers F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 89–96.
- Májeková M, Paal T, Plowman NS, Bryndová M, Kasari L, Norberg A, Weiss M, Bishop TR, Luke SH, Sam K, Le Bagousse-Pinguet Y, Lepš J, Götzenberger L & De Bello F. 2016. Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation CHAPMAN M (Gee) G (Ed.). PLoS ONE 11: e0149270.
- Mammola S, Carmona CP, Guillerme T & Cardoso P. 2021. Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology* 35: 1869–1885.
- María Galindo-Uribe D, Mario Hoyos-Hoyos J, Isaacs-Cubides P, Corral-Gómez N & Urbina-Cardona N. 2022. Classification and sensitivity of taxonomic and functional diversity indices of anurans in the Andean coffee cultural landscape. *Ecological Indicators* 136: 108650.
- Mariano-Neto E & Santos RAS. 2023. Changes in the functional diversity of birds due to habitat loss in the Brazil Atlantic Forest. *Front For Glob Change* 6: 1041268.
- Martin LJ, Blossey B & Ellis E. 2012. Mapping where ecologists work: biases in the global distribution of terrestrial ecological observations. *Frontiers in Ecol & Environ* 10: 195–201.
- Mason NWH & De Bello F. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions WILSON B (Ed.). *J Vegetation Science* 24: 777–780.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG & Wilson JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Moher D. 2009. Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. *Ann Intern Med* 151: 264.
- Morelli F et al. 2021. Effects of urbanization on taxonomic, functional and phylogenetic avian diversity in Europe. *Science of The Total Environment* 795: 148874.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH & Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH & Bellwood DR. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167–177.
- Munstermann MJ, Heim NA, McCauley DJ, Payne JL, Upham NS, Wang SC & Knope ML. 2022. A global ecological signal of extinction risk in terrestrial vertebrates. *Conservation Biology* 36: e13852.
- Myhrvold NP, Baldridge E, Chan B, Sivam D, Freeman DL & Ernest SKM. 2015. An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles: Ecological Archives E096-269. *Ecology* 96: 3109–3109.

Neate-Clegg MHC, Tonelli BA, Youngflesh C, Wu JX, Montgomery GA, Şekercioğlu ÇH & Tingley MW. 2023. Traits shaping urban tolerance in birds differ around the world. *Current Biology* 33: 1677–1688.e6.

Oliveira BF, São-Pedro VA, Santos-Barrera G, Penone C & Costa GC. 2017. AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. *Sci Data* 4: 170123.

Oliveira HS & Dos Anjos L. 2022. Silent changes in functionally stable bird communities of a large protected tropical forest monitored over 10 years. *Biological Conservation* 265: 109407.

Pakeman RJ. 2014. Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? OKSANEN J (Ed.). *Methods Ecol Evol* 5: 9–15.

Parreira MR, Machado KB, Logares R, Diniz-Filho JAF & Nabout JC. 2017. The roles of geographic distance and socioeconomic factors on international collaboration among ecologists. *Scientometrics* 113: 1539–1550.

Pavoine S, Vallet J, Dufour A, Gachet S & Daniel H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391–402.

Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.

Pigot AL, Bregman T, Sheard C, Daly B, Etienne RS & Tobias JA. 2016. Quantifying species contributions to ecosystem processes: a global assessment of functional trait and phylogenetic metrics across avian seed-dispersal networks. *Proc R Soc B* 283: 20161597.

Pigot AL, Sheard C, Miller ET, Bregman TP, Freeman BG, Roll U, Seddon N, Trisos CH, Weeks BC & Tobias JA. 2020. Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nat Ecol Evol* 4: 230–239.

Podani J & Schmera D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179–185.

Ratto F, Simmons BI, Spake R, Zamora-Gutierrez V, MacDonald MA, Merriman JC, Tremlett CJ, Poppy GM, Peh KS & Dicks LV. 2018. Global importance of vertebrate pollinators for plant reproductive success: a meta-analysis. *Frontiers in Ecol & Environ* 16: 82–90.

Rigal S, Devictor V, Gaüzère P, Kéfi S, Forsman JT, Kajanus MH, Mönkkönen M & Dakos V. 2022. Biotic homogenisation in bird communities leads to large-scale changes in species associations. *Oikos* 2022: e08756.

Sanllorente O, Ríos-Guisado R, Izquierdo L, Molina JL, Mourocq E & Ibáñez-Álamo JD. 2023. The importance of university campuses for the avian diversity of cities. *Urban Forestry & Urban Greening* 86: 128038.

Schneider FD, Fichtmueller D, Gossner MM, Güntsch A, Jochum M, König-Ries B, Le Provost G, Manning P, Ostrowski A, Penone C & Simons NK. 2019. Towards an ecological trait-data standard ORME D (Ed.). *Methods Ecol Evol* 10: 2006–2019.

Sekercioglu C. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 464–471.

- Sheard C, Neate-Clegg MHC, Alioravainen N, Jones SEI, Vincent C, MacGregor HEA, Bregman TP, Claramunt S & Tobias JA. 2020. Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nat Commun* 11: 2463.
- Stewart K, Carmona CP, Clements C, Venditti C, Tobias JA & González-Suárez M. 2023. Functional diversity metrics can perform well with highly incomplete data sets. *Methods Ecol Evol* 14: 2856–2872.
- Strauß A, Reeve E, Randrianiaina R-D, Vences M & Glos J. 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecol* 10: 12.
- Sun Z, Su S, Feng J, Zhao C, Zhu W, Fan W, Lan J & Zhao T. 2023. Functional and phylogenetic analyses of tadpole community assembly in temperate montane streams. *Ecological Indicators* 146: 109822.
- Tilman D. 2001. Functional Diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Elsevier, p.109–120.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M & Siemann E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Tobias JA et al. 2022. AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds COULSON T (Ed.). *Ecology Letters* 25: 581–597.
- Tobias JA, Ottenburghs J & Pigot AL. 2020. Avian Diversity: Speciation, Macroevolution, and Ecological Function. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 51: 533–560.
- Tonetti V, Bocalini F, Schunck F, Vancine MH, Butti M, Ribeiro M & Pizo M. 2024. The Protected Areas network may be insufficient to protect bird diversity in a fragmented tropical hotspot under different climate scenarios. *Perspectives in Ecology and Conservation* 22: 63–71.
- Vandewalle M, De Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, Da Silva PM, Moretti M, Niemelä J, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes MT, Vanbergen AJ & Woodcock BA. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers Conserv* 19: 2921–2947.
- Villéger S, Mason NWH & Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Weiss KCB & Ray CA. 2019. Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: synthesizing taxonomic divides. *Ecography* 42: 2012–2020.
- Wilman H, Belmaker J, Simpson J, De La Rosa C, Rivadeneira MM & Jetz W. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: *Ecological Archives* E095-178. *Ecology* 95: 2027–2027.

Wilson DE, ed. 1996. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for Mammals, Washington, D.C. London: Smithsonian Inst. Pr, 409 p.

Wong MKL & Carmona CP. 2021. Including intraspecific trait variability to avoid distortion of functional diversity and ecological inference: Lessons from natural assemblages ERGON T (Ed.). *Methods Ecol Evol* 12: 946–957.

Wüest RO, Zimmermann NE, Zurell D, Alexander JM, Fritz SA, Hof C, Kreft H, Normand S, Cabral JS, Szekely E, Thuiller W, Wikelski M & Karger DN. 2020. Macroecology in the age of Big Data – Where to go from here? *Journal of Biogeography* 47: 1–12.

Young HS, McCauley DJ, Dunbar RB & Dirzo R. 2010. Plants cause ecosystem nutrient depletion via the interruption of bird-derived spatial subsidies. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 2072–2077.

Zhao T, Khatriwada JR, Zhao C, Feng J & Sun Z. 2022. Elevational patterns of amphibian functional and phylogenetic structures in eastern Nepal Himalaya. *Diversity and Distributions* 28: 2475–2488.

## **Fatores ambientais, processos históricos e antrópicos direcionam a diversidade funcional de comunidades de anfíbios da Mata Atlântica no nordeste brasileiro (Capítulo 2)**

### **Resumo**

Caracterizar e quantificar as forças que moldam a diversidade funcional é fundamental para conhecer o estado da saúde dos ambientes tropicais. A Mata Atlântica é um dos ambientes de floresta tropical mais afetados do planeta pelas atividades antrópicas. Dentro da grande diversidade abrigada na Mata Atlântica, os anuros são o grupo de vertebrados mais vulneráveis, estando diversas espécies expostas a fortes riscos de extinção. Diante deste cenário, este estudo avaliou a partir de modelos espacialmente explícitos o efeito dos fatores ambientais, dos processos históricos e antrópicos sobre diferentes dimensões da diversidade funcional de anuros da Mata Atlântica. Para isto, quantificamos a diversidade funcional dos anuros a partir de atributos ecológicos clássicos (morfológicos, reprodutivos e uso do habitat) e analisamos como os fatores climáticos, processos históricos e distúrbios antrópicos (fragmentação florestal) têm afetado os padrões de diversidade funcional dos anuros da Mata Atlântica, no Nordeste do Brasil. Neste estudo foram utilizados índices complementares de diversidade funcional, sendo eles a riqueza funcional (FRic), a divergência funcional (FDiv) e a uniformidade funcional (FEve), de 86 comunidades de anuros distribuídos na região norte da Mata Atlântica. Foram avaliados os efeitos ambientais, a instabilidade climática histórica e o impacto antrópico a partir de modelos lineares generalizados (GLS) controlados pela autocorrelação espacial. Os resultados revelam que a FDiv dos anuros da Mata Atlântica é influenciada pela instabilidade ambiental histórica e pela forma (circularidade) dos remanescentes florestais. Além disso, a FEve mostrou associação com as condições climáticas (precipitação média anual). Entretanto, a FRiq se manteve sem uma associação aparente com os preditores utilizados. Este estudo contribuiu para o conhecimento acerca das forças que dirigem a diversidade funcional, gerando resultados úteis para subsidiar ações efetivas para a conservação dos anuros na Mata Atlântica.

**Palavras-chave:** Anuros, diversidade funcional, fragmentação, mata atlântica.

### **1. Introdução**

A variedade da vida no planeta engloba uma miríade de diferentes elementos bioquímicos, genéticos, morfológicos, fisiológicos, taxonômicos, ecológicos e evolutivos (Gaston & Spicer 2012). Tradicionalmente, o estudo dessa diversidade foi dominado por

métricas de ocorrência e riqueza de espécies, todavia, nas últimas décadas, abordagens que exploram a relação entre traços das espécies e processos e serviços ecossistêmicos têm crescido, permitindo a investigação de diferentes dimensões da biodiversidade (Petchey & Gaston 2006, Stuart-Smith et al. 2013). Nesse sentido, a diversidade funcional quantifica, por meio de uma única medida contínua, diferentes atributos funcionais dentro do nicho multidimensional a partir de características morfológicas, fisiológicas e fenológicas da espécie, que definem seu papel ecológico em uma comunidade (Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2006, Villéger et al. 2008). Assim, a diversidade funcional é um conceito que liga espécies e ecossistemas por meio de mecanismos como complementaridade de uso de recursos e facilitação, possibilitando a pesquisa acerca de uma ampla gama de questões ecológicas e evolutivas em diferentes escalas espaciais e temporais (Mason et al. 2005, Petchey & Gaston 2006).

Do mesmo modo que a diversidade funcional pode explicar e prever o impacto dos organismos nos ecossistemas (Petchey & Gaston 2006), também é possível prever os efeitos de gradientes ambientais, processos históricos e distúrbios antrópicos nos papéis funcionais desempenhados pelas espécies nas comunidades (Arruda Almeida et al. 2018, Matuoka et al. 2020, Su et al. 2022). Variáveis ambientais como temperatura, precipitação e estratificação de habitat podem afetar a diversidade funcional (Cowling et al. 1994, Schleuter et al. 2012, Reymond et al. 2013, Seymour et al. 2015, Ochoa-Ochoa et al. 2019, Correia et al. 2020, Liang et al. 2020, Byamungu et al. 2021), uma vez que se relacionam fortemente com características adaptativas (ou seja, fenotípicas) (Ridley 2006) e atuam como filtros, favorecendo espécies com características particulares em detrimento de outras para a estruturação das comunidades, o que pode gerar gradientes de diversidade funcional (Lescano et al. 2018, Ochoa-Ochoa et al. 2019, Tsianou & Kallimanis 2020, Jiménez-Vargas et al. 2021). Adicionalmente, a diversidade funcional atual também pode estar associada a transformações históricas do clima, a exemplo das glaciações e interglaciações do Quaternário Superior. Por exemplo, em diversos grupos de plantas, foi observado que uma alta variabilidade no paleoclima a longo prazo impôs restrições suplementares à diversidade funcional, afetando o funcionamento e a resiliência de ecossistemas atuais (Ordonez & Svenning 2015, 2016, 2017). Além disso, tem-se observado o efeito de alterações antrópicas sobre a diversidade funcional, sendo a perturbação e a fragmentação de habitats geralmente relacionadas à perda de diversidade funcional, ou à perda de traços em diferentes grupos de organismos (Ernst et al. 2006, Sonnier et al. 2014, Vollständt et al. 2017, Almeida-Gomes et al. 2019, Zambrano et al. 2019, 2020, Bełcik et al. 2020).

No Brasil, a Mata Atlântica é considerada um *hotspot* de biodiversidade (Myers et al. 2000). Originalmente a Mata Atlântica cobria cerca de 150 milhões de hectares e estendia-se desde as latitudes 3°S a 31°S, e longitudes 35°W a 60°W, sendo que 92% da sua distribuição original está localizada na costa brasileira, apresentando condições ambientais heterogêneas, oriundas de um gradiente de chuvas decrescente do litoral para o interior, de uma ampla variação altitudinal, desde o nível do mar até as cadeias montanhosas da Serra do Mar e Serra da Mantiqueira, e de uma variação latitudinal, abrangendo ambientes tropicais e subtropicais (Tabarelli et al. 2005, Ribeiro et al. 2009, Cavazere & Silveira 2012). Essa é a floresta mais desmatada do Brasil, restando somente 9,1% da mata original (Cabral & Bustamante 2016, SOS Mata Atlântica 2025). Muitos estudos de diversidade funcional têm sido empregados para aumentar os esforços de conservação dessas áreas de remanescentes florestais (Girão et al. 2007, Colzani et al. 2013, Warring et al. 2016, Oliveira, Gouveia, et al. 2020, Hepp et al. 2023). Esses estudos na Mata Atlântica fornecem informações mais objetivas de como mudanças na paisagem afetam a sobrevivência das espécies as quais caracteres devem ser considerados no momento de conservar uma área ou espécies (Rosenfield & Müller 2020, Leão et al. 2021, Anunciação et al. 2023). Diante disso, a Mata Atlântica é um potencial modelo de estudo de como diferentes fatores ambientais e antrópicos podem influenciar a biodiversidade.

Dentre os diversos grupos de animais encontrados na Mata Atlântica, a classe dos anfíbios se destaca pela sua alta riqueza no bioma, o qual possui 50% de todas as espécies presentes no Brasil, sendo quase exclusivamente espécies de anuros (Rossa-Feres et al. 2017). Estes animais desempenham diversos papéis nos serviços ecossistêmicos importantes para a manutenção da biodiversidade, na dinâmica das teias tróficas e no fluxo de energia nos ambientes aquáticos e terrestres, influenciando no ciclo de nutrientes, no controle das populações de invertebrados e na decomposição de serapilheira, podendo até mesmo mudar a estrutura do habitat em função de seus comportamentos de forrageamento (Flecker et al. 1999, Ranvestel et al. 2004, Whiles et al. 2006). Adicionalmente os anuros são como boticários naturais de diversas substâncias importantes para os estudos científicos e para a elaboração de produtos farmacêuticos (Barbosa et al. 2021). Por outro lado, esses animais possuem alta adaptação morfológica e fisiológica ao ambiente, sendo dependentes de corpos d'água, de diferentes níveis de estratificação e também da composição de solo, principalmente nos momentos da reprodução (Álvarez-Grzybowska et al. 2020, Zabala-Forero & Urbina-Cardona 2021). Diante disso, devido às pressões antrópicas, como a fragmentação de florestas e a inserção de espécies exóticas invasoras, os anuros se tornaram o grupo mais ameaçado à

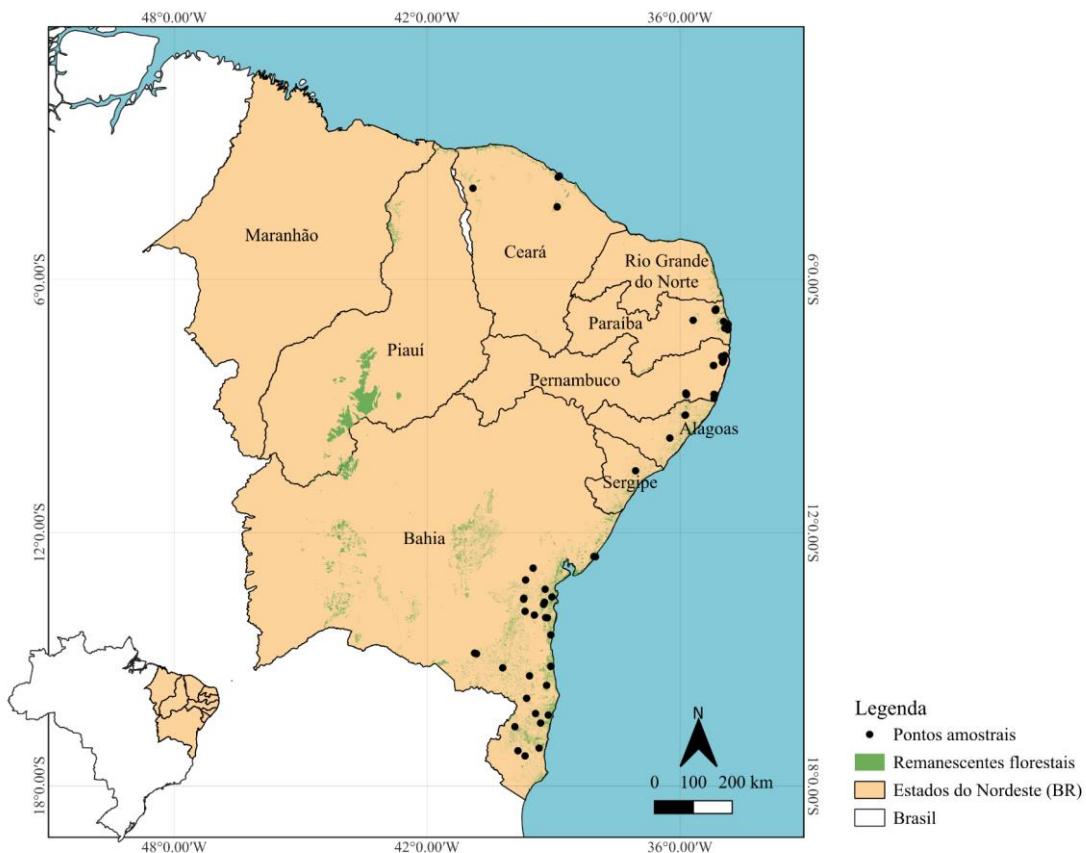
extinção dentre os vertebrados (Stuart et al. 2004, Lips et al. 2005, Wake & Vredenburg 2008, Collins & Crump 2009, Hayes et al. 2010, Hoffmann et al. 2010, Luedtke et al. 2023). Dessa forma, o declínio dos anuros pode desencadear efeitos de instabilidade nos ecossistemas e uma grande perda de potenciais produtos biotecnológicos (Menéndez-Guerrero et al. 2020).

Diante deste cenário, é urgente a realização de pesquisas que busquem revelar os processos que moldam as comunidades de anfíbios sob perturbações e relacionam as consequências destas alterações do habitat e da perda da biodiversidade ao funcionamento do ecossistema, o que pode ser alcançado usando abordagens funcionais baseadas em atributos das espécies (Cadotte et al. 2011, Mouillot et al. 2013). Tais avaliações podem ajudar a entender os efeitos de diferentes fatores no funcionamento do ecossistema, o que é importante para aplicar medidas de conservação efetivas antes do declínio grave das populações e das espécies no nível da paisagem (Edwards et al. 2014). Nesse âmbito, o objetivo desta pesquisa foi quantificar a diversidade funcional dos anfíbios anuros a partir de traços ecológicos clássicos (morfológicos, de uso do habitat e reprodutivos) e analisar como os fatores ambientais, processos históricos e antrópicos (fragmentação florestal) têm afetado os padrões das diferentes dimensões da diversidade funcional dos anuros da Mata Atlântica, no Nordeste do Brasil.

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Área de estudo

A área de estudo compreende a região de ocorrência das formações florestais nativas e ecossistemas associados ao *hotspot* de Biodiversidade do Bioma da Mata Atlântica (Myers et al. 2000) na região Nordeste do Brasil, abrangendo oito estados, localizados de Sul para Norte: Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará e Piauí (Fig. 1).



**Figura 1.** Localização da área de estudo, que compreende a totalidade da cobertura da Mata Atlântica no nordeste brasileiro. Distribuição dos pontos amostrais das comunidades de anfíbios anuros dos remanescentes florestais de Mata Atlântica da área de estudo (Sistema de Coordenadas Geográficas, Datum WGS-84).

## 2.2 Coleta de dados e delineamento do estudo

O arquivo vetorial (*shapefile*) dos fragmentos florestais de toda cobertura da área de estudo foi obtido a partir da versão atual do Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica, o qual incluiu todas as fitofisionomias do bioma disponibilizadas na plataforma (Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila Aberta, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Formações pioneiras) produzido pela fundação SOS Mata Atlântica e o INPE (SOS Mata Atlântica & INPE 2016).

A coleta de dados das assembleias de espécies de anuros para o presente estudo foi realizada a partir do trabalho de Vancine et al. (2018). Esta base de dados apresenta informações recompiladas na literatura acerca dos inventários de anfíbios no Bioma da Mata Atlântica da América do Sul. Dessa forma, as seguintes informações foram obtidas para este trabalho: coordenada geográfica UTM (latitude e longitude) dos sítios amostrais (*id*), meses de esforço amostral, nome do local e o nome dos táxons de anuros registrados nos levantamentos. Nesta

pesquisa foram selecionados apenas os levantamentos com um esforço amostral de no mínimo seis meses.

Foram identificados e analisados os remanescentes florestais que apresentaram um ou mais pontos amostrais no seu interior ou no seu entorno (próximo a borda do fragmento), totalizando 86 pontos de amostragem, distribuídos em 50 fragmentos de Mata Atlântica dentro da área estudada (Fig. 1).

### **2.3 Dados dos atributos funcionais das espécies**

Os atributos funcionais utilizados para caracterizar a diversidade funcional das assembleias de anuros foram obtidas a partir do descritor de dados sobre traços de anfíbios AmphiBIO (Oliveira et al. 2017), que apresenta um banco de dados abrangente de características para anfíbios em todo o mundo. Foram utilizados três traços funcionais: (1) tamanho do corpo (traço contínuo); (2) características de reprodução (traço categórico); e (3) uso geral do habitat (traço categórico) (Tab. 1).

**Tabela 1.** Traços funcionais usados para descrever a diversidade funcional de assembleias de anuros da Mata Atlântica, no Nordeste brasileiro.

<b>Tipo de traço</b>	<b>Traço</b>	<b>Categoria do traço</b>	<b>Valores</b>	<b>Unidades/ categorias</b>
<b>Morfológico</b>	comprimento do corpo (comprimento do focinho à cloaca-SVL)	Contínuo		milímetros
<b>Reprodutivo</b>	Estratégia de reprodução (Se a espécie se reproduz via desenvolvimento direto, larval ou vivípara)	categórico	3 categorias	Direto, larval, vivípara.
<b>Relacionado ao habitat</b>	Habitat (Classificação geral do estrato de forrageamento vertical)	categórico	4 categorias	Fossal, terrestre, aquático e arborícola.

Várias razões podem justificar a escolha desses traços específicos dos anuros. Primeiro, porque dentre as características fenotípicas dos organismos o tamanho corporal tem sido o mais estudado (Gaston et al. 2008), também especificamente com anuros (Thuiller et al. 2015, Tsianou & Kallimanis 2016, 2019, Campos et al. 2017, Pereyra et al. 2018, Almeida-Gomes et al. 2019, Lourenço-de-Moraes et al. 2019, Ochoa-Ochoa et al. 2019, Oliveira et al. 2020, Jiménez-Vargas et al. 2021, Tsianou et al. 2021), uma vez que tende a ser a medida mais facilmente obtida, além de ser um atributo associado à quantidade e ao tamanho dos recursos

consumidos, à taxa de crescimento do organismo, à expectativa de vida, ao número de ovos por ninhada, entre outros (Brown 1995, Jiménez-Vargas et al. 2021). Segundo, porque a estratégia de reprodução reúne informações sobre o modo de desenvolvimento das espécies de anuros, se a espécie se reproduz via desenvolvimento direto, larval ou vivípara. De modo geral, essas características representam de forma implícita a relação organismo-ambiente, as quais podem explicar como os organismos respondem individualmente às variações ambientais (Lavorel & Garnier 2002, Viole et al. 2007), e, portanto, resumem a história de vida desses organismos. Adicionalmente, a Mata Atlântica brasileira é apontada como o bioma que abriga a maior diversidade de estratégias reprodutivas de rãs em todo o mundo (Haddad & Prado 2005). Por fim, a informação do hábito (fossal, terrestre, aquático e arborícola) apresentado pelas espécies serve como um descritor da classificação geral do estrato de forrageamento vertical da anurofauna.

Dessa forma, diante das várias funções ecossistêmicas desempenhadas pelos anuros, as três características (morfológica, reprodutiva e de uso do habitat) aqui selecionadas podem, em conjunto, retratar de que forma os recursos disponíveis no ambiente estão sendo utilizados em diferentes dimensões pelas assembleias de espécies de anfíbios anuros presentes nos fragmentos de Mata Atlântica, no Nordeste do Brasil.

## ***2.4 Quantificando a diversidade funcional***

No presente trabalho foram utilizados três índices para medir diferentes dimensões da diversidade funcional das comunidades de anuros: (i) riqueza funcional (FRic), (ii) divergência funcional (FDiv) e (iii) uniformidade funcional (FEve). A FRic, com base no conceito de envoltório convexo, representa o volume do espaço de características funcionais ocupado pelas espécies da comunidade, caracterizando a quantidade de traços na comunidade; a FDiv reflete a distância média das espécies em relação ao centroide do espaço funcional, caracterizando quão diferentes são as espécies na comunidade; e a FEve mede quão uniforme as espécies estão distribuídas ao longo desse volume do espaço funcional, representando quão variáveis são as espécies nas comunidades (Mason et al. 2005, Villéger et al. 2008, Schmera et al. 2023). Esses três índices, por serem complementares, devem ser avaliados de forma independente para determinar uma relação específica com os fatores ambientais e funções ecossistêmicas (Mouchet et al. 2010). Os índices foram quantificados com o pacote ‘FD’ calculados pela função dbFD (Laliberté & Legendre 2010), no software R (R Core Team, 2025).

## **2.5 Caracterização ambiental e da estabilidade climática histórica**

Foram selecionadas quatro variáveis climáticas que podem influenciar na diversidade funcional das comunidades, obtidas a partir do banco de dados WorldClim (Fick & Hijmans 2017): temperatura média anual (Bio1), sazonalidade da temperatura (Bio4), precipitação anual (Bio12) e sazonalidade da precipitação (Bio15). Adicionalmente, foi coletada a altura de dossel dos fragmentos, permitindo-nos caracterizar a heterogeneidade dos habitats (Gouveia et al. 2014). A altura do dossel foi obtida a partir do banco de imagens da NASA, com dados mensais de resolução de 1 km (link: <https://go.nasa.gov/2QyI4hd>). Por último foi caracterizada a estabilidade climática dos ambientes no tempo histórico. Para isto obtivemos a métrica de estabilidade dos biomas proporcionada por Costa et al. (2018). Essa métrica quantifica quantas vezes o bioma de uma localidade tem mudado dentro do espaço geográfico nos últimos 25 mil anos.

## **2.6 Caracterização da paisagem**

Foram obtidas três métricas associadas com a fragmentação da paisagem, a área, a forma e o isolamento dos fragmentos de habitat (Metzger 2006b, Morais & Carvalho 2013, Turner & Gardner 2015). A métrica da área corresponde ao tamanho dos fragmentos, em hectares (ha), obtidos diretamente do software ArcGIS (ESRI, 2014), por meio da ferramenta *CalculateGeometry* da tabela de atributos da camada dos remanescentes florestais. Assim, foi possível obter a área de cada fragmento de interesse. Este parâmetro representa uma forma para entender ecologicamente estes remanescentes sob a ótica do modelo de biogeografia de ilhas de MacArthur & Wilson (1967). A métrica da forma de um habitat reflete sobre a sua capacidade em sustentar espécies, já que se relaciona diretamente à influência do ambiente do entorno sobre este habitat, chamado efeito de borda. Dessa forma, quanto mais circular é a forma dos fragmentos florestais, maior será sua proporção de área núcleo em relação a sua borda, resultando numa menor porção de floresta sob a ação do efeito de borda (Porensky & Young 2013). Em contraste, fragmentos mais alongados serão mais suscetíveis a fatores microclimáticos, como aumento dos ventos, maior radiação solar e menor umidade, o que pode resultar em mudanças na abundância, distribuição e interação das espécies (Didham & Lawton 1999, Gascon et al. 2000, Fahrig 2003, Kollmann & Buschor 2003, Redding et al. 2003, Tabarelli et al. 2010, Laurance et al. 2011, Pütz et al. 2011). Sendo assim, foi calculado o índice de circularidade (IC) dos fragmentos através da seguinte fórmula de Chaturvedi (1926):

$$IC = (40000 \times \pi \times A) / P^2$$

Sendo que,

$\pi = 3.14$ ;

$A$  = área do fragmento em hectare (ha);

$P$  = perímetro do fragmento em metros (m).

Desse modo, quanto mais próximo de 1 são os valores de IC mais circulares são os fragmentos e à medida que o índice se distancia desse valor, tem-se um fragmento alongado (Greggio et al. 2009).

Por último, o isolamento entre as manchas de habitats fragmentados dentro de um sistema ecológico tem implicações sobre a distribuição da biota e, principalmente, na manutenção do fluxo gênico, o que traz consequências sobre a diversidade, no caso específico desta pesquisa, acerca da diversidade funcional. Para a obtenção desta métrica foram calculadas, de forma automática a partir da ferramenta *Proximity* do aplicativo ArcGIS (ESRI, 2014), todas as distâncias, dentro de um raio de 50 quilômetros, entre o centroide de cada fragmento de interesse, os quais possuem sítios amostrais, e os do seu entorno, através do algoritmo: *AnalysisTools → Proximity → PointDistance*.

As métricas de paisagem foram quantificadas para cada um dos fragmentos isoladamente (Lang & Blaschke 2023). Estas análises foram realizadas com auxílio do software ArcGIS 10.2.1 (ESRI, 2014).

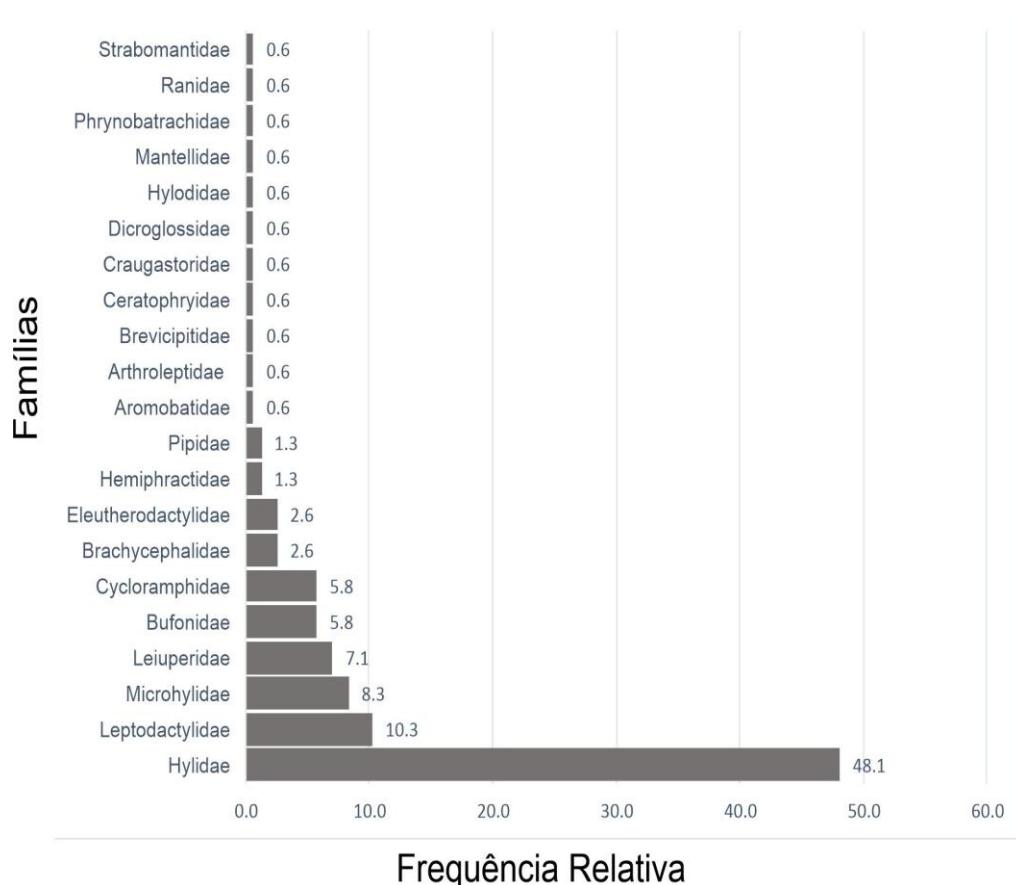
## 2.7 Análise dos dados

Para avaliar nossa hipótese ambiental (Bio1, Bio4, Bio12, Bio15 e dossel), histórica (estabilidade climática) e antrópica (circularidade, área e isolamento) sobre a FRic, FDiv e FEve, utilizamos um modelo de Mínimos Quadrados Generalizados (GLS), incorporando as coordenadas geográficas na estrutura do modelo para controlar a autocorrelação espacial. Todas variáveis apresentaram uma correlação  $r < 0.7$ , evitando assim a autocolinearidade nos modelos (Tab. S1). Todas as análises estatísticas foram realizadas com utilização do pacote nmle (Pinheiro et al., 2025) no software R (R Core Team, 2025).

### 3. Resultados

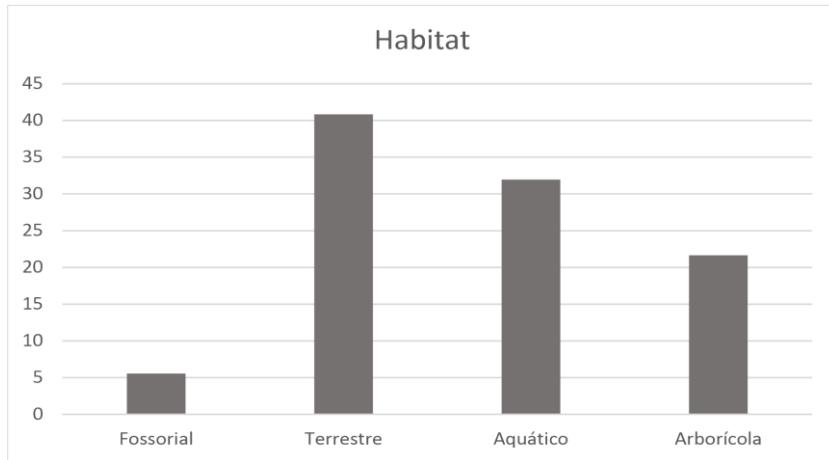
Foram contabilizadas 156 espécies de anuros pertencentes a 21 famílias (Fig. 2) e 49 gêneros, nos 86 pontos de amostragem dos levantamentos selecionados, o que corresponde a cerca de 29.09% das espécies de anuros conhecidas para o Bioma Mata Atlântica e 2.08% da diversidade de anuros descritas ao redor do mundo.

Neste estudo foram obtidos 50 fragmentos de interesse ao longo de todo o Bioma da Mata Atlântica nordestina, que compõem uma área aproximada de 574.800 ha (cerca de 5.748 km<sup>2</sup>). O tamanho dos fragmentos de Mata Atlântica variou entre 8.45-421103.6 ha, com média de  $10644.69 \pm 57184.54$  ha. Os índices de circularidade dos fragmentos variaram entre 0.005-0.76, com média de  $0.19 \pm 0.19$ , indicando que os fragmentos não são circulares, prevalecendo o formato alongado e recortado.

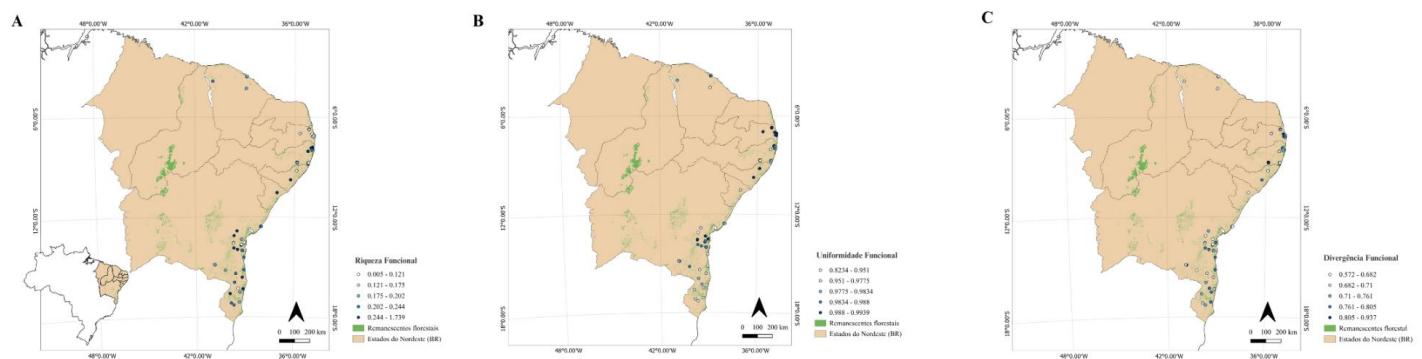


**Figura 2.** Representatividade das famílias no estudo. Frequência relativa das famílias com base no total de 86 pontos amostrais.

Do total de espécies amostradas 40.8% foram terrestres, 31.9% aquáticas, 21.6% (Fig. 3).



**Figura 3.** Porcentagem das diferentes categorias de uso de habitat.



**Figura 4.** Distribuição dos pontos amostrais de acordo com os índices, a intensidade de cor nos pontos indica a variação nos valores dos índices. (A) variação da riqueza funcional (FRic) ao longo dos pontos amostrais. (B) variação da uniformidade funcional (FEve) ao longo dos pontos amostrais. (C) variação da divergência funcional (FDiv) ao longo dos pontos amostrais.

Para os resultados do índice de riqueza funcional (FRic) dos pontos amostrais, fragmentos próximos tenderam a apresentar valores parecidos. Os valores dos pontos amostrais altos em Pernambuco, baixos na Paraíba e intermediários no Ceará, exemplificam essa afirmação. Sergipe, por possuir apenas um ponto amostral não pode ser comparado internamente, porém o valor de riqueza funcional desse fragmento é alto e se assemelha ao do ponto mais próximo deste, em Alagoas. Por outro lado, Bahia e Alagoas não mostraram nenhum tipo de padrão entre seus pontos amostrais (Fig. 4A). Para a uniformidade funcional (FEve), os valores mais altos se concentraram nos pontos amostrais da Paraíba, mostrando uma relação inversa aos de FRic, e os mais baixos no sul da Bahia. Apesar da proximidade relativa, Alagoas apresentou valores mais altos enquanto Sergipe apresentou valores mais baixos, de forma similar aos pontos amostrais próximos dentre os remanescentes em Pernambuco e do Ceará (Fig. 4B). A divergência funcional (FDiv) foi a mais heterogênea entre os três parâmetros, apresentando homogeneidade apenas no estado do Ceará, com valores baixos. Bahia, Sergipe e

Alagoas apresentaram valores médios e baixos, enquanto que Paraíba e Pernambuco foram os únicos estados que apresentaram pontos com alta divergência funcional (Fig. 4C).

Nossos resultados evidenciaram que as variáveis ambientais, históricas e antropogênicas impactaram significativamente as métricas de FDiv e FEve. Entretanto não encontramos efeitos significativos na FRic (Tabela 3). A FDiv mostrou relação positiva com a instabilidade histórica ( $b = 0.0176$ ,  $p < 0.05$ ) e negativa com a circularidade ( $b = -0.0216$ ,  $p < 0.05$ ), indicando que ambientes mais instáveis e menos circulares apresentam maiores FDiv. Por outro lado, ambientes com maiores precipitações apresentaram uma maior FEve ( $b = 0.0127$ ,  $p < 0.05$ ) (Tab. 2).

**Tabela 2.** Modelos de regressão GLS entre a variável resposta com as variáveis preditoras. FRic: riqueza funcional; FEve: uniformidade funcional; FDiv: divergência funcional; Bio1: temperatura média anual; Bio4: sazonalidade da temperatura; Bio12: precipitação anual; Bio15: sazonalidade da precipitação; Área: tamanho do fragmento (ha); Isolamento: distâncias médias entre o centroide dos fragmentos (m); Circularidade: índice de circularidade.; b: inclinação da regressão (slope). Valor em negrito  $p < 0.05$ .

Hipótese	Resposta	Preditor	b	df	Valor de p
<b>Ambiental</b>	FRic	Bio1	-0.0010	80	0.9860
		Bio4	-0.0508	80	0.5227
		Bio12	-0.0673	80	0.3029
		Bio15	-0.0780	80	0.2950
		Dossel	0.0003	80	0.9505
<b>Histórica</b>	FRic	Instabilidade	0.0261	84	0.5034
		Área	-0.0345	82	0.4346
<b>Antropogênica</b>	FRic	Isolamento	0.0026	82	0.9505
		Circularidade	-0.0557	82	0.1407
<b>Ambiental</b>	FEve	Bio1	0.0056	80	0.2384
		Bio4	0.0078	80	0.3210
		Bio12	0.0127	80	<b>0.0345</b>
		Bio15	0.0073	80	0.3090
		Dossel	-0.00075	80	0.1181
<b>Histórica</b>	FEve	Instabilidade	-0.0061	84	0.1133
		Área	0.0035	82	0.4479
<b>Antropogênica</b>	FEve	Isolamento	-0.0082	82	0.0859
		Circularidade	0.0037	82	0.3568
<b>Ambiental</b>	FDiv	Bio1	-0.0070	80	0.5285
		Bio4	-0.0017	80	0.9249
		Bio12	-0.0049	80	0.7278
		Bio15	-0.0096	80	0.5639
		Dossel	-0.0015	80	0.1652
<b>Histórica</b>	FDiv	Instabilidade	0.0176	84	<b>0.0400</b>
		Área	-0.0017	82	0.8605
<b>Antropogênica</b>	FDiv	Isolamento	0.0078	82	0.4450
		Circularidade	-0.0216	82	<b>0.0137</b>

#### **4. Discussão**

Nossos resultados demonstram que fatores ecológicos, históricos e antrópicos parecem moldar as diferentes dimensões da diversidade funcional dos anuros na Mata Atlântica no Nordeste. Por um lado, a FDiv está predominantemente associada com a instabilidade ambiental histórica e os impactos antrópicos (circularidade dos fragmentos), evidenciando que as perturbações afetam o quanto diferentes são os traços funcionais nas comunidades. Por outro lado, FEve mostrou associação com fatores climáticos como a precipitação, apontando que ambientes com maiores precipitações apresentam comunidades com maior uniformidade dos traços. Entretanto, a FRiq não se mostrou relacionada com fatores ambientais, históricos ou antrópicos, indicando que um número similar de funções é encontrado em fragmentos com diferentes condições ecológicas e evolutivas.

Dentro dos biomas da América do Sul, a região compreendida pela Mata Atlântica foi uma das regiões mais instáveis climaticamente, tendo mudado recorrentemente de bioma ao longo dos últimos 20 mil anos (Costa et al. 2018). A FDiv reflete a distância média das espécies ao centroide do espaço funcional, ou seja, quanto mais afasta-se de zero, indica que as espécies apresentam maior grau de diferenciação de nicho, e portanto, competem menos por recursos (Mason et al. 2005). Estes resultados contrapõem a expectativa de que ambientes mais instáveis ao longo do tempo geológico favorecem espécies generalistas (Dynesius & Jansson 2000). Uma explicação possível para esse resultado é que altos níveis de instabilidade climática podem ocasionar maiores taxas de especiação ao promover a fragmentação das áreas e facilitar a renovação das espécies (Morales-Barbero et al. 2021). Essas mesmas áreas, onde o clima muda rapidamente, podem gerar diferentes pressões seletivas ao longo do tempo, selecionando organismos com características diferentes, capazes de se adaptar aos ambientes (Barreto et al. 2021). Sendo assim, regiões altamente instáveis parecem ter permitido o surgimento e acúmulo de novas espécies com características funcionais diferentes ao longo do tempo.

Nesse mesmo sentido, a FDiv mostrou que fragmentos menos circulares estão associados a comunidades com maiores divergências funcionais. Diversos estudos têm apontado que a FDiv pode aumentar nas áreas mais heterogêneas ou nas regiões das bordas de fragmentos remanescentes (Magnago et al. 2014, Sfair et al. 2016, Lee & Martin 2017). Sendo assim, o aumento da FDiv dos anuros nos fragmentos menos circulares pode indicar a perda de espécies funcionalmente similares devido aos distúrbios nas bordas dos remanescentes (Mouchet et al. 2010). Desse modo, os fragmentos menos circulares apresentaram espécies menos redundantes, possuindo um maior risco de extinção funcional. Estudos prévios já têm

apontado que a conversão de habitat e o manejo agrícola causam profundas alterações na comunidade de anuros, incluindo a perda dramática de diversidade de espécie, e aumento da divergência funcional (Piha 2006, Piha et al. 2007, Ribeiro et al. 2017, 2017, Moreira et al. 2020). Desse modo, a divergência funcional ou especialização podem servir como sinais de alerta precoce de declínio (Villéger et al. 2010).

O nosso estudo mostrou que a precipitação é um preditor ambiental significativo da FEve, refletindo que nos ambientes com maior precipitação as distâncias funcionais entre as espécies são mais equitativas. Este padrão está associado com a distribuição e uso dos recursos no ambiente. Assim, uma alta FEve em regiões com alta precipitação indica que os recursos nestas regiões estão uniformemente distribuídos e estes estão acessíveis de forma igual para as diferentes espécies (Mason et al. 2005). Áreas com maior precipitação proporcionam uma ampla gama de opções de locais de forrageamento, uma maior disponibilidade de recursos alimentares e de locais de desova (Vasconcelos et al. 2010, Ficetola & Maiorano 2016). Em nosso estudo, a maioria das espécies de anuros são terrestres (40.8%), e muitas delas compartilham o mesmo modo reprodutivo (ovos e girinos exotróficos em água lêntica). Dessa forma, a provável explicação para a coocorrência dessas espécies é a maior disponibilidade de sítios de oviposição em áreas com maior precipitação. Estes resultados são complementares a estudos anteriores, onde se observou que as funções das comunidades de anfíbios são mais uniformemente distribuídas em áreas com baixa sazonalidade de precipitação (Ochoa-Ochoa et al. 2019, Tsianou & Kallimanis 2020). Por outro lado, os locais com maior FEve são considerados mais estáveis, dado que apresentam uma forte redundância das funções ecológicas, sendo menos vulneráveis a impactos antrópicos (Mouchet et al. 2010, Villéger et al. 2010, Gerisch et al. 2012). Portanto, as regiões da Mata Atlântica com maior precipitação parecem apresentar comunidades de anuros mais redundantes, refletindo a estabilidade e resiliência destes fragmentos.

Neste trabalho, não encontramos evidências de que fatores ambientais, antrópicos e históricos afetam a FRic das assembleias de anuros da Mata Atlântica, ou seja, esses agentes parecem não alterar o volume do espaço funcional ocupado pelas espécies dentro das comunidades. Resultados similares foram observados em estudos de diversidade funcional na Mata Atlântica (Magnago et al. 2014, Anunciação et al. 2023). Uma possível explicação para a manutenção da FRic é que fragmentos menores e isolados apresentam uma menor riqueza composta por táxons com características funcionais díspares e manchas maiores apresentam um maior número de espécies, mas com uma maior redundância funcional.

Em suma, essa pesquisa revela que tanto os fatores ambientais, como os processos históricos e antropogênicos estão associados com diferentes facetas da diversidade funcional dos anuros da Mata Atlântica. Tendo em vista a ameaça crítica que esses animais enfrentam e as consequências ecossistêmicas e sociais da perda da sua diversidade, é essencial que as ações voltadas à conservação do grupo levem em consideração, também, a manutenção da diversidade funcional. Para isso, é importante, em primeiro lugar, a proteção dos fragmentos florestais existentes, pois mesmo em fragmentos pequenos, antropizados e com menor precipitação é possível encontrar uma alta riqueza funcional. Em segundo lugar, é importante monitorar fragmentos mais instáveis, como aqueles com alta variação climática histórica e com maior efeito de borda, pois essas áreas apresentam maior divergência funcional, e, portanto, menor redundância de funções, podendo ser mais vulneráveis a perturbações e invasões biológicas, e podem já estar em declínio (Mason et al. 2005). Por fim, ainda que fragmentos com alta precipitação representem atualmente uma menor preocupação em termos de conservação por possuírem alta redundância funcional e consequentemente uma alta resiliência frente a distúrbios (Villéger et al. 2010), é necessário levar em consideração as mudanças nos regimes de chuva que podem ocorrer com as mudanças climáticas (Vale et al. 2021, McLaughlin et al. 2025), aumentando o risco nessas comunidades.

## 5. Referências

- Almeida-Gomes M, Vieira MV, Rocha CFD & Melo AS. 2019. Habitat amount drives the functional diversity and nestedness of anuran communities in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica* 51: 874–884.
- Álvarez-Grzybowska E, Urbina-Cardona N, Córdova-Tapia F & García A. 2020. Amphibian communities in two contrasting ecosystems: functional diversity and environmental filters. *Biodivers Conserv* 29: 2457–2485.
- Anunciação PR, Ernst R, Martello F, Vancine MH, Carvalho LMTD & Ribeiro MC. 2023. Climate-driven loss of taxonomic and functional richness in Brazilian Atlantic Forest anurans. *Perspectives in Ecology and Conservation* 21: 274–285.
- Arruda Almeida BD, Green AJ, Sebastián-González E & Dos Anjos L. 2018. Comparing species richness, functional diversity and functional composition of waterbird communities along environmental gradients in the neotropics DE BOER WF (Ed.). *PLoS ONE* 13: e0200959.
- Barbosa EA et al. 2021. The peptide secreted at the water to land transition in a model amphibian has antioxidant effects. *Proc R Soc B* 288: 20211531.
- Barreto E, Rangel TF, Pellissier L & Graham CH. 2021. Area, isolation and climate explain the diversity of mammals on islands worldwide. *Proc R Soc B* 288: 20211879.

Bełcik M, Lenda M, Amano T & Skórka P. 2020. Different response of the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of birds to forest fragmentation. *Sci Rep* 10: 20320.

Brown JH. 1995. *Macroecology*, Chicago: University of Chicago Press, 269 p.

Byamungu RM, Schleuning M, Ferger SW, Helbig-Bonitz M, Hemp A, Neu A, Vogeler A, Böhning-Gaese K, Tschapka M & Albrecht J. 2021. Abiotic and biotic drivers of functional diversity and functional composition of bird and bat assemblages along a tropical elevation gradient HUGHES A (Ed.). *Diversity and Distributions* 27: 2344–2356.

Cabral D de C & Bustamante AG, eds. 2016. *Metamorfozes florestais: culturas, ecologias e as transformações históricas da Mata Atlântica*, 1<sup>a</sup> edição ed., Curitiba, PR: Editora Prismas, 458 p.

Cadotte MW, Carscadden K & Mirochnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.

Campos FS, Lourenço-de-Moraes R, Llorente GA & Solé M. 2017. Cost-effective conservation of amphibian ecology and evolution. *Sci Adv* 3: e1602929.

Cavarzere V & Silveira LF. 2012. Bird species diversity in the Atlantic Forest of Brazil is not explained by the Mid-domain Effect. *Zoologia* (Curitiba) 29: 285–292.

Collins JP & Crump ML. 2009. *Extinction In Our Times: Global Amphibian Decline*, Oxford University PressNew York, NY.

Colzani E, Siqueira T, Suriano MT & Roque FO. 2013. Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic Forest. *Biotropica* 45: 343–350.

Correia I, Rosário Do Nascimento E & Gouveia SF. 2020. Effects of climate and land-use gradients on avian phylogenetic and functional diversity in a tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 173: 104024.

Costa GC, Hampe A, Ledru M, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB, Werneck FP, Moritz C & Carnaval AC. 2018. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecol Biogeogr* 27: 285–297.

Cowling RM, Esler KJ, Midgley GF & Honig MA. 1994. Plant functional diversity, species diversity and climate in arid and semi-arid southern Africa. *Journal of Arid Environments* 27: 141–158.

Didham RK & Lawton JH. 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments<sup>1</sup>. *Biotropica* 31: 17–30.

Díaz S & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.

Dynesius M & Jansson R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 9115–9120.

- Edwards DP, Tobias JA, Sheil D, Meijaard E & Laurance WF. 2014. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 511–520.
- Ernst R, Linsenmair KE & Rödel M-O. 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133: 143–155.
- Fahrig L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 487–515.
- Ficetola GF & Maiorano L. 2016. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia* 181: 683–693.
- Fick SE & Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Intl Journal of Climatology* 37: 4302–4315.
- Flecker AS, Feifarek BP & Taylor BW. 1999. Ecosystem Engineering by a Tropical Tadpole: Density-Dependent Effects on Habitat Structure and Larval Growth Rates. *Copeia* 1999: 495.
- Gascon C, Williamson GB & Da Fonseca GAB. 2000. Receding Forest Edges and Vanishing Reserves. *Science* 288: 1356–1358.
- Gaston KJ, Chown SL & Evans KL. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35: 483–500.
- Gaston KJ & Spicer JI. 2012. Biodiversity: an introduction, 2. ed. [repr.] ed., Malden, Mass.: Blackwell Publ, 191 p.
- Gerisch M, Agostinelli V, Henle K & Dzioc F. 2012. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos* 121: 508–515.
- Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M & Bruna EM. 2007. Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape CHAVE J (Ed.). *PLoS ONE* 2: e908.
- Gouveia SF, Villalobos F, Dobrovolski R, Beltrão-Mendes R & Ferrari SF. 2014. Forest structure drives global diversity of primates JONES J (Ed.). *Journal of Animal Ecology* 83: 1523–1530.
- Greggio TC, Pissarra TCT & Rodrigues FM. 2009. Avaliação dos fragmentos florestais do município de Jaboticabal-SP. *Rev Árvore* 33: 117–124.
- Haddad CFB & Prado CPA. 2005. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55: 207.
- Hayes TB, Falso P, Gallipeau S & Stice M. 2010. The cause of global amphibian declines: a developmental endocrinologist's perspective. *Journal of Experimental Biology* 213: 921–933.
- Hepp LU, Milesi SV, Picolotto RC, Decian VS, Restello RM, Huiñocana JS & Albertoni EF. 2023. Agriculture affects functional diversity of aquatic insects in Subtropical Atlantic Forest streams. *Acta Limnol Bras* 35: e31.

- Hoffmann M et al. 2010. The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science* 330: 1503–1509.
- Jiménez-Vargas GM, Atehortua-Vallejo MA, Arcila-Pérez LF, Carvajal-Castro JD & Vargas-Salinas F. 2021. Does abiotic noise promote segregation of functional diversity in Neotropical anuran assemblages? *Biological Journal of the Linnean Society* 132: 847–860.
- Kollmann J & Buschor M. 2003. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology* 164: 249–261.
- Laliberté E & Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Lang, S. & Blaschke, T. 2023. Análise Da Paisagem Com Sig, Oficina de Textos.
- Laurance WF, Camargo JLC, Luizão RCC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC, Bruce Williamson G, Benítez-Malvido J, Vasconcelos HL, Van Houtan KS, Zartman CE, Boyle SA, Didham RK, Andrade A & Lovejoy TE. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144: 56–67.
- Lavorel S & Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Leão TCC, Reinhardt JR, Nic Lughadha E & Reich PB. 2021. Projected impacts of climate and land use changes on the habitat of Atlantic Forest plants in Brazil GUISAN A (Ed.). *Global Ecol Biogeogr* 30: 2016–2028.
- Lee M-B & Martin JA. 2017. Avian Species and Functional Diversity in Agricultural Landscapes: Does Landscape Heterogeneity Matter? GREEN AJ (Ed.). *PLoS ONE* 12: e0170540.
- Lescano JN, Miloch D & Leynaud GC. 2018. Functional traits reveal environmental constraints on amphibian community assembly in a subtropical dry forest. *Austral Ecology* 43: 623–634.
- Liang C, Liu J, Pan B, Wang N, Yang J, Yang G & Feng G. 2020. Precipitation is the dominant driver for bird species richness, phylogenetic and functional structure in university campuses in northern China. *Avian Res* 11: 26.
- Lips KR, Burrowes PA, Mendelson JR & Parra-Olea G. 2005. Amphibian Population Declines in Latin America: A Synthesis<sup>1</sup>. *Biotropica* 37: 222–226.
- Lourenço-de-Moraes R, Campos FS, Ferreira RB, Solé M, Beard KH & Bastos RP. 2019. Back to the future: conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. *Biodivers Conserv* 28: 1049–1073.
- Luedtke JA et al. 2023. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature* 622: 308–314.
- MacArthur RH & Wilson EO. 1967. The theory of island biogeography, 2. print ed., Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 203 p.

- Magnago LFS, Edwards DP, Edwards FA, Magrach A, Martins SV & Laurance WF. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests BELLINGHAM P (Ed.). *Journal of Ecology* 102: 475–485.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG & Wilson JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Matuoka MA, Benchimol M, Almeida-Rocha JMD & Morante-Filho JC. 2020. Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. *Ecological Indicators* 116: 106471.
- McLaughlin CM, Hinshaw C, Sandoval-Arango S, Zavala-Paez M & Hamilton JA. 2025. Redlisting genetics: towards inclusion of genetic data in IUCN Red List assessments. *Conserv Genet*.
- Menéndez-Guerrero PA, Davies TJ & Green DM. 2020. Extinctions of Threatened Frogs may Impact Ecosystems in a Global Hotspot of Anuran Diversity. *Herpetologica* 76: 121.
- Morais RP & Carvalho TMD. 2013. Cobertura da terra e parâmetros da paisagem no município de Caracaraí -Roraima. *Rev Geog Acadêmica* 7: 46.
- Morales-Barbero J, Gouveia SF & Martinez PA. 2021. Historical climatic instability predicts the inverse latitudinal pattern in speciation rate of modern mammalian biota. *J of Evolutionary Biology* 34: 339–351.
- Moreira LFB, De Castilhos HZ & Castroviejo-Fisher S. 2020. Something is not quite right: Effects of two land uses on anuran diversity in subtropical grasslands. *Biotropica* 52: 1286–1297.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH & Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH & Bellwood DR. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167–177.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Ochoa-Ochoa LM, Mejía-Domínguez NR, Velasco JA, Marske KA & Rahbek C. 2019. Amphibian functional diversity is related to high annual precipitation and low precipitation seasonality in the New World SCHRODT F (Ed.). *Global Ecol Biogeogr* 28: 1219–1229.
- Oliveira BF, São-Pedro VA, Santos-Barrera G, Penone C & Costa GC. 2017. AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. *Sci Data* 4: 170123.
- Oliveira BF, Scheffers BR & Costa GC. 2020. Decoupled erosion of amphibians' phylogenetic and functional diversity due to extinction ORDONEZ A (Ed.). *Global Ecol Biogeogr* 29: 309–319.

- Oliveira HS, Gouveia SF, Ruiz-Esparza J & Ferrari SF. 2020. Fragment size and the disassembling of local bird communities in the Atlantic Forest: A taxonomic and functional approach. *Perspectives in Ecology and Conservation* 18: 304–312.
- Ordonez A & Svenning J. 2015. Geographic patterns in functional diversity deficits are linked to glacial-interglacial climate stability and accessibility. *Global Ecology and Biogeography* 24: 826–837.
- Ordonez A & Svenning J. 2016. Strong paleoclimatic legacies in current plant functional diversity patterns across Europe. *Ecology and Evolution* 6: 3405–3416.
- Ordonez A & Svenning J-C. 2017. Consistent role of Quaternary climate change in shaping current plant functional diversity patterns across European plant orders. *Sci Rep* 7: 42988.
- Pereyra LC, Akmentins MS, Vaira M & Moreno CE. 2018. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation* 21: 396–404.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Piha H. 2006. Impacts of agriculture on amphibians at multiple scales, Helsinki: Henna Piha.
- Piha H, Luoto M, Piha M & Merilä J. 2007. Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. *Global Change Biology* 13: 300–311.
- Porensky LM & Young TP. 2013. Edge-Effect Interactions in Fragmented and Patchy Landscapes. *Conservation Biology* 27: 509–519.
- Pütz S, Groeneveld J, Alves LF, Metzger JP & Huth A. 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecological Modelling* 222: 1986–1997.
- Ranvestel AW, Lips KR, Pringle CM, Whiles MR & Bixby RJ. 2004. Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology* 49: 274–285.
- Redding TE, Hope GD, Fortin M-J, Schmidt MG & Bailey WG. 2003. Spacial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest-clearcut edges in the southern interior of British Columbia. *Can J Soil Sci* 83: 121–130.
- Reymond A, Purcell J, Cherix D, Guisan A & Pellissier L. 2013. Functional diversity decreases with temperature in high elevation ant fauna. *Ecological Entomology* 38: 364–373.
- Ribeiro J, Colli GR, Batista R & Soares A. 2017. Landscape and local correlates with anuran taxonomic, functional and phylogenetic diversity in rice crops. *Landscape Ecol* 32: 1599–1612.
- Ribeiro J, Colli GR, Caldwell JP, Ferreira E, Batista R & Soares A. 2017. Evidence of neotropical anuran community disruption on rice crops: a multidimensional evaluation. *Biodivers Conserv* 26: 3363–3383.

- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ & Hirota MM. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.
- Ridley, Mark. 2006. *Evolução*, 3<sup>a</sup> edição ed., Porto Alegre: Artmed.
- Rosenfield MF & Müller SC. 2020. Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração ecológica de ecossistemas. *Oecol Aust* 24: 550–565.
- Rossa-Feres, D. D. C., Garey, M. V., MV, Caramaschi, U., Napoli, M. F., Nomura, F., Bispo, A. A. & Monteiro-Filho, E. L. A. 2017. Revisões em zoologia: Mata Atlântica, 1. ed. ed., Curitiba: Editora UFPR, 490 p p.
- Schleuter D, Daufresne M, Veslot J, Mason NWH, Lanoiselée C, Brosse S, Beauchard O & Argillier C. 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1083–1095.
- Schmerra D, Ricotta C & Podani J. 2023. Components of functional diversity revisited: A new classification and its theoretical and practical implications. *Ecology and Evolution* 13: e10614.
- Seymour CL, Simmons RE, Joseph GS & Slingsby JA. 2015. On Bird Functional Diversity: Species Richness and Functional Differentiation Show Contrasting Responses to Rainfall and Vegetation Structure in an Arid Landscape. *Ecosystems* 18: 971–984.
- Sfair JC, Arroyo-Rodríguez V, Santos BA & Tabarelli M. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest CLEVELAND CC (Ed.). *Ecological Applications* 26: 1816–1826.
- Sonnier G, Jamoneau A & Decocq G. 2014. Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functional diversity. *Landscape Ecol* 29: 857–866.
- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues ASL, Fischman DL & Waller RW. 2004. Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306: 1783–1786.
- Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill NA, Kininmonth SJ, Airola L, Becerro MA, Campbell SJ, Dawson TP, Navarrete SA, Soler GA, Strain EMA, Willis TJ & Edgar GJ. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501: 539–542.
- Su G, Tedesco PA, Toussaint A, Villéger S & Brosse S. 2022. Contemporary environment and historical legacy explain functional diversity of freshwater fishes in the world rivers LEPRIEUR F (Ed.). *Global Ecol Biogeogr* 31: 700–713.
- Tabarelli M, Aguiar AV, Girão LC, Peres CA & Lopes AV. 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24: 1654–1663.
- Tabarelli, Marcelo, Pinto, Luiz Paulo, Da Silva, José Maria Cardoso & Bedê, Lucio Cadaval. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* 1: 132–138.

- Thuiller W, Maiorano L, Mazel F, Guilhaumon F, Ficetola GF, Lavergne S, Renaud J, Roquet C & Mouillot D. 2015. Conserving the functional and phylogenetic trees of life of European tetrapods. *Phil Trans R Soc B* 370: 20140005.
- Tsianou MA & Kallimanis AS. 2016. Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodivers Conserv* 25: 117–132.
- Tsianou MA & Kallimanis AS. 2019. Trait selection matters! A study on European amphibian functional diversity patterns. *Ecological Research* 34: 225–234.
- Tsianou MA & Kallimanis AS. 2020. Geographical patterns and environmental drivers of functional diversity and trait space of amphibians of Europe. *Ecological Research* 35: 123–138.
- Tsianou MA, Lazarina M, Michailidou D-E, Andrikou-Charitidou A, Sgardelis SP & Kallimanis AS. 2021. The Effect of Climate and Human Pressures on Functional Diversity and Species Richness Patterns of Amphibians, Reptiles and Mammals in Europe. *Diversity* 13: 275.
- Turner MG & Gardner RH. 2015. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*, New York, NY: Springer New York.
- Vale MM, Arias PA, Ortega G, Cardoso M, Oliveira BFA, Loyola R & Scarano FR. 2021. Climate Change and Biodiversity in the Atlantic Forest: Best Climatic Models, Predicted Changes and Impacts, and Adaptation Options. In: MARQUES MCM & GRELLE CEV (Eds), *The Atlantic Forest*, Cham: Springer International Publishing, p.253–267.
- Vancine MH, Duarte KDS, De Souza YS, Giovanelli JGR, Martins-Sobrinho PM, López A, Bovo RP, Maffei F, Lion MB, Ribeiro Júnior JW, Brassaloti R, Da Costa COR, Sawakuchi HO, Forti LR, Cacciali P, Bertoluci J, Haddad CFB & Ribeiro MC. 2018. ATLANTIC AMPHIBIANS : a data set of amphibian communities from the Atlantic Forests of South America. *Ecology* 99: 1692–1692.
- Vasconcelos TDS, Santos TGD, Haddad CFB & Rossa-Feres DDC. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *J Trop Ecol* 26: 423–432.
- Villéger S, Mason NWH & Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Villéger S, Miranda JR, Hernández DF & Mouillot D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Vollständt MGR, Ferger SW, Hemp A, Howell KM, Töpfer T, Böhning-Gaese K & Schleuning M. 2017. Direct and indirect effects of climate, human disturbance and plant traits on avian functional diversity. *Global Ecol Biogeogr* 26: 963–972.
- Wake DB & Vredenburg VT. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 11466–11473.

Warring B, Cardoso FCG, Marques MCM & Varassin IG. 2016. Functional diversity of reproductive traits increases across succession in the Atlantic forest. *Rodriguésia* 67: 321–333.

Whiles MR, Lips KR, Pringle CM, Kilham SS, Bixby RJ, Brenes R, Connelly S, Colon-Gaud JC, Hunte-Brown M, Huryn AD, Montgomery C & Peterson S. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 27–34.

Zabala-Forero F & Urbina-Cardona N. 2021. Respuestas de la diversidad taxonómica y funcional a la transformación del paisaje: relación de los ensamblajes de anfibios con cambios en el uso y cobertura del suelo. *RevMexBiodiv* 92: 923443.

Zambrano J, Cordeiro NJ, Garzon-Lopez C, Yeager L, Fortunel C, Ndangalasi HJ & Beckman NG. 2020. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity HEINZE B (Ed.). *PLoS ONE* 15: e0235210.

Zambrano J, Garzon-Lopez CX, Yeager L, Fortunel C, Cordeiro NJ & Beckman NG. 2019. The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* 191: 505–518.

## **Contribuições da Morfometria Geométrica na compreensão da funcionalidade das comunidades de Anuros (Capítulo 3)**

### **Resumo**

A diversidade de espécies em comunidades ao redor do mundo pode ser avaliada por meio de diferentes abordagens, como a diversidade funcional e a filogenética, amplamente utilizadas no estudo da estrutura das comunidades. Neste trabalho, investigamos o grau de associação entre quatro medidas de diversidade: funcional (FD), morfológica 3D (MD), filogenética (PD) e de nicho climático (CND) em comunidades de anuros. Além disso, avaliamos a hipótese de que a MD pode servir como uma proxy eficiente para a FD. Testamos se há sinal filogenético (K de Blomberg) nas características fenotípicas (clássicas e de forma 3D) e de nicho climático das espécies de anuros e realizamos simulações para montar comunidades aleatórias de anuros para quantificar a associação entre a FD, PD, MD e CND. Os sinais filogenéticos das características funcionais, morfológicas (3D) e dos nichos climáticos das espécies de anuros nas comunidades apresentaram valores variando de baixos a intermediários. Encontramos que comunidades maiores tendem a apresentar valores maiores de FD e de CND à medida que aumenta o número de espécies, enquanto esse padrão não foi observado para a diversidade morfológica. Evidenciamos pela primeira vez que a MD de grupos filogeneticamente próximos está mais fortemente correlacionada com a FD do que com a CND ou a PD. Nossos resultados fornecem evidências empíricas que destacam o potencial dos dados de morfometria na compreensão da FD em comunidades. Assim também, enfatizamos a importância dos Museus de Coleções Biológicas como repositórios fundamentais para a preservação e estudo da diversidade funcional.

**Palavras-chave:** Anuros, diversidade funcional, diversidade morfológica.

### **1. Introdução**

A Diversidade Funcional ou FD (do inglês *Functional Diversity*) tem sido amplamente utilizada para compreender a dinâmica dos ecossistemas ao longo do tempo e do espaço (Cadotte et al. 2011, Petchey & Gaston 2006, Song et al. 2014). Nas últimas décadas, a FD tem sido medida com base em atributos morfológicos, bioquímicos, fenológicos, estruturais, fisiológicos e comportamentais, os quais determinam como os organismos respondem às

variações do ambiente físico e biótico (Violle et al. 2007). Dessa forma, a FD é considerada um componente essencial da biodiversidade, influenciando diretamente a dinâmica e o funcionamento dos ecossistemas (Petchey & Gaston 2006, Tilman 2001). Além disso, tem sido uma ferramenta fundamental para compreender as interações dos organismos com seus ambientes físico, químico e biológico (Hooper et al. 2005). Entretanto, uma das limitações é que muitas das características funcionais são difíceis de mensurar e coletar, existindo lacunas sobre os traços funcionais de muitas linhagens (Hortal et al. 2015, Stewart et al. 2023). Adicionalmente, o conhecimento imperfeito sobre quais e quantas características e funções são importantes em um determinado contexto ecológico tem sido frequentemente relatado como uma questão crítica para estimar adequadamente a FD (Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2006).

A diversidade filogenética ou PD (do inglês *Phylogenetic Diversity*; Faith 1992) tem sido proposta como proxy para a FD (Kraft & Ackerly 2010, Parrent et al. 2010, Pavoine et al. 2013, Prinzing 2016, De Bello et al. 2017, Cadotte et al. 2019). O uso da PD como proxy da FD baseia-se no pressuposto de que as características fenotípicas das espécies são produto da sua história evolutiva compartilhada (Webb et al. 2002). Entretanto, a suposição de que a história evolutiva das características funcionais de uma espécie pode ser inferida a partir da filogenia, só é válida se essas características apresentarem sinal filogenético. Isso significa que as mudanças nos traços funcionais devem estar relacionadas ao tempo de divergência das espécies, ou seja, as diferenças nos atributos funcionais devem aumentar à medida que as espécies se afastam evolutivamente (Flynn et al. 2011, Srivastava et al. 2012). Apesar de frequentemente se assumir que os padrões de PD refletem a FD nas comunidades, descobertas recentes demonstram que essa relação é fraca, tornando o uso desse proxy questionável (Cadotte et al. 2019). Em um estudo feito com comunidades de plantas urbanas europeias a relação entre FD e PD foi significativa e positiva, mas com um tamanho de efeito pequeno (Lososová et al. 2016). Assim também, um estudo recente comparou os tamanhos de efeito padronizados para FD e PD em comunidades de plantas distribuídas globalmente e demonstrou que essas duas dimensões estavam apenas fraca e negativamente correlacionadas (Hähn et al. 2024). Adicionalmente, outro estudo de comunidades de corais recifais de Cingapura mostrou que há uma incompatibilidade entre PD e FD, pois áreas com alta diversidade funcional podem não apresentar alta diversidade filogenética e vice-versa (Wong et al. 2018). Um estudo de aves na França mostrou incongruência entre PD e FD, além disso, os resíduos funcionais e filogenéticos estavam fracamente correlacionados (Devictor et al. 2010). Sendo assim, dado que diferentes

traços ecológicos possuem diferentes níveis de sinal filogenético (Kamilar & Cooper 2013), e a relação entre FD e PD vai depender das características utilizadas e dos processos evolutivos que têm moldado os traços utilizados.

Um outro aspecto das espécies que pode estar associado com seu papel no ecossistema são os nichos ecológicos, os quais podem mostrar dinâmicas diferentes de evolução ao longo do tempo (Wiens & Graham 2005, Holt 2009). A hipótese do conservadorismo de nicho, tendência das espécies e clados de reter características ecológicas ancestrais (Harvey & Pagel 1991, Peterson et al. 1999, Wiens & Graham 2005), tem sido bastante testada como limitador da distribuição de espécies e clados (Webb et al. 2002, Ackerly 2003). O conservadorismo de nicho pode levar espécies intimamente relacionadas a terem tolerâncias ambientais semelhantes. Devido a isso, espécies relacionadas serão afetadas por barreiras de dispersão semelhantes, sendo um fator importante na estruturação das comunidades (Wiens & Graham 2005). Neste sentido, estudos recentes têm buscado quantificar os nichos climáticos das espécies, os quais definem grande parte dos limites de distribuição, e investigar se a evolução dos nichos tem desempenhado um papel importante na determinação das distribuições geográficas de muitas espécies em larga escala (Buckley et al. 2010, Hof et al. 2010, Olalla-Tárraga et al. 2011). Desse modo, examinar como a diversidade de nicho climático (CND) está associada a FD entre comunidades de espécies permanece uma questão em aberto.

O tamanho corporal é um dos traços mais utilizados em estudos de FD em animais (Gaston et al. 2008). As características morfológicas, como tamanho e massa, estão intimamente relacionadas ao desempenho funcional dos organismos no ecossistema e à sua aptidão individual (Geber & Griffen 2003, Reich et al. 2003, McGill et al. 2006, Violle et al. 2007). Além disso, como muitas características importantes dos organismos variam com o tamanho do corpo, este é frequentemente utilizado como um proxy da quantidade e tamanho dos recursos consumidos, taxa de crescimento do organismo, expectativa de vida e outros (Brown 1995). Entretanto, a forma dos organismos também influencia na funcionalidade do ecossistema. Animais com diferentes formas corporais exploram recursos de maneira mais eficiente, reduzindo a competição e permitindo a coexistência entre as espécies (Hutchinson & MacArthur 1959). Por exemplo, roedores apresentam especializações para locomoção, como membranas interdigitais nos semi-aquáticos, desenvolvimento maior nas patas traseiras e cauda alongada nos saltadores (Samuels & Van Valkenburgh 2008). Enquanto isso, peixes de águas lênticas apresentam corpos mais robustos e em águas lóticas apresentam uma forma corporal mais hidrodinâmica (Foster et al. 2015). Assim também, Anuros do clado Arboranae, que

habitam regiões áridas, tendem a ter uma forma mais globular, como estratégia para conservação da água (Castro et al. 2021). A Morfometria geométrica é um método que permite caracterizar a forma de maneira independente do tamanho (Mitteroecker & Gunz 2009). Dada essa característica, ela vem sendo empregada em estudos que buscam desde apenas caracterizar a forma (Foster et al. 2015), estudos biogeográficos (Cardini et al. 2007, Benítez et al. 2024), taxonômicos (De La Cruz-Agüero et al. 2015, Ruane 2015), na utilização dos biomarcadores morfológicos para analisar modificações nas formas dos organismos (Farré et al. 2013, Raffaella Bravi et al. 2014), para analisar as variações dos padrões de crescimento alométricos entre as espécies (Castro et al. 2021). Além disso, também foi utilizada desde uma perspectiva espacialmente explícita, permitindo a caracterização da diversidade morfológica ao longo de grandes gradientes ambientais (Maestri et al. 2018, Hughes et al. 2022). No entanto, aspectos morfológicos ainda são pouco explorados para quantificar a diversidade das comunidades, e pouco se sabe se essas características refletem a FD.

Enquanto diversos estudos têm explorado a associação entre PD-FD (Cadotte et al. 2019), pouco se sabe sobre a força da relação entre MD-FD e CND-FD. Compreender como as características morfológicas e do nicho climático se associam com as métricas de FD pode revelar novos caminhos da ecologia funcional, como insights profundos sobre os processos subjacentes à montagem das comunidades ecológicas. Os anuros constituem um modelo de estudo ideal para testar as associações entre MD, CND e PD com a FD por cinco motivos principais: (i) são localmente abundantes, facilitando a amostragem da maioria dos grupos; (ii) são facilmente preservados, ficando disponíveis nas coleções herpetológicas de museus, as quais podem ser consultadas para pesquisa científica; (iii) existe um banco de dados abrangente de características AmphiBIO para anfíbios em todo o mundo (Oliveira et al. 2017), amplamente utilizado em estudos de ecologia funcional (Carmona et al. 2016, Amado et al. 2019, Oliveira et al. 2020, Ceron et al. 2022); (iv) as relações filogenéticas entre as espécies é bem estabelecida, existindo uma filogenia abrangente que inclui a maioria das espécies de anuros existentes (Jetz & Pyron 2018); e (v) existe um bom registro de ocorrências das espécies no Global Biodiversity Information Facility (GBIF), que permite caracterizar de forma acurada o nicho climático realizado das espécies (Kendal et al. 2018, Segura-Hernández et al. 2023). Dessa forma, geramos modelos 3D e caracterizamos a morfologia das espécies por meio de fotogrametria e morfometria geométrica. Caracterizamos também o nicho climático e a diversidade filogenética das espécies. Em seguida, realizamos simulações para montar comunidades aleatórias de anuros para quantificar a associação entre a diversidade funcional e

as diversidades filogenética, morfológica e de nicho climático. Assim, podemos nos aprofundar sobre os processos de montagem das comunidades e determinar a contribuição de diferentes traços ecológicos na FD dessas comunidades.

## 2. Material e Métodos

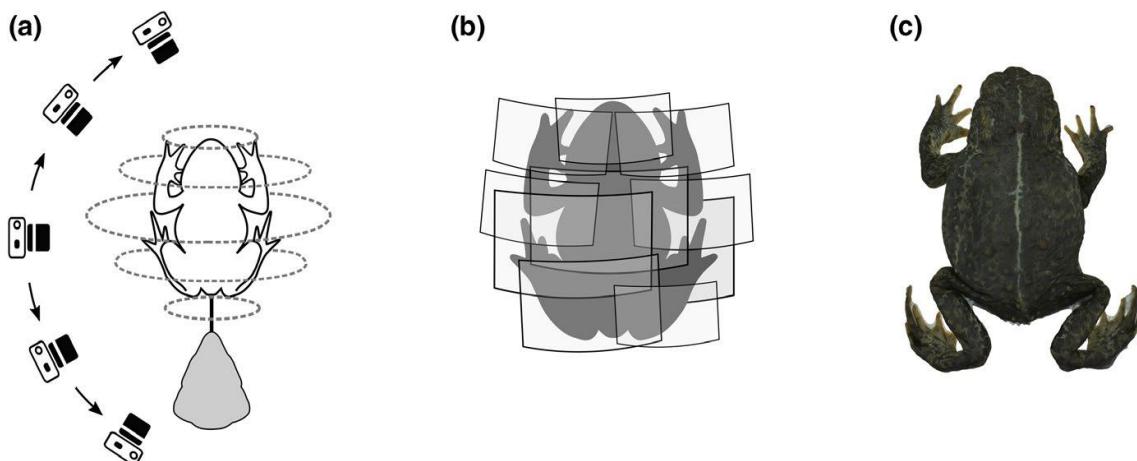
### 2.1 Coleta de dados para estudos morfométricos

Foram analisados 321 espécimes de anuros adultos pertencentes a 156 espécies (Aromobatidae, n = 1; Bufonidae, n = 5; Centrolenidae, n = 1; Ceratophryidae, n = 1; Cycloramphidae, n = 1; Hemiphractidae, n = 1; Hylidae, n = 117, Leptodactylidae, n = 15; Microhylidae, n = 5; Odontophrynidae, n = 3; Pipidae, n = 1; Ranidae, n = 1; Strabomantidae, n = 4), abrangendo representantes de 13 famílias de anuros ao redor do mundo. O tamanho da amostra variou entre um e três espécimes para cada. Os espécimes foram obtidos no London Natural History Museum (Reino Unido), do Museum für Naturkunde (Alemanha), na Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Sergipe (Brasil), na Coleção Herpetológica do Instituto de Pesquisas da Amazônia (Brasil) e Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (Brasil). Para evitar problemas associados ao dimorfismo sexual foram utilizadas preferencialmente as fêmeas, sendo identificadas pela ausência de características sexuais masculinas (sacos vocais, espinhos pré-pólex e almofadas nupciais). Padronizamos os nomes taxonômicos das espécies de acordo com (Frost 2023), seguindo as classificações mais recentes de Anura.

### 2.2 Fotogrametria, modelos 3D e caracterização morfológica das espécies

Foram construídos modelos 3D dos espécimes a partir do método de fotogrametria, seguindo os protocolos propostos por Amado et al. (2019) (Fig. 1). Essa técnica constrói modelos 3D a partir de imagens 2D em três etapas: (i) posicionamento dos espécimes, (ii) captura das imagens e (iii) construção do modelo 3D. Desse modo, cada espécime foi posicionado verticalmente sobre uma plataforma giratória de 360 graus, sustentado por uma haste posicionada na cloaca do anuro e fixado em uma base de isopor semicircular. Em seguida, cada espécime foi fotografado com uma câmera Sony DSLR α6000 (nas configurações ISO 100 e F11) fixada a um tripé, em quatro ângulos diferentes, visando cobrir as diferentes estruturas do mesmo. A captura das imagens foi realizada com o auxílio do aplicativo Foldio 360, conectado via Bluetooth à câmera fotográfica e à plataforma giratória. Foram tiradas aproximadamente 76 fotos de cada espécime, imagens 2D, as quais foram utilizadas para a

construção dos modelos 3D, através do software Autodesk Recap Photo (<https://www.autodesk.com>). O comprimento do focinho à cloaca (SVL) de cada indivíduo foi medido por um paquímetro para calibrar cada modelo no Autodesk Recap Photo.

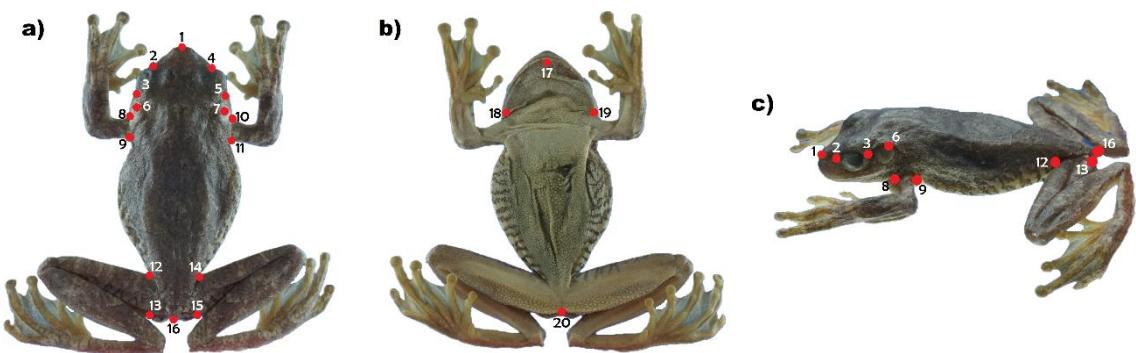


**Figura 1.** Representação esquemática do processo de fotogrametria para construção de modelos 3D de anuros, seguindo o protocolo de Amado et al. (2019). (a) Captura das imagens, com a câmera posicionada em diferentes ângulos ao redor do espécime fixado por uma haste e posicionado sobre uma plataforma giratória. (b) Sobreposição das imagens obtidas para reconstrução da superfície tridimensional. (c) Modelo final gerado a partir das imagens processadas. Figura retirada do trabalho de Amado et al. (2019).

Utilizamos o software Landmark editor versão 3.0 (Wiley et al. 2005) para digitalizar a posição de 20 landmarks homólogos com o intuito de fornecer uma amostra abrangente da morfologia dos anuros, capturando as características de relevância para este estudo (Fig. 2). Desse modo, foram selecionados pontos de referência em diferentes partes do corpo dos anuros para capturar a forma corporal: 10 pontos na cabeça (pegando as distâncias do focinho aos olhos, tamanho dos olhos e largura dorsal da cabeça, além do comprimento e da largura ventral da cabeça); 8 pontos nos apêndices (4 nos apêndices anteriores e 4 nos apêndices posteriores); e, 2 pontos na região da cloaca (1 na porção dorsal e 1 na ventral). Para evitar variações de marcação por conta do observador, somente uma pessoa foi responsável pela marcação dos landmarks em todos os modelos.

Para descrever a variação da forma do corpo em nossa amostra, realizamos análises de morfometria geométrica. Para remover os efeitos de escala, translação e rotação no formato do corpo foram obtidas as coordenadas de Procrustes através de uma Análise Generalizada de Procrustes (GPA), usando a função "gpage" no pacote “geomorph” em ambiente R v 4.0.7

(Adams & Otárola-Castillo 2013). Finalmente, obtivemos a média da forma para cada uma das espécies.



**Figura 2.** Landmarks usados para caracterizar a forma corporal das espécies de anuros. Um total de 20 Landmarks foram inseridos no corpo de cada espécime. (a) Vista dorsal; (b) vista ventral e (c) vista lateral.

### 2.3 Caracterização do nicho climático das espécies

Para caracterizar o nicho climático das espécies, obtivemos registros de ocorrência para as 156 espécies de anuros usando o banco de dados do Global Biodiversity Information Facility (GBIF – <http://www.gbif.org>). Posteriormente, compilamos dados de nove variáveis bioclimáticas (BIO1 = Temperatura Média Anual, BIO4 = Sazonalidade da Temperatura, BIO5 = Temperatura Máxima do Mês Mais Quente, BIO6 = Temperatura Mínima do Mês Mais Frio, BIO7 = Faixa Anual de Temperatura (BIO5-BIO6), BIO12 = Precipitação Anual, BIO13 = Precipitação do Mês Mais Chuvoso, BIO14 = Precipitação do Mês Mais Seco e BIO15 = Sazonalidade da Precipitação) para cada localidade, usando o banco de dados WorldClim — Global Climate Database (<https://worldclim.org>; Fick & Hijmans (2017)). Selecionamos essas variáveis climáticas que incluem valores médios, extremos e de sazonalidade da temperatura e precipitação, baseado no conhecimento de que estas impõem restrições à ocorrência, sobrevivência e tamanho dos anuros (ver Hof et al. 2010, Amado et al. 2019). Todas as variáveis climáticas foram extraídas com resolução espacial de 2,5 arco-min. Por fim, determinamos os valores climáticos médios das variáveis bioclimáticas para cada espécie. Estas análises foram realizadas com o pacote “*raster*” versão 3.6-26 disponível no ambiente R (Hijmans 2010).

### 2.4 Características funcionais e filogenia

Para avaliar as dissimilaridades funcionais foram utilizadas quatro características ecológicas obtidas a partir da base de dados AmphiBIO (Oliveira et al. 2017), que apresenta

um banco de dados abrangente de características para anfíbios em todo o mundo. As características relativas (i) ao habitat (fossal, terrestre, aquático e arborícola), (ii) hábito (diurno, noturno e/ou crepuscular), (iii) ao tamanho do corpo e (iv) às características de reprodução (número de eventos reprodutivos por ano e tipo de desenvolvimento) foram utilizadas por apresentarem maior proporção de completude dos dados (Tab. 1). Os dados faltantes foram adicionados através de busca em bases de dados específicas e literatura disponível (AmphibiaWeb, Haddad et al. 2013, Jorge et al. 2015), ou utilizando a informação mais comum do gênero, o qual pertence a espécie.

**Tabela 1.** Traços funcionais usados para descrever a diversidade funcional das comunidades de anuros.

<b>Tipo de traço</b>	<b>Traço</b>	<b>Categoria do traço</b>	<b>Valores</b>	<b>Unidades/categorias</b>
<b>Morfológico</b>	comprimento do corpo (comprimento do focinho à cloaca-SVL)	contínuo		milímetros
<b>Reprodutivo</b>	Estratégia de reprodução (Se a espécie se reproduz via desenvolvimento direto, larval ou vivípara)	categórico	3 categorias	Direto, larval, vivípara.
	Número de eventos reprodutivos por ano	contínuo		anos
<b>Relacionado ao habitat</b>	Habitat (Classificação geral do estrato de forrageamento vertical)	categórico	4 categorias	Fossal, terrestre, aquático e arborícola.
<b>Relacionado ao hábito</b>	Período de atividade	categórico	3 categorias	diurno, noturno e/ou crepuscular

Para as análises evolutivas utilizamos a filogenia produzida por (Jetz & Pyron 2018). Do total de espécies amostradas 153 estão presentes nesta filogenia. As três espécies ausentes (*Pithecopus gonzagai*, *Trachycephalus typhonius* e *Vitreorana baliomma*) foram adicionados randomicamente dentro do gênero, permitindo assim, a inclusão nas análises (ver métodos em Lososová et al. 2015).

## **2.5 Sinal filogenético**

Testamos o sinal filogenético presente em nossos conjuntos de dados de características funcionais, de forma (3D) e de nicho climático das espécies. Para avaliar a estrutura filogenética dos três conjuntos de dados, utilizou-se a versão multivariada da estatística  $K_{mult}$  (Adams 2014), que avalia o grau de sinal filogenético em um conjunto de dados multivariado em relação ao que é esperado sob um modelo de movimento browniano (MB). Valores próximos a 1 indicam que as diferenças ecológicas são proporcionais ao tempo de divergência das espécies, similar ao esperado pelo MB. Por outro lado, valores de  $K$  inferiores a 1 indicam que as características das espécies filogeneticamente próximas são menos semelhantes do que o esperado em um cenário de MB (Blomberg et al. 2003). Em contrapartida, valores de  $K$  superiores a 1 indicam que essas características das linhagens são mais semelhantes do que o esperado por MB (Zamudio et al. 2016). Essas análises foram realizadas usando a função "*physignal*" no pacote R “*geomorph*” (Adams & Otárola-Castillo 2013).

## **2.6 Simulação das comunidades de anuros**

Realizamos simulações para montar comunidades aleatórias a partir do nosso *pool* de espécies. A composição aleatória da comunidade foi obtida a partir do sorteio aleatório das espécies, gerando 100 comunidades de 5, 10, 20 e 40 espécies. Utilizamos este *pool* de comunidades para estimar as diversidades funcional, morfológica, de nicho climático e filogenética das comunidades simuladas. As simulações foram realizadas com base em dois conjuntos de dados: (i) global, considerando todas as espécies em conjunto (156 espécies pertencentes a 13 famílias); e (ii) hilídeos, que representa uma subamostra do conjunto global, considerando apenas as espécies pertencentes a família Hylidae (117 espécies).

## **2.7 Diversidade morfológica, funcional, climática e filogenética**

Para quantificar a disparidade morfológica (MD) nas comunidades simuladas, utilizamos a variância de Procrustes, um método amplamente empregado em morfometria geométrica (Zelditch 2012). O cálculo foi realizado com a função *morphol.disparity*, do pacote *geomorph* (Adams & Otárola-Castillo 2013), que compara as formas médias das espécies e avalia o grau de variação entre elas. A forma média de cada espécie foi obtida a partir do alinhamento de Procrustes, que elimina diferenças de tamanho, posição e orientação,

preservando apenas a variação na forma. Essa abordagem permitiu quantificar e comparar a diversidade morfológica das espécies dentro das comunidades simuladas.

Assim também, calculamos a FD para as comunidades. Para isto, estimamos as distâncias funcionais de traços entre pares de espécies com base na matriz das características das espécies (Tabela 1). Dado que o conjunto das características contém uma mistura de tipos de dados, utilizamos a função “*gawdis*” (De Bello et al. 2021) que é uma extensão da função “*gowdis*” para distância de Gower (Gower 1971), no pacote FD. Ao combinar características diferentes em uma dissimilaridade multicaracterística, a contribuição de algumas delas, especialmente as categóricas, pode ser muito mais forte do que outras. A função “*gawdis*” otimiza a contribuição do traço individual para a dissimilaridade multitraço, minimizando essa contribuição desigual. Calculamos as distâncias filogenéticas, entre pares de espécies das comunidades simuladas a partir da árvore filogenética com base na soma dos comprimentos dos ramos do caminho mais curto entre cada par de espécies (distâncias cofenéticas), usando o pacote “*ape*” no R (Paradis & Schliep 2019). Por último, as características do nicho climático das espécies foram usadas para calcular as distâncias climáticas entre pares de espécies (distâncias euclidianas), usando a função “*dist*” no R. Com base nas distâncias (funcional, filogenética e climática) entre pares de espécies co-ocorrentes dentro das comunidades simuladas, foram calculadas as dissimilaridades médias pareadas (MPD) (Weiher et al. 1998), para cada uma das comunidades simuladas. Calculamos o MPD usando a função “*melódica*”, que é uma versão modificada da função “*mpd*” no pacote “*picante*” (De Bello et al. 2016). Os valores da disparidade morfológica e do MPD calculados foram armazenados em uma lista previamente criada, resultando em quatro métricas de diversidade para cada comunidade simulada: MD, FD, PD e CND.

Finalmente, para examinarmos a significância e a força da relação FD-MD, FD-PD e FD-CND entre cada uma das comunidades simuladas foi calculado o índice de correlação de Pearson. Todas as análises foram executadas utilizando o programa R versão 4.3.3.

### **3. Resultados**

#### **3.1 Sinal filogenético**

As características funcionais dos anuros apresentaram sinal filogenético significativo tanto para o conjunto global das espécies ( $K_{mult} = 0.441$ , valor P = 0.001) quanto para o conjunto

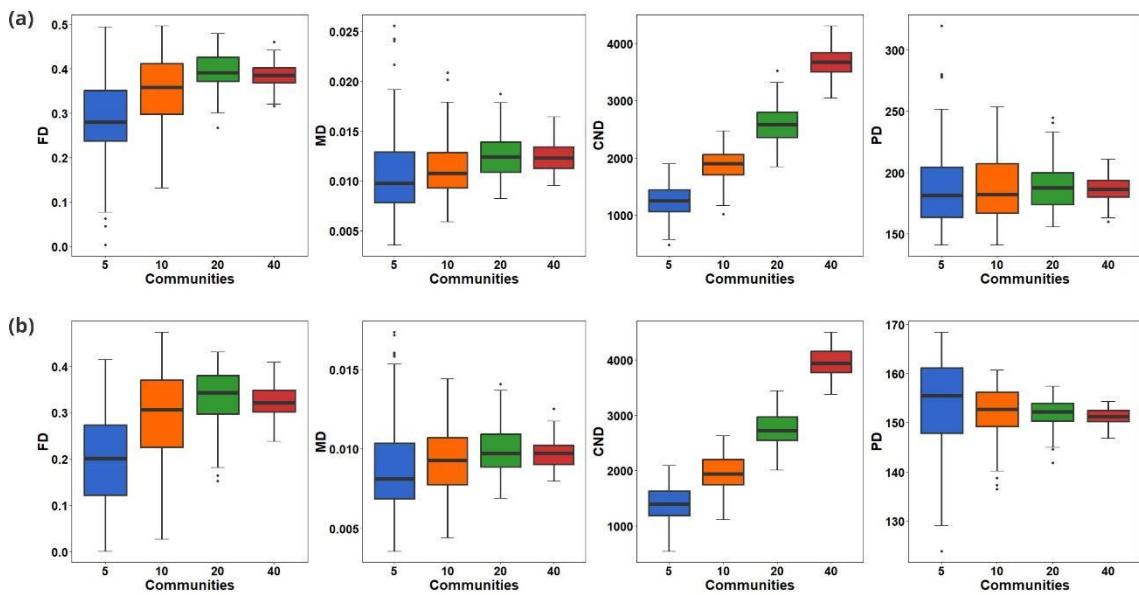
de hilídeos ( $K_{mult} = 0.703$ , valor  $P = 0.001$ ), indicando que essas características funcionais estão estruturadas filogeneticamente. Do mesmo modo, a forma a partir de morfometria 3D dos anuros apresentou sinal filogenético significativo e semelhantes tanto para o conjunto global como para o de hilídeos ( $K_{mult} = 0.306$ , valor  $P = 0.001$ ;  $K_{mult} = 0.311$ , valor  $P = 0.001$ , respectivamente), porém com baixos valores de sinal filogenético ( $K$ ). O teste de sinal do nicho climático do conjunto de hilídeos mostrou um sinal filogenético significativo, indicando que o nicho climático das espécies apresenta uma estrutura filogenética ( $K_{mult} = 0.454$ , valor  $P = 0.001$ ). Entretanto para o conjunto global o sinal filogenético do nicho climático foi baixo ( $K_{mult} = 0.257$ , valor  $P = 0.015$ ).

**Tabela 2.** Modelos lineares de sinal filogenético ( $K$  de Blomberg) em nossos conjuntos de dados de características funcionais, forma (3D) e de nicho climático das espécies de anuros.

		<b>K</b>	<b>P</b>
<b>Características funcionais</b>	<b>Conjunto global</b>	0.44	<b>0.001</b>
	<b>Conjunto de hilídeos</b>	0.70	<b>0.001</b>
<b>Forma (3D)</b>	<b>Conjunto global</b>	0.31	<b>0.001</b>
	<b>Conjunto de hilídeos</b>	0.31	<b>0.001</b>
<b>Nicho climático</b>	<b>Conjunto global</b>	0.26	<b>0.015</b>
	<b>Conjunto de hilídeos</b>	0.45	<b>0.001</b>

### 3.2 Medidas de diversidade e suas correlações

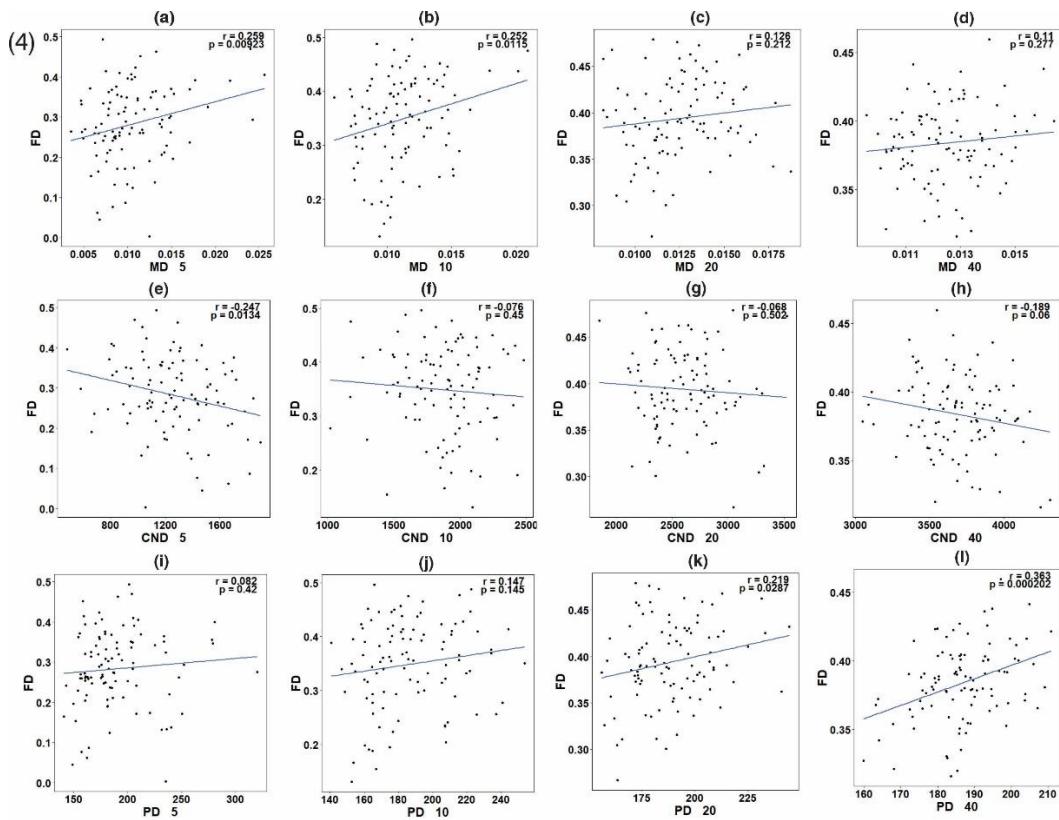
Os resultados mostraram que a FD e MD do conjunto global e nos hilídeos variaram entre as diferentes comunidades simuladas, sendo que comunidades com baixa riqueza de espécies mostraram uma grande variância. Em contraste, à medida que o número de espécies incluídas cresceu para 10, 20 e 40, a variância foi reduzida (Fig. 3) e foi encontrado um pequeno aumento nos valores da FD e MD (Fig. 3). Os valores da CND também variaram entre as comunidades, mostrando um claro aumento do CND à medida que mais espécies foram incluídas nas comunidades (Fig. 3). Por último, a PD mostrou uma diminuição da variância à medida que aumentamos o número de espécies das comunidades, entretanto, em contraste com a FD e MD, não existiu um aumento marcante de PD à medida que aumentamos o número de espécies nas comunidades (Fig. 3).



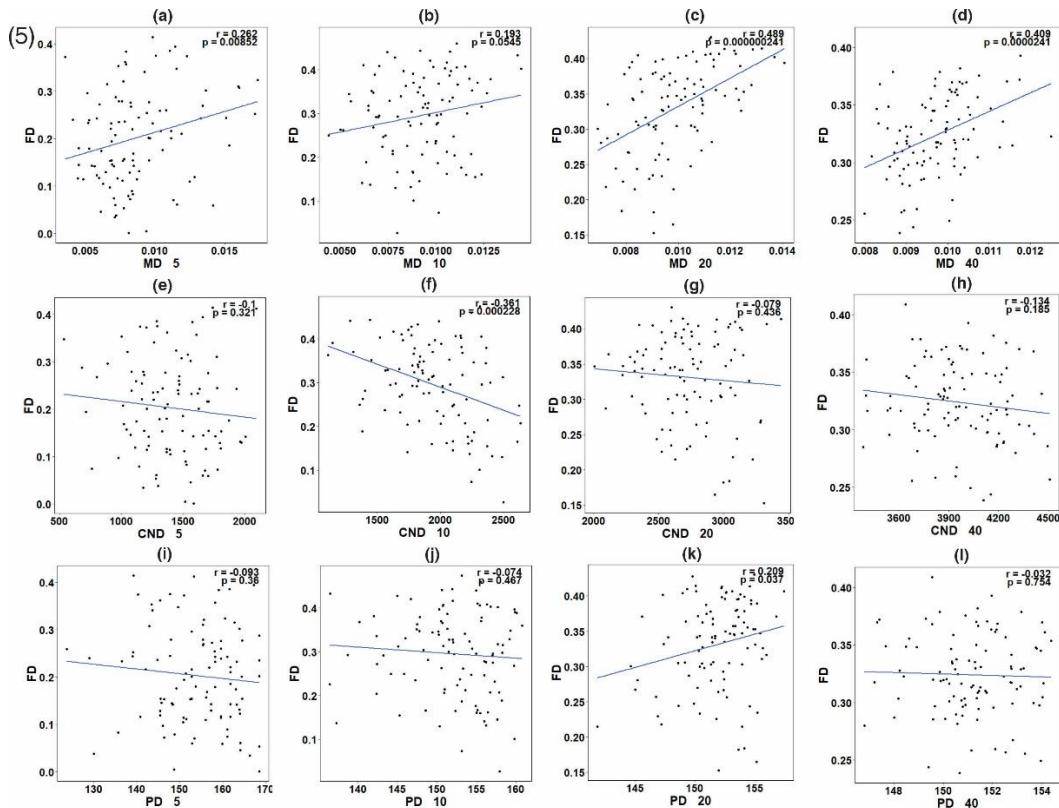
**Figura 3.** Valores comparativos de diversidade Funcional (FD), morfológica (MD), de nicho climático (CND) e filogenética (PD) entre as comunidades de anuros do (a) conjunto global e (b) conjunto de hilídeos.

Foram calculados os coeficientes de correlação de Pearson entre FD-MD, FD-CND e FD-PD para os dois conjuntos de dados (conjunto global e hilídeos). No conjunto global, os coeficientes de correlação apresentaram valores significativos e positivos entre a FD e MD nas comunidades de cinco ( $r = 0.259$ ,  $p = 0.009$ ) e 10 ( $r = 0.252$ ,  $p = 0.012$ ) espécies (Figura 4a,b). Apenas nas comunidades de cinco espécies a FD e CND tiveram uma correlação significativa e negativa ( $r = -0.247$ ,  $p = 0.013$ ). Por fim, a FD foi correlacionada significativamente e positivamente com a PD nas comunidades com 20 e 40 espécies ( $r = 0.219$ ,  $p = 0.029$ ;  $r = 0.363$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente) (Figura 4).

No conjunto de hilídeos, os coeficientes de correlação apresentaram valores predominantemente significativos e positivos entre a FD e MD nas comunidades com riqueza de 5 ( $r = 0.261$ ,  $p = 0.009$ ), 20 ( $r = 0.489$ ,  $p < 0.001$ ) e 40 ( $r = 0.408$ ,  $p < 0.001$ ) espécies. Apenas nas comunidades de 10 espécies a FD e CND tiveram uma correlação significativa e negativa ( $r = -0.361$ ,  $p < 0.001$ ). Nas comunidades de 20 espécies a FD correlacionou-se significativamente e positivamente com a PD ( $r = 0.209$ ,  $p = 0.037$ ) (Fig. 5). Em todas as comunidades dos dois conjuntos de dados as correlações entre a medidas de diversidade foram predominantemente fracas (Figs. 4 e 5).



**Figura 4.** Correlação entre FD-MD, FD-CND e FD-PD nas diferentes comunidades de anuros do conjunto global.



**Figura 5.** Correlação entre FD-MD, FD-CND e FD-PD nas diferentes comunidades de anuros do conjunto de hilídeos

#### **4. Discussão**

Nosso estudo evidencia que os traços associados ao papel funcional das espécies de anuros nas comunidades apresentam valores de sinal filogenéticos de baixos a intermediários, sugerindo que não existe uma forte estrutura filogenética dessas características. Assim também, o nosso trabalho mostra que comunidades tendem a ter valores maiores de FD e de CND à medida que aumenta o número de espécies, mas o mesmo não ocorre para a MD. Por outro lado, evidenciamos pela primeira vez, que a MD de grupos filogeneticamente próximos (Hylidae) mostra uma correlação mais forte com a FD que a CND e a PD, ressaltando a importância de dados advindos da morfometria para o estudo da estrutura de comunidades.

O sinal filogenético refere-se à tendência de espécies estreitamente relacionadas apresentarem maior semelhança entre si do que em relação a táxons mais distantes, refletindo uma história evolutiva compartilhada (Webb et al. 2002). No entanto, a magnitude desse sinal pode variar, com algumas linhagens mantendo traços conservados, enquanto outras apresentam maior divergência. Adicionalmente, os diferentes traços podem responder de forma distinta às pressões seletivas. Por exemplo, tem-se observado que traços comportamentais ou de nicho são mais lábeis que traços fisiológicos e morfológicos (Losos 2008). Em nosso estudo, quantificamos o sinal filogenético em três traços funcionais multivariados de 156 espécies de anuros: Diversidade Morfológica, Nicho Climático e Diversidade Funcional. Os valores de sinal filogenético observados, em ambos os conjuntos amostrais, para a morfologia, nicho climático e diversidade funcional foram relativamente baixos (Tab. 1). Este resultado sugere que tanto a forma, as características de história de vida, e o nicho climático das espécies não são totalmente explicados pelo grau de parentesco filogenético, indicando que fatores evolutivos, como adaptação a diferentes pressões seletivas, podem ter promovido uma diversificação morfológica maior do que a esperada sob um modelo de evolução neutra (Losos 2008) e que as espécies do nosso conjunto de dados, apesar de aparentadas, não apresentam conservadorismo de nicho (Liu et al. 2018, Li et al. 2019, Maltseva et al. 2021). Isso sugere que a evolução do nicho climático de anuros pode ter ocorrido de maneira relativamente independente da filogenia. Estudos recentes indicam que as variações ecológicas observadas em anuros, estão diretamente ligadas à ocupação de micro-habitats, onde pressões seletivas semelhantes promovem características ecológicas adaptativas. Esses padrões de convergência são influenciados tanto pelas pressões seletivas quanto pelo tempo disponível para que a adaptação ocorra (Moen et al. 2013, 2016, Castro et al. 2021). Sendo assim, dada a baixa

estruturação filogenética dos traços ecológicos nos anuros é esperado que a diversidade filogenética seja um pobre indicador da funcionalidade das comunidades.

O aumento no número de espécies em uma comunidade possui efeito direto sobre valores de diversidade (Connell & Orias 1964). De forma geral, em nossos resultados, observamos que o padrão de resposta das medidas de diversidade é similar, quando comparados os conjuntos global e dos hilídeos (Figura 3). Nesse sentido, enquanto a diversidade funcional, diversidade morfológica e de nicho climático apresentam um aumento à medida que o número de espécies cresce nas comunidades, os valores de diversidade filogenética não sofrem alterações significativas (Figura 3). Apesar de a diversidade funcional aumentar inicialmente, observamos uma tendência à estabilização à medida que o número de espécies na comunidade cresce (Figura 3). Embora a FD seja correlacionada com a riqueza de espécies (ver Pavoine et al. 2013, 2017), o resultado observado indica redundância funcional, e conforme espécies são adicionadas, a variedade de funções ecológicas atinge um limite (Lawton & Brown 1994, Rosenfeld 2002). Por outro lado, a relação de aumento observada para diversidade morfológica com o tamanho da comunidade (Figura 3), indica que morfologia pode estar sujeita a limites evolutivos ou ecológicos que restringem a variação morfológica, mesmo com o aumento do número de espécies (Foote 1993, Foote et al. 2016, Schluter 2008). Esse padrão sugere que a adição de novas espécies não necessariamente amplia fortemente a variação morfológica dentro dos conjuntos analisados. Enquanto isso, a diversidade de nicho climático tende a aumentar proporcionalmente ao tamanho da comunidade (Figura 3). Esse padrão pode ser explicado pelo fato de que, conforme aumenta o número de espécies nas comunidades simuladas, a probabilidade de incluir espécies climaticamente mais distintas também cresce (Kleidon et al. 2009, Wiens et al. 2010, Andrew et al. 2021, Huang et al. 2024). Adicionalmente, como as espécies podem apresentar uma ampla faixa de tolerância climática, sua adição à comunidade pode resultar em um grande aumento da diversidade de nicho climático (Quintero & Wiens 2013). A diversidade filogenética parece estar mais relacionada ao grau de parentesco entre as espécies do que à quantidade de espécies presentes em uma comunidade (Faith 1992). Além disso, o aumento no número de espécies nem sempre resulta em um aumento proporcional na diversidade filogenética, especialmente quando as espécies pertencem a linhagens filogenéticas próximas (Miller et al. 2018).

Nosso estudo mostrou que as relações entre a FD e PD não foram significativas, tanto nas simulações do conjunto global com 5 e 10 espécies, quanto nas simulações do conjunto de hilídeos com 5, 10 e 40 espécies (Figuras 4i-1 e 5i-1). Esse resultado é consistente com diversos

trabalhos que analisam a relação entre essas duas dimensões da diversidade. Por exemplo, estudos realizados em comunidades de plantas (Lososová et al. 2016, E-Vojtkó et al. 2023, Hähn et al. 2024), em corais recifais (Wong et al. 2018) e em aves (Devictor et al. 2010) não encontraram uma associação clara entre FD e PD. Em nosso estudo os traços ecológicos estão pouco estruturados na filogenia. Sendo assim, essa fraca associação PD-FD encontrada no nosso conjunto de dados, reforça a ideia de que muitas vezes a história evolutiva não está fortemente associada às funções ecológicas que as espécies desempenham. Por outro lado, observamos que MD-FD foram correlacionadas significativa e positivamente, tanto nas simulações com 5 e 10 espécies do conjunto global, quanto nas simulações com 5, 20 e 40 espécies do conjunto de hilídeos, indicando uma congruência consistente entre essas duas dimensões da diversidade (Figuras 4a-d e 5a-d). Estes resultados ficam evidentes quando se realizam simulações com um grupo monofilético como os hilídeos, sendo a correlação de MD-FD mais intensa que a apresentada por CND-FD e PD-FD. Muitas funções ecologicamente relevantes como, forrageamento, alimentação, locomoção, fuga de predadores, busca de parceiros sexuais e modo reprodutivo dependem da morfologia (Samuels & Van Valkenburgh 2008, Schulte et al. 2004, Ligon et al. 2018, Fraker et al. 2021). Especificamente em anuros, a morfologia está, também, intimamente ligada à grande variedade de habitats e micro-hábitats que eles podem ocupar, os quais demandam adaptações morfológicas específicas. Por exemplo, espécies terrestres/fossoriais, que apresentam membros posteriores mais fortes e curtos devido ao hábito de saltar, em comparação com espécies aquáticas ou arborícolas (Zug 1972, 1978, Enriquez-Urzelai et al. 2015). Sendo assim, alta correlação entre MD-FD, pode ser um indicativo de que as características morfológicas, capturadas pela morfometria 3D, podem ser um bom proxy para estimar a diversidade funcional, pois consegue capturar as variações morfológicas, principalmente dentro de grupos monofiléticos. Uma das principais vantagens da MD é que grande parte das informações estão disponíveis nas coleções biológicas, permitindo o estudo de montagem das comunidades a partir de uma nova perspectiva. Estes resultados abrem novas portas para a utilização da MD como um proxy da FD em grupos monofiléticos, onde a diversidade de formas pode representar adequadamente a diversidade de funções das espécies nas comunidades (Dehling et al. 2016).

Nosso estudo conectou diferentes dimensões da biodiversidade, auxiliando no entendimento da contribuição de diferentes traços ecológicos na FD das comunidades de anfíbios anuros. Aqui, evidenciamos pela primeira vez, que a MD (quantificada a partir de modelos 3D) de comunidades de anuros pertencentes a um clado monofilético (Hylidae),

mostrou uma correlação muito mais forte com a FD quando comparada a PD e CND das espécies. Nossos achados fornecem evidências empíricas para a utilização de dados de morfometria para entender a FD em comunidades, abrindo novas possibilidades para o estudo do funcionamento dos ecossistemas. Entretanto, considerando a ausência de uma correlação consistente entre diferentes níveis taxonômicos, consideramos que a utilização integrada de dados funcionais, climáticos, filogenéticos e morfométricos pode ser fundamental para entender a contribuição de cada uma das dimensões na montagem das comunidades.

## 5. Referências

- Ackerly DD. 2003. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *International Journal of Plant Sciences* 164: S165–S184.
- Adams DC. 2014. A Generalized K Statistic for Estimating Phylogenetic Signal from Shape and Other High-Dimensional Multivariate Data. *Systematic Biology* 63: 685–697.
- Adams DC & Otárola-Castillo E. 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data PARADIS E (Ed.). *Methods Ecol Evol* 4: 393–399.
- Amado TF, Bidau CJ & Olalla-Tárraga MÁ. 2019. Geographic variation of body size in New World anurans: energy and water in a balance. *Ecography* 42: 456–466.
- Andrew SC, Mokany K, Falster DS, Wenk E, Wright IJ, Merow C, Adams V & Gallagher RV. 2021. Functional diversity of the Australian flora: Strong links to species richness and climate MARIA SABATINI F (Ed.). *J Vegetation Science* 32: e13018.
- Benítez HA, Muñoz-Ramírez C, Correa M, Acuña-Rodríguez IS, Villalobos-Leiva A, Contador T, Velásquez NA & Suazo MJ. 2024. Breaking the Law: Is It Correct to Use the Converse Bergmann Rule in *Ceroglossus chilensis*? An Overview Using Geometric Morphometrics. *Insects* 15: 97.
- Blomberg SP, Garland T & Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717–745.
- Brown JH. 1995. *Macroecology*, Chicago: University of Chicago Press, 269 p.
- Buckley LB, Davies TJ, Ackerly DD, Kraft NJB, Harrison SP, Anacker BL, Cornell HV, Damschen EI, Grytnes J-A, Hawkins BA, McCain CM, Stephens PR & Wiens JJ. 2010. Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proc R Soc B* 277: 2131–2138.
- Cadotte MW, Carboni M, Si X & Tatsumi S. 2019. Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? GIBSON D (Ed.). *Journal of Ecology* 107: 2065–2077.

- Cadotte MW, Carscadden K & Mirochnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Cardini A, Jansson A & Elton S. 2007. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography* 34: 1663–1678.
- Carmona CP, De Bello F, Mason NWH & Lepš J. 2016. Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 382–394.
- Castro KMSA, Amado TF, Olalla-Tárraga MÁ, Gouveia SF, Navas CA & Martinez PA. 2021. Water constraints drive allometric patterns in the body shape of tree frogs. *Sci Rep* 11: 1218.
- Ceron K, Sales L, Santana D & Pires M. 2022. Decoupled responses of biodiversity facets driven from anuran vulnerability to climate and land use changes.
- Connell JH & Orias E. 1964. The Ecological Regulation of Species Diversity. *The American Naturalist* 98: 399–414.
- De Bello F, Botta-Dukát Z, Lepš J & Fibich P. 2021. Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species GOSLEE S (Ed.). *Methods Ecol Evol* 12: 443–448.
- De Bello F, Carmona CP, Lepš J, Szava-Kovats R & Pärtel M. 2016. Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia* 180: 933–940.
- De Bello F, Šmilauer P, Diniz-Filho JAF, Carmona CP, Lososová Z, Herben T & Götzenberger L. 2017. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly MÜNKEMÜLLER T (Ed.). *Methods Ecol Evol* 8: 1200–1211.
- De La Cruz-Agüero J, Vergara-Solana FJ & García-Rodríguez FJ. 2015. Geometric morphometrics support the proposed molecular taxonomy for three *Eucinostomus* species (Perciformes: Gerreidae) along the coasts of Mexico. *Zoomorphology* 134: 125–134.
- Dehling DM, Jordano P, Schaefer HM, Böhning-Gaese K & Schleuning M. 2016. Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant-frugivore interactions. *Proc R Soc B* 283: 20152444.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W & Mouquet N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030–1040.
- Díaz S & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Enriquez-Urzelai U, Montori A, Llorente GA & Kalontzopoulou A. 2015. Locomotor Mode and the Evolution of the Hindlimb in Western Mediterranean Anurans. *Evol Biol* 42: 199–209.
- E-Vojtkó A, De Bello F, Lososová Z & Götzenberger L. 2023. Phylogenetic diversity is a weak proxy for functional diversity but they are complementary in explaining community assembly patterns in temperate vegetation. *Journal of Ecology* 111: 2218–2230.

- Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1–10.
- Farré M, Tuset VM, Maynou F, Recasens L & Lombarte A. 2013. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators* 29: 159–166.
- Fick SE & Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Intl Journal of Climatology* 37: 4302–4315.
- Flynn DFB, Mirochnick N, Jain M, Palmer MI & Naeem S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology* 92: 1573–1581.
- Foote AD et al. 2016. Genome-culture coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes. *Nat Commun* 7: 11693.
- Foote M. 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19: 403–419.
- Foster K, Bower L & Piller K. 2015. Getting in shape: habitat-based morphological divergence for two sympatric fishes: Habitat-based morphological divergence. *Biol J Linn Soc Lond* 114: 152–162.
- Fraker ME, Ludsin SA, Luttbeg B & Denver RJ. 2021. Stress hormone-mediated antipredator morphology improves escape performance in amphibian tadpoles. *Sci Rep* 11: 4427.
- Frost DR. 2023. Amphibian Species of the World: an Online Reference.
- Gaston KJ, Chown SL & Evans KL. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35: 483–500.
- Geber MA & Griffen LR. 2003. Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International Journal of Plant Sciences* 164: S21–S42.
- Gower JC. 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27: 857.
- Haddad, C. F., Toledo, L. F., Prado, C. P., Loebmann, D., Gasparini, J. L. & Sazima, I. 2013. Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia = Guide to the amphibians of the Atlantic Forest: diversity and biology, Anolisbooks.
- Hähn GJA et al. 2024. Global decoupling of functional and phylogenetic diversity in plant communities. *Nat Ecol Evol*.
- Harvey PH & Pagel MD. 1991. The Comparative Method in Evolutionary Biology, Oxford University PressOxford.
- Hijmans RJ. 2010. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. 3.6-31.
- Hof C, Rahbek C & Araújo MB. 2010. Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. *Ecography* 33: 242–250.

- Holt RD. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 19659–19665.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J & Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hortal J, De Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM & Ladle RJ. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46: 523–549.
- Huang J, Yu R, Ding Y, Xu Y, Yao J & Zang R. 2024. The Relationship between Trait-Based Functional Niche Hypervolume and Community Phylogenetic Structures of Typical Forests across Different Climatic Zones in China. *Forests* 15: 954.
- Hughes EC, Edwards DP, Bright JA, Capp EJR, Cooney CR, Varley ZK & Thomas GH. 2022. Global biogeographic patterns of avian morphological diversity. *Ecology Letters* 25: 598–610.
- Hutchinson GE & MacArthur RH. 1959. A Theoretical Ecological Model of Size Distributions Among Species of Animals. *The American Naturalist* 93: 117–125.
- Jetz W & Pyron RA. 2018. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nat Ecol Evol* 2: 850–858.
- Jorge JDS, Sales RFD, Kokubum MNDC & Freire EMX. 2015. On the natural history of the Caatinga Horned Frog, *Ceratophrys joazeirensis* (Anura: Ceratophryidae), a poorly known species of northeastern Brazil. *Phylomedusa* 14: 147–156.
- Kamilar JM & Cooper N. 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Phil Trans R Soc B* 368: rstab.2012.0341, 20120341.
- Kendal D, Dobbs C, Gallagher RV, Beaumont LJ, Baumann J, Williams NSG & Livesley SJ. 2018. A global comparison of the climatic niches of urban and native tree populations. *Global Ecol Biogeogr* 27: 629–637.
- Kleidon A, Adams J, Pavlick R & Reu B. 2009. Simulated geographic variations of plant species richness, evenness and abundance using climatic constraints on plant functional diversity. *Environ Res Lett* 4: 014007.
- Kraft NJB & Ackerly DD. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.
- Lawton JH & Brown VK. 1994. Redundancy in Ecosystems. In: SCHULZE E-D & MOONEY HA (Eds), *Biodiversity and Ecosystem Function*, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p.255–270.
- Li M-R, Wang H-Y, Ding N, Lu T, Huang Y-C, Xiao H-X, Liu B & Li L-F. 2019. Rapid Divergence Followed by Adaptation to Contrasting Ecological Niches of Two Closely Related Columbine Species *Aquilegia japonica* and *A. oxysepala* BRYANT D (Ed.). *Genome Biology and Evolution* 11: 919–930.

Ligon RA, Diaz CD, Morano JL, Troscianko J, Stevens M, Moskland A, Laman TG & Scholes E. 2018. Evolution of correlated complexity in the radically different courtship signals of birds-of-paradise PRICE T (Ed.). PLoS Biol 16: e2006962.

Liu H, Ye Z, Liang J, Wang S & Bu W. 2018. Niche divergence of two closely related *Carbula* species (Insecta: Hemiptera: Pentatomidae) despite the presence of a hybrid zone. Ecological Entomology 43: 204–214.

Losos JB. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. Ecology Letters 11: 995–1003.

Lososová Z, Čeplová N, Chytrý M, Tichý L, Danihelka J, Fajmon K, Láníková D, Preislerová Z & Řehořek V. 2016. Is phylogenetic diversity a good proxy for functional diversity of plant communities? A case study from urban habitats DUARTE L (Ed.). J Vegetation Science 27: 1036–1046.

Lososová Z, Šmarda P, Chytrý M, Purschke O, Pyšek P, Sádlo J, Tichý L & Winter M. 2015. Phylogenetic structure of plant species pools reflects habitat age on the geological time scale ZOBEL M (Ed.). J Vegetation Science 26: 1080–1089.

Maestri R, Monteiro LR, Fornel R, De Freitas TRO & Patterson BD. 2018. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape. Ecography 41: 90–100.

Maltseva AL, Varfolomeeva MA, Ayanka RV, Gafarova ER, Repkin EA, Pavlova PA, Shavarda AL, Mikhailova NA & Granovitch AI. 2021. Linking ecology, morphology, and metabolism: Niche differentiation in sympatric populations of closely related species of the genus *Littorina* (*Neritrema*). Ecology and Evolution 11: 11134–11154.

Mcgill B, Enquist B, Weiher E & Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21: 178–185.

Miller JT, Jolley-Rogers G, Mishler BD & Thornhill AH. 2018. Phylogenetic diversity is a better measure of biodiversity than taxon counting. J of Systematics Evolution 56: 663–667.

Mitteroecker P & Gunz P. 2009. Advances in Geometric Morphometrics. Evol Biol 36: 235–247.

Moen DS, Irschick DJ & Wiens JJ. 2013. Evolutionary conservatism and convergence both lead to striking similarity in ecology, morphology and performance across continents in frogs. Proc R Soc B 280: 20132156.

Moen DS, Morlon H & Wiens JJ. 2016. Testing Convergence Versus History: Convergence Dominates Phenotypic Evolution for over 150 Million Years in Frogs. Syst Biol 65: 146–160.

Olalla-Tárraga MÁ, McInnes L, Bini LM, Diniz-Filho JAF, Fritz SA, Hawkins BA, Hortal J, Orme CDL, Rahbek C, Rodríguez MÁ & Purvis A. 2011. Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: global congruence across mammals and amphibians: Cross-taxon congruence in niche conservatism. Journal of Biogeography 38: 2237–2247.

- Oliveira BF, São-Pedro VA, Santos-Barrera G, Penone C & Costa GC. 2017. AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. *Sci Data* 4: 170123.
- Oliveira BF, Scheffers BR & Costa GC. 2020. Decoupled erosion of amphibians' phylogenetic and functional diversity due to extinction ORDONEZ A (Ed.). *Global Ecol Biogeogr* 29: 309–319.
- Paradis E & Schliep K. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R SCHWARTZ R (Ed.). *Bioinformatics* 35: 526–528.
- Parrent JL, Peay K, Arnold AE, Comas LH, Avis P & Tuininga A. 2010. Moving from pattern to process in fungal symbioses: linking functional traits, community ecology and phylogenetics. *New Phytologist* 185: 882–886.
- Pavoine S, Bonsall MB, Dupaix A, Jacob U & Ricotta C. 2017. From phylogenetic to functional originality: Guide through indices and new developments. *Ecological Indicators* 82: 196–205.
- Pavoine S, Gasc A, Bonsall MB & Mason NWH. 2013. Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? PRINZING A (Ed.). *J Vegetation Science* 24: 781–793.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Peterson AT, Soberón J & Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285: 1265–1267.
- Prinzing A. 2016. On the opportunity of using phylogenetic information to ask evolutionary questions in functional community ecology. *Folia Geobot* 51: 69–74.
- Quintero I & Wiens JJ. 2013. What determines the climatic niche width of species? The role of spatial and temporal climatic variation in three vertebrate clades. *Global Ecology and Biogeography* 22: 422–432.
- Raffaella Bravi, Lorenzo Traversetti, & Massimiliano Scalici. 2014. Detecting Intraspecific Character Displacement by Morphological Markers in Riverine-Dwelling Invertebrate Larvae: The Case Study of Head Shape Variability in *Leuctra fusca* (Plecoptera: Leuctridae). *J Basic Appl Sci* 10: 317–320.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M & Walters MB. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143–S164.
- Rosenfeld JS. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156–162.
- Ruane S. 2015. Using geometric morphometrics for integrative taxonomy: an examination of head shapes of milksnakes (genus *Lampropeltis*): Geometric Morphometrics of Milksnakes. *Zool J Linn Soc* 174: 394–413.
- Samuels JX & Van Valkenburgh B. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269: 1387–1411.

- Schlüter D. 2008. The ecology of adaptive radiation, Repr ed., Oxford: Oxford Univ. Press, 288 p.
- Schulte JA, Losos JB, Cruz FB & Núñez H. 2004. The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae\*: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17: 408–420.
- Segura-Hernández L, Barrantes G, Chacón-Madrigal E & García-Rodríguez A. 2023. Species distribution models and climatic niche comparisons provide clues on the geographic origin of a spider invasion in the Americas. *Biol Invasions* 25: 251–265.
- Song Y, Wang P, Li G & Zhou D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica* 34: 85–91.
- Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AAM, Marushia RG & Mirochnick N. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems MOOERS A (Ed.). *Ecology Letters* 15: 637–648.
- Stewart K, Carmona CP, Clements C, Venditti C, Tobias JA & González-Suárez M. 2023. Functional diversity metrics can perform well with highly incomplete data sets. *Methods Ecol Evol* 14: 2856–2872.
- Tilman D. 2001. Functional Diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Elsevier, p.109–120.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA & Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33: 475–505.
- Weiher E, Clarke GDP & Keddy PA. 1998. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. *Oikos* 81: 309.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Jonathan Davies T, Grytnes J, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM & Stephens PR. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310–1324.
- Wiens JJ & Graham CH. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 519–539.
- Wiley DF, Amenta N, Alcantara DA, Ghosh D, Kil YJ, Delson E, Harcourt-Smith W, Rohlf FJ, St. John K & Hamann B. 2005. Evolutionary Morphing. In: *VIS 05. IEEE Visualization*, 2005., Minneapolis, MN, USA: IEEE, p.431–438.
- Wong JSY, Chan YKS, Ng CSL, Tun KPP, Darling ES & Huang D. 2018. Comparing patterns of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in reef coral communities. *Coral Reefs* 37: 737–750.
- Zamudio KR, Bell RC & Mason NA. 2016. Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation, and vertebrate diversification. *Proc Natl Acad Sci USA* 113: 8041–8048.

Zelditch M. 2012. Geometric morphometrics for biologists: a primer, 2nd ed ed., Amsterdam: Elsevier/AP, 478 p.

Zug GR. 1972. Anuran Locomotion: Structure and Function. I. Preliminary Observations on Relation between Jumping and Osteometrics of Appendicular and Postaxial Skeleton. *Copeia* 1972: 613.

Zug GR. 1978. Anuran locomotion-structure and function. *Smithsonian Contributions to Zoology* 1–31.

## **Conclusões gerais**

No primeiro capítulo, nossos achados revelam a necessidade de maiores investimentos em pesquisas com enfoque funcional para vertebrados terrestres, especialmente anfíbios, répteis e mamíferos. A principal lacuna do conhecimento que limita a aplicabilidade dessa abordagem é a escassez de dados sobre características funcionais de muitas espécies, em grande parte devido à ausência de protocolos padronizados para a coleta desses traços.

Dessa forma, enfatizamos a importância de ampliar os investimentos materiais e humanos tanto para o desenvolvimento e implementação de manuais padronizados de protocolos de coleta dos traços quanto para a disseminação dessas informações em bases de dados globais atualizadas. Além disso, reforçamos a necessidade de incorporar a dimensão funcional nos planos de conservação, considerando que os estudos relataram perdas na diversidade funcional dos vertebrados em ecossistemas terrestres e os impactos dessas perdas no funcionamento desses ecossistemas.

Em suma, o segundo capítulo revela que os fatores ambientais (precipitação), os processos históricos (instabilidade ambiental histórica) e os fatores antropogênicos (circularidade dos fragmentos) estão associados com diferentes facetas da diversidade funcional dos anuros da Mata Atlântica no nordeste brasileiro. Diante da ameaça crítica que esses animais vêm enfrentando e das consequências ecossistêmicas e sociais da perda da sua diversidade, é essencial que as ações de conservação do grupo considerem, também, a manutenção da diversidade funcional. Para isso, é fundamental proteger os fragmentos florestais existentes, pois, mesmo em remanescentes pequenos, antropizadas e com menor precipitação, ainda é possível encontrar uma alta riqueza funcional.

Além disso, é essencial monitorar fragmentos mais instáveis, como aqueles sujeitos a alta variação climática histórica e com maior efeito de borda (fragmentos menos circulares), pois essas áreas apresentam maior divergência funcional e, consequentemente, menor redundância de funções, o que pode torná-las mais vulneráveis a perturbações e invasões biológicas, além de já poderem estar em declínio.

Por fim, embora fragmentos com alta precipitação representem atualmente uma preocupação menor em termos de conservação, devido à sua alta redundância funcional e, consequentemente, maior resiliência a distúrbios, é fundamental considerar as mudanças nos

regimes de chuva associadas às mudanças climáticas futuras, que podem aumentar o risco para essas comunidades. Nesse contexto, torna-se urgente a realização de pesquisas sobre diferentes aspectos da diversidade funcional e seus impulsionadores, a fim de preencher essa lacuna de conhecimento.

Por último, o terceiro capítulo do nosso estudo está entre os poucos que buscaram conectar diferentes dimensões da biodiversidade, contribuindo para uma melhor compreensão do papel de diferentes traços ecológicos na diversidade funcional das comunidades de anfíbios anuros. Evidenciamos, pela primeira vez, que a diversidade morfológica, quantificada a partir de modelos 3D, em comunidades simuladas de anuros pertencentes a um clado monofilético (*Hylidae*), apresentou uma correlação muito mais forte com a diversidade funcional do que com a diversidade filogenética e a diversidade de nicho climático das espécies.

Nossos achados fornecem evidências empíricas para o uso de dados morfométricos na compreensão da diversidade funcional em comunidades, abrindo novas perspectivas para o estudo do funcionamento dos ecossistemas. No entanto, dada a ausência de uma correlação consistente entre diferentes níveis taxonômicos, ressaltamos que a integração de dados funcionais, climáticos, filogenéticos e morfométricos pode ser fundamental para entender a contribuição de cada dimensão na montagem das comunidades.

Portanto, ressaltamos a importância de que estudos futuros busquem combinar informações sobre as múltiplas facetas das diferenças ecológicas, morfológicas e de nicho climático, bem como da sua história de diversificação. Essa abordagem integrada pode fornecer um avanço importante na compreensão do grau de contribuição de cada um desses componentes para a coexistência das espécies nas comunidades.

## Apêndices

**Tabela S1.** Matrix de correlação (Pearson) das variáveis preditoras. Bio1: temperatura média anual; Bio4: sazonalidade da temperatura; Bio12: precipitação anual; Bio15: sazonalidade da precipitação; Área: tamanho do fragmento (ha); Isolamento: distâncias médias entre o centroide dos fragmentos (m); Circularidade: índice de circularidade.

Variáveis	Bio4	Bio12	Bio15	Instabilidade	Dossel	Isolamento	Área	Circularidade
Bio1	-0.58	0.49	0.2	-0.06	0.08	-0.35	-0.03	0.35
Bio4		-0.42	-0.65	0.14	-0.04	0.38	0.16	-0.15
Bio12			-0.2	-0.55	0.5	-0.19	-0.05	0.04
Bio15				0.11	-0.41	-0.16	-0.23	0.07
Instabilidade					-0.07	0.05	-0.01	-0.01
Dossel						0.08	0.05	-0.04
Conectividade							0.6	-0.38
Área								-0.33