



**INSTITUTO LATINO-
AMERICANO DE CIÊNCIAS DA
VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-
GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**ANALISANDO A DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ANUROS: DO CONHECIMENTO
SISTEMATIZADO ÀS EVIDÊNCIAS EMPÍRICAS**

LUCAS SOBRAL DOS SANTOS

Foz do Iguaçu

2026



INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS

DA VIDA E DA NATUREZA

**PROGRAMA DE
PÓS-GRADUAÇÃO
EM
BIODIVERSIDADE
NEOTROPICAL**

**ANALISANDO A DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ANUROS: DO CONHECIMENTO
SISTEMATIZADO ÀS EVIDÊNCIAS EMPÍRICAS**

LUCAS SOBRAL DOS SANTOS

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Michel Varajão
Garey

Foz do Iguaçu

2026

S237

Santos, Lucas Sobral dos.

Analisando a diversidade funcional de anuros: do conhecimento sistematizado às evidências empíricas / Lucas Sobral dos Santos. - Foz do Iguaçu, 2026.

76 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical. Foz do Iguaçu - PR, 2026.

Orientador: Michel Varajão Garey.

1. Anfíbios. 2. Anuros - Ontogenia. 3. Herpetologia - Congruência funcional. I. Garey, Michel Varajão. II. Título.

CDU 574.1:597.6

Lucas Sobral dos Santos. **Analisando a diversidade funcional de anuros: do conhecimento sistematizado às evidências empíricas**. 2026. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical.

RESUMO

A ecologia funcional tem se consolidado como uma das abordagens da compreensão sobre a biodiversidade, aprofundando a compreensão sobre os padrões de sua distribuição e dos processos que os estruturam. No contexto Neotropical, os anuros destacam-se como modelos importantes devido ao seu papel em processos ecossistêmicos, sua sensibilidade a gradientes ambientais e por seu distinto ciclo de vida bifásico. Neste trabalho de dissertação divididos em dois capítulos, (1) buscamos compreender como está estruturado o conhecimento científico a respeito da diversidade funcional das comunidades de anuros na América do Sul, identificando, os padrões, lacunas e tendências deste campo científico e a partir do estudo empírico (2), verificar se haveria padrões ontogenéticos nos anuros em um fragmento de Mata Atlântica no estado do Paraná, Brasil. Para buscar essas respostas realizamos uma revisão sistemática cienciométrica e paramétrica da literatura científica sobre a diversidade funcional nas comunidades de anfíbios anuros na América do Sul e realizamos uma avaliação das métricas de riqueza, dispersão e equitabilidade funcional para girinos e adultos de anuros e as comparamos a partir de uma regressão linear e para diferentes tipos de dados de abundância e presença-ausência. Nossas buscas resultaram na seleção de 60 artigos, dos quais a maioria foi publicada no Brasil (76,67%), seguido por Argentina (11,67%), Colômbia (5%), Equador e Peru (1,66% cada). Verificamos o uso de 134 traços funcionais, com predominância de traços relacionados ao comprimento corporal, habitat e modo reprodutivo em anuros adultos (67,49% dos traços), e altura das nadadeiras, comprimento do corpo e posição do disco oral em girinos (32,51% dos traços). A maioria dos estudos (85%) empregou traços de resposta, enquanto apenas um único trabalho (1,67%) focou em traços de efeito, outros utilizaram traços de resposta e efeito (24,43%), evidenciando uma lacuna significativa na compreensão do papel funcional dos anuros nos ecossistemas. Entre os distintos ciclos de vida dos anuros encontramos padrões altamente significativos para riqueza funcional ($p = 2.84E-04$; $R^2 \sim 0,62$) e dispersão funcional ($p = 1.27E-04$; $R^2 \sim 0,77$), e ausente para equitabilidade ($p = 0.222$; $R^2 = 0.10$), para dados de abundância, em que os modelos com dados de presença-ausência tiveram melhor ajuste (R^2 mais alto) que os modelos com dados de abundância. Conclui-se que, apesar do crescimento recente, a pesquisa sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul ainda é incipiente, geograficamente concentrada e metodologicamente conservadora, demandando mais estudos sobre história natural de anuros para que se possa incluir estudos sobre o efeito dessas comunidades de anuros sobre os processos ecossistêmicos em que estão inseridas e maior expansão para ecorregiões e países sub-representados. e que entre os diferentes estágios de vida dos anuros, a quantidade de espaço de características preenchida e a sobreposição dos traços funcionais em comunidades de anuros foram congruentes em sua ontogenia, contudo o espaço funcional desta distribuição não é congruente entre os diferentes estágios dos anuros.

PALAVRAS-CHAVE: Anfíbios; ontogenia; cienciométrica; riqueza funcional; revisão paramétrica; congruência funcional.

1 INTRODUÇÃO GERAL

A ecologia funcional tem desempenhado papel crucial na compreensão dos processos que geram e mantêm os padrões de biodiversidade, ao complementar os estudos ecológicos baseados em diversidade taxonômica relacionados ao funcionamento dos ecossistemas (Shah *et al.*, 2022). Desde suas origens conceituais nas teorias de nicho ecológico (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1957) até os desenvolvimentos contemporâneos (Violle *et al.*, 2007; Levine & Lambers 2009; Blonder *et al.*, 2014; Enquist *et al.*, 2015; Díaz *et al.*, 2016), este campo do conhecimento tem buscado evidenciar como os traços funcionais das espécies, os quais são mensurados ao nível dos indivíduos, podem impactar níveis de organização ecológica dos indivíduos aos ecossistemas (Violle *et al.*, 2007). Os traços funcionais das espécies, dependendo de sua natureza, podem: (1) influenciar as tolerâncias ambientais e exigências de habitat, definindo a distribuição espacial das espécies (Lavorel *et al.*, 1997; Costello *et al.*, 2015; Xie *et al.*, 2015); (2) moldar as interações interespecíficas e intraespecíficas (Davies *et al.*, 2007; Xie *et al.*, 2015); (3) influenciar os padrões de montagem das comunidades em resposta aos gradientes ambientais (Flynn *et al.*, 2009; Alvarez-Grzybowska *et al.*, 2020); e (4) afetar o funcionamento dos ecossistemas (Diaz & Cabido, 2001; Song *et al.*, 2014). Desta forma a compreensão dos conhecimentos de história natural e o seu funcionamento podem revelar os papéis das comunidades nos processos ecossistêmicos, não capturadas completamente quando avaliadas de forma apartadas em si (Thuiller *et al.*, 2006; Mouchet *et al.*, 2010; Millard *et al.*, 2021).

No contexto dos anfíbios anuros, a aplicação da diversidade funcional tem revelado como a transformação de habitats e a diversidade de estratégias ecológicas e funções ecossistêmicas podem influenciar a estruturação dessas comunidades (Ribeiro *et al.*, 2017; Lourenço-de-Moraes *et al.*, 2020; Pereyra *et al.*, 2021). Sendo que os anfíbios anuros são um ótimo modelo ecológico devido ao seu ciclo de vida bifásico, com fases larvais (girinos) e adultas ocupando habitats e desempenhando papéis ecológicos distintos (Wells, 2007; Warne & Crespi, 2015). Esta dicotomia ontogenética os torna particularmente interessantes para investigações funcionais, pois diferentes fases podem afetar e responder distintamente aos mesmos filtros ambientais (Relyea & Hoverman, 2006). Enquanto os girinos são predominantemente consumidores primários em ambientes aquáticos, os adultos atuam como predadores em ambientes terrestres, posicionando-se em diferentes níveis tróficos e exercendo funções ecológicas complementares (Whiles *et al.*, 2006; Bowatte *et al.*, 2013). Neste contexto, o conceito de congruência funcional entre fases do ciclo de vida emerge como fronteira importante na ecologia funcional (Benton *et al.*, 2006; Barton, 2024). Tradicionalmente, a ecologia de populações, comunidades e metacomunidades tem tratado os diferentes estágios ontogenéticos de forma isolada (Perea *et al.*, 2022), evidenciando uma lacuna na compreensão de como os traços funcionais de uma fase (definidos conforme Violle *et al.*, 2007) se relacionam com os de outra. No entanto, é crescente o reconhecimento de que a (in)congruência entre essas fases, frequentemente manifesta como mudanças no nicho ontogenético (Werner & Gilliam, 1984) ou em fortes efeitos residuais (carry-over effects) (Van Allen & Rudolf, 2013) podem ser relevantes para compreender as dinâmicas populacionais, de comunidades (Ramachandran *et al.*, 2023), metacomunidades (He *et al.*, 2022), interações ecológicas e as trajetórias evolutivas (Pélabon *et al.*, 2023). Portanto, investigar até que ponto existe uma sincronia funcional ao longo do desenvolvimento é crucial para uma visão integrada do organismo em seu ambiente.

A comparação sistemática entre métricas de diversidade funcional baseadas em dados de abundância e em presença-ausência permanece pouco explorada na ecologia funcional de anuros, embora seja reconhecido que estas abordagens capturem aspectos complementares da estrutura comunitária (Mouillot *et al.*, 2013; de Bello *et al.*, 2016). Dados de presença-ausência buscam capturar a composição funcional potencial de uma comunidade, refletindo quais funções ecológicas estão representadas no pool de espécies presentes (Ricotta *et al.*, 2016). Essa abordagem é valiosa para identificar a amplitude funcional teórica de uma comunidade e para estudos de larga escala espacial, onde dados de abundância são mais difíceis de obter (Violle *et al.*, 2007; Cadotte *et al.*, 2011). Já os dados de abundância incorporam informações sobre dominância e distribuição das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais das assembleias, permitindo avaliar quais funções podem ser efetivamente prevalentes e, portanto, mais prováveis de impactar os processos ecossistêmicos em intensidade e magnitude (Grime, 1998; Enquist *et al.*, 2015; Mori *et al.*, 2018). A distinção entre dados de presença-ausência e abundância é particularmente relevante para anuros, cujas distintas fases ontogenéticas frequentemente diferem em abundância relativa, densidade populacional e biomassa, podendo contribuir de forma distinta para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos e terrestres (Whiles *et al.*, 2006; Sheridan & Kendrick, 2024).

Recentemente, alguns protocolos foram publicados propondo padronizações na obtenção dos traços funcionais de diferentes grupos taxonômicos (e.g., plantas, Cornelissen *et al.*, 2003; aves, Tobias *et al.*, 2022), incluindo anfíbios anuros (Gómez *et al.*, 2016), foram realizados, contudo, ainda há pouca informação sobre quais traços funcionais dos anfíbios podem influenciar no funcionamento dos ecossistemas (*i.e.*, effect traits) ou quais respondem aos gradientes ambientes (*i.e.*, response traits) (Hocking & Babbitt, 2014; Gonçalves-Souza *et al.*, 2023). É a partir dos traços funcionais que se calcula as diferentes métricas da diversidade funcional das comunidades (Mammola *et al.*, 2021). Em suas diferentes dimensões - riqueza, equabilidade e divergência – buscam captar de maneira independente diferentes aspectos do funcionamento dos ecossistemas. A riqueza funcional descreve o tamanho do espaço funcional ocupado pelas espécies de uma comunidade, ou seja, quais e quanto dos processos ecossistêmicos poderão ser perdidos caso uma espécie ou mais espécies seja perdida (Cadotte *et al.*, 2011; Cook *et al.*, 2019). A equabilidade descreve a regularidade na distribuição das abundâncias das espécies e dissimilaridade no espaço funcional, ou seja, qual o grau de eficácia no uso dos recursos disponíveis dentro do espaço do nicho estudado (Mason *et al.*, 2005; Mouchet *et al.*, 2010). A divergência funcional quantifica a proporção da abundância das espécies com traço funcionais extremos, ou seja, o grau de dispersão das características no espaço funcional, que por sua vez, pode configurar a relação com o quão distantes a abundância das funções estará distribuída no ambiente (Gregorius & Kosmam, 2017). Avanços metodológicos recentes, particularmente a abordagem de hipervolumes n-dimensionais, têm ampliado as limitações de índices tradicionais de diversidade funcional ao capturar a complexidade multidimensional dos traços especialmente relevante para investigar padrões comparativos entre diferentes componentes das assembleias (Mammola & Cardoso, 2020; Mammola *et al.*, 2021).

Apesar dos crescentes avanços nos trabalhos e protocolos desenvolvidos para a área (Matuoka *et al.*, 2020; Gomes *et al.*, 2023; Gonçalves-Souza *et al.*, 2023), inclusive com anfíbios anuros (e.g., Cortes-Gomez *et al.*, 2015; Anunciação *et al.*, 2023; Demartín *et al.*, 2024), grande parte dos estudos ecológicos, incluindo de diversidade funcional (Gonçalves-Souza *et al.*, 2023), se concentram nas regiões temperadas, deixando lacunas significativas no conhecimento

sobre os padrões e a prevalência dos processos ecológicos em comunidades neotropicais (Carvalho *et al.*, 2023). Da mesma forma a diversidade funcional dos anfíbios tem sido menos estudada em comparação a outros grupos taxonômicos como em mamíferos (Kunz *et al.*, 2011) e aves (Whelan *et al.*, 2008), resultando em um conhecimento científico mais superficial e com mais lacunas sobre seu papel nos processos ecossistêmicos (Urbina-Cardona, 2008; Valencia-Aguilar *et al.*, 2013). Estas lacunas evidenciam a necessidade de pesquisas mais abrangentes para elucidar a importância ecológica dos anfíbios na manutenção dos processos ecossistêmicos (Cortéz-Gómez *et al.*, 2015) e compreender os impactos do rápido declínio populacional dos anfíbios em todo o mundo. Essas deficiências de dados são evidentes na região Neotropical, que abriga o maior número de espécies de anfíbios do mundo (Stuart *et al.*, 2004; Luedtke *et al.*, 2023). Portanto, a ampliação da pesquisa na América do Sul é essencial para a conservação e compreensão dos seus ecossistemas complexos e megadiversos.

Diante desse cenário, buscamos apresentar neste trabalho como está estruturado o conhecimento científico a respeito da diversidade funcional das comunidades de anuros na América do Sul, identificando padrões, lacunas e tendências no conhecimento. Utilizamos uma abordagem cienciométrica de revisão paramétrica (Moral-Muñoz *et al.*, 2020; Fonseca *et al.*, 2021) para a obtenção de uma síntese quantitativa das informações obtidas de diferentes pesquisas de maneira a integrar informações de diversos estudos (Lau *et al.*, 1997). A combinação de evidências relevantes entre os estudos favorece a identificação das lacunas, consolidação das tendências emergentes e orientam futuras pesquisas (Trikalinos *et al.*, 2008). Além de permitir uma avaliação da heterogeneidade entre os estudos, o que pode se referir a dissimilaridades metodológicas, epistemológicas e ontológicas entre os estudos (Trikalinos *et al.*, 2008). Dado a importância dos anuros sobre os processos de fluxo de energia, ciclagem de nutrientes, decomposição e bioturbação (Srivastava & Vellend, 2005; Laliberté *et al.*, 2010), consideramos importante a aplicação de técnicas de cienciométrica para identificar os padrões e as lacunas nos estudos de diversidade funcional na América do Sul. Para avaliar nossa hipótese sobre a congruência funcional entre girinos e adultos de anuros utilizando métricas de riqueza, dispersão e equitabilidade funcional, buscamos calcular por meio da abordagem de hipervolumes n-dimensionais, comparando os padrões obtidos a partir de dados de abundância e de presença-ausência, a fim de compreender como cada tipo de dado e cada faceta da diversidade funcional contribui para a inferência sobre os processos ecossistêmicos.

Dedico este trabalho à minha força
Raiza

AGRADECIMENTOS

A todos que compartilharam comigo esse objetivo e este trabalho, a todo suporte de minha família, amigos e camaradas. Ao meu orientador e professores do PPGBN pelas trocas horizontais e aprendizado. Aos meus amigos, amores e colegas de profissão que não puderam ver essa realização. A todo suporte de familiares, amigos e colegas que me receberam em Foz do Iguaçu. As oportunidades de trabalho e vivência junto ao meus amigos e a tudo que tive de abrir mão por essa realização. Agradeço também ao Programa de Bolsa Institucional (PROBIU) da UNILA, ao Laboratório de Ecologia de Metacomunidades (LEMET), aos professores Luiz dos Anjos e Fabio Zanella Farneda do programa de pós-graduação (PPGCB) da universidade estadual de Londrina (UEL) e ao laboratório e Colección Herpetológica da Universidade Nacional de Misiones (Unam) por todo o apoio.

Soberania deveria ser sobre direito a vida

Sabrina Fernandes



INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS

DA VIDA E DA NATUREZA

**PROGRAMA DE
PÓS-GRADUAÇÃO
EM
BIODIVERSIDADE
NEOTROPICAL**

**CAPÍTULO 1: LACUNAS E TENDÊNCIAS DA DIVERSIDADE FUNCIONAL DAS
COMUNIDADES DE ANUROS NA AMÉRICA DO SUL**

LUCAS SOBRAL DOS SANTOS

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Michel Varajão
Garey

Foz do Iguaçu

2026

Lucas Sobral dos Santos^{1,2, 3}; Udo Dias Rossi^{2, 3}; Hector David Fajardo Mejicanos²; Jennifer Viviana Pinilla Caicedo²; Alvaro Herrera Vale^{2, 3}; Jesús Eduardo Guerra Sarmiento²; Fernando Ursen Dias de Souza²; João Victor Gomes Alba²; Ana Alice Aguiar Eleutério³; Wagner Antonio Chiba de Castro³; Michel Varajão Garey³. **Lacunas e tendências da diversidade funcional das comunidades de anuros na América do sul.** 2026. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2026.

Resumo

A ecologia funcional tem se consolidado como uma abordagem complementar à ecologia clássica de comunidades, aprofundando a compreensão sobre os padrões de distribuição da biodiversidade e os processos que os estruturam. No contexto Neotropical, os anuros destacam-se como modelos importantes devido ao seu papel em processos ecossistêmicos e sua sensibilidade a gradientes ambientais, especialmente aqueles de origem antrópica. Neste estudo realizamos uma revisão sistemática cienciométrica e paramétrica da literatura científica sobre a diversidade funcional nas comunidades de anfíbios anuros na América do Sul. Nossas buscas resultaram na análise de 60 artigos, dos quais a maioria foi publicada no Brasil (76,67%), seguido por Argentina (11,67%), Colômbia (5%), Equador e Peru (1,66% cada). Verificamos o uso de 134 traços funcionais, com predominância de traços relacionados ao comprimento corporal, habitat e modo reprodutivo em anuros adultos (67,49% dos traços), e altura das nadadeiras, comprimento do corpo e posição do disco oral em girinos (32,51% dos traços). A maioria dos estudos (85%) empregou traços de resposta, enquanto apenas um único trabalho (1,67%) focou em traços para verificar os efeitos dessas comunidades no ambiente, outros utilizaram traços de resposta e efeito (24,43%), evidenciando uma lacuna significativa na compreensão do papel funcional dos anuros nos ecossistemas. As variáveis preditoras mais frequentemente avaliadas foram: cobertura de dossel, variáveis climáticas e profundidade do corpo d'água. Métricas baseadas em distância foram predominantes (83,33%), com baixa adoção de abordagens baseadas em hipervolume (16,67%). Apenas 16 trabalhos (26,67% dos que avaliaram filogenia) avaliaram a possível existência de sinal filogenético dos traços. Conclui-se que, apesar do crescimento recente, a pesquisa sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul ainda é incipiente, geograficamente concentrada e metodologicamente conservadora, demandando maior diversificação analítica, inclusão de traços de efeito e expansão para ecorregiões e países sub-representados.

Palavras-chave: Anfíbios; atributo funcional; cienciométrica; ecologia funcional; revisão paramétrica; traço funcional.

LISTA DE FIGURAS

- Fig 1.** Fluxograma baseados no protocolo PRISMA (Moher et al., 2009) do processo de identificação, triagem, critérios de inclusão e exclusão dos trabalhos e o número de artigos em cada processo da revisão dos trabalhos envolvendo a diversidade funcional em comunidade de anuros na América do Sul.....23
- Fig 2.** Número de artigos científicos publicados sobre a diversidade funcional das comunidades de anuros ao longo do tempo por países da América do Sul.....24
- Fig 3.** Relação das revistas científicas onde foram publicados os artigos sobre a diversidade funcional nas comunidades de anuros na América do Sul.....25
- .
- Fig 4.** Distribuição percentual dos traços funcionais dos anfíbios anuros por estágio de vida e tipo de atributo funcional considerados nas pesquisas realizadas na América do Sul.....26
- Fig 5.** Frequência dos métodos de obtenção (medidas próprios, bancos de dados ou ambos) dos dados morfológicos e ambientais nos trabalhos de diversidade funcional para as comunidades de anuros na América do Sul.....27
- Fig 6.** Distribuição das variáveis preditoras utilizadas em estudos que buscaram entender a variação na diversidade funcional das comunidades de anuros em estudos realizados na América do Sul.....28
- Fig 7.** Métricas utilizadas nos estudos de diversidade funcional nas comunidades de anuros na América do Sul.....28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Estratégia de busca cienciométrica (A) e paramétrica (B) da revisão de escopo nas bases de dados do Scopus e da Web of Science para as comunidades de anuros da América do Sul.....	18
--	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	15
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3	RESULTADOS.....	24
4	DISCUSSÃO.....	29
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	34
6	REFERÊNCIAS.....	34

LACUNAS E TENDÊNCIAS DA DIVERSIDADE FUNCIONAL DAS COMUNIDADES DE ANUROS NA AMÉRICA DO SUL

Lucas Sobral dos Santos^{1,2, 3}; Udo Dias Rossi^{2, 3}; Hector David Fajardo Mejicanos²; Jennifer Viviana Pinilla Caicedo²; Alvaro Herrera Vale^{2, 3}; Jesús Eduardo Guerra Sarmiento²; Fernando Ursen Dias de Souza²; João Victor Gomes Alba²; Ana Alice Aguiar Eleutério³; Wagner Antonio Chiba de Castro³; Michel Varajão Garey³

1. ls.santos.2023@aluno.unila.edu.br
2. ud.rossi.2024@aluno.unila.edu.br
3. hfajardo80@gmail.com
4. caicedojvp@gmail.com
5. alvarovale.h@gmail.com
6. Jesusgueda@gmail.com
7. fud.souza.2023@aluno.unila.edu.br
8. jvg.alba.2022@aluno.unila.edu.br
9. ana.eleuterio@unila.edu.br
10. wagner.castro@unila.edu.br
11. michel.garey@unila.edu.br

1. Introdução

A diversidade funcional tem expandido a nossa compreensão sobre a ecologia de indivíduos até ecossistemas (Diaz & Cabido, 2001; Violle et al., 2007). Dentro da ecologia funcional, a avaliação da diversidade funcional tem desempenhado papel complementar em várias investigações no campo da ecologia de comunidades e ecossistemas (Calow, 1987; Malaterre et al., 2019; Rosenfield & Muller, 2020), ampliado o entendimento sobre a montagem das comunidades, os padrões de distribuição da biodiversidade (Cianciaruso et al., 2009; Cadotte et al., 2011), dos processos que podem gerar e moldar os padrões de biodiversidade (Mammola et al., 2021; Etard et al., 2022) e dos processos e funcionamento ecossistêmico (Rahman et al., 2024). A área da diversidade funcional tem se tornado uma nova ferramenta para a conservação, seja por seu poder preditivo, mas que dependem fortemente dos estudos de história natural (Mlambo, 2014; Gonçalves-Souza et al., 2023; de Bello et al., 2025) e por

complementar os estudos ecológicos baseados em diversidade taxonômica relacionados ao funcionamento dos ecossistemas (Shah et al., 2022).

Para tanto, a diversidade funcional é baseada nos traços funcionais das espécies (Violle et al., 2007), dependendo de sua natureza, podem: (1) influenciar as tolerâncias ambientais e exigências de habitat, definindo a distribuição espacial das espécies (Costello et al., 2015; Xie et al., 2015); (2) moldar as interações interespecíficas e intraespecíficas (Xie et al., 2015); (3) influenciar os padrões de montagem das comunidades em resposta aos gradientes ambientais (Flynn et al., 2009; Alvarez-Grzybowska et al., 2020); e (4) afetar o funcionamento dos ecossistemas (Diaz & Cabido, 2001; Song et al., 2014). Recentemente, alguns protocolos foram publicados propondo padronizações na obtenção dos traços funcionais de diferentes grupos taxonômicos (e.g., plantas, Carstensen et al., 2003; aves, Tobias et al., 2022), incluindo anfíbios anuros (Cortés-Gómez et al., 2016). Contudo, ainda há pouca informação sobre quais traços funcionais dos anfíbios influenciam no funcionamento dos ecossistemas (i.e., effect traits) ou que respondem aos gradientes ambientes (i.e., response traits) (Gonçalves-Souza et al., 2023). De maneira geral, a avaliação da diversidade funcional nas comunidades busca responder duas perguntas principais: (i) Como as espécies com seus diferentes atributos podem influenciar o funcionamento dos ecossistemas? e (ii) Como os diferentes gradientes ambientais, naturais e antrópicos, podem influenciar na diversidade funcional (Lavorel & Garnier, 2002; Violle et al., 2007; Gutiérrez-Cánovas et al., 2015; Souza-Oliveira et al., 2024).

Apesar dos estudos com os traços funcionais serem muito antigos, a avaliação da diversidade funcional é bem mais recente (Laureto et al., 2015; Malaterre et al., 2019). O desenvolvimento da diversidade funcional ocorreu a partir de métricas tradicionalmente utilizadas (e.g., riqueza e índices de diversidade) para melhor compreender os processos de montagem das comunidades e do funcionamento dos ecossistemas (Díaz & Cabido, 2001; Cianciaruso et al., 2009). A diversidade funcional pode ser compreendida como uma das múltiplas dimensões da biodiversidade, que fornece informações em relação a diversidade de funções exercidas dentro de uma comunidade (Petchey & Gaston, 2006). Contudo, grande parte dos estudos ecológicos, incluindo de diversidade funcional (Matuoka et al., 2020; Gomes et al., 2023; Gonçalves-Souza et al., 2023), se concentram nas regiões temperadas, deixando lacunas significativas no conhecimento sobre os padrões e a prevalência dos processos ecológicos em comunidades neotropicais (Carvalho et al., 2023). Portanto, a ampliação da pesquisa na América do Sul é essencial para a conservação e compreensão dos seus ecossistemas complexos e megadiversos.

Historicamente a diversidade funcional dos anfíbios tem sido menos estudada em comparação com mamíferos e aves (Gonçalves-Souza et al., 2023), resultando em um conhecimento científico mais superficial e com mais lacunas sobre seu papel nos processos ecossistêmicos (Zabala-Forero & Urbina-Cardona, 2021). Estas lacunas evidenciam a necessidade de pesquisas mais abrangentes para elucidar a importância ecológica dos anfíbios na manutenção dos processos ecossistêmicos (Cortés-Gómez et al., 2015) e compreender os impactos do rápido declínio populacional dos anfíbios em todo o mundo. Essas deficiências de dados são evidentes na região Neotropical, que abriga o maior número de espécies de anfíbios do mundo (Luedtke et al., 2023). Diante desse cenário, neste trabalho buscamos apresentar como pode estar estruturado o conhecimento científico a respeito da diversidade funcional das comunidades de anuros na América do Sul, identificando padrões, lacunas e tendências no conhecimento. Utilizamos uma abordagem cienciométrica de revisão paramétrica (Moral-Muñoz et al., 2020; Fonseca et al., 2021) para a obtenção de uma síntese quantitativa das

informações obtidas de diferentes pesquisas de maneira a integrar informações de diversos estudos (Lau et al., 1997). A combinação de evidências relevantes entre os estudos favorece a identificação das lacunas, consolidação das tendências emergentes e orientam futuras pesquisas (Trikalinos et al., 2008). Além de permitir uma avaliação da heterogeneidade entre os estudos, o que pode se referir a dissimilaridades metodológicas, epistemológicas e ontológicas entre os estudos (Trikalinos et al., 2008). Dado a importância dos anuros sobre os processos de fluxo de energia, ciclagem de nutrientes, decomposição e bioturbação (Srivastava & Vellend, 2005; Laliberté et al., 2010), consideramos importante a aplicação de técnicas de cienciométrica para identificar os padrões e as lacunas nos estudos de diversidade funcional na América do Sul.

2. Materiais e métodos

2.1. Delineamento

Realizamos uma busca na literatura sobre a diversidade funcional de anuros na América do Sul. Em nossas buscas não estabelecemos limites temporais e o primeiro artigo a utilizar métricas funcionais com anuros na América do Sul surge no ano de 2011, sendo este o ano definido como marco temporal inicial (De Souza & Eterovick, 2011). Foram incluídos apenas artigos que trabalharam com diversidade funcional de anuros (Lissamphibia: Anura) na América do Sul e foram excluídos artigos que diziam respeito a outras áreas de pesquisa, ou que não incluíram anuros como organismo modelo ou que não calcularam métricas de diversidade funcional.

Os artigos foram compilados usando as bases de dados do Scopus e da coleção completa da Web of Science, que inclui outros periódicos como a Scielo. Para compilação dos trabalhos utilizamos duas rodadas de buscas. A primeira busca com foco em artigos científicos sobre diversidade funcional de forma mais geral, para que pudéssemos avaliar em termos cienciométrico os artigos científicos sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul, e uma segunda rodada de buscas, mais refinada, que tivesse como foco os materiais, métodos e traços funcionais, para que pudéssemos, os avaliar em termos paramétricos.

2.2. Buscas bibliográficas

Para a primeira rodada de buscas utilizamos os seguintes operadores booleanos: (funcional*) AND (diversity*) AND (anura*) AND (Argentina*) OR (Bolívia*) OR (Brasil*) OR (Chile*) OR (Colômbia*) OR (Ecuador*) OR (Guayana*) OR French AND Guayana*) OR (Paraguai*) OR (Peru*) OR (Suriname*) OR (Uruguai*) OR (Venezuela*). Já para a segunda rodada de buscas, utilizamos os seguintes operadores: "functional diversity" OR "functional trait*" OR ecomorpholog*) AND (anura OR amphibia* OR frog OR frogs) AND ("South America" OR Argentina OR Bolívia OR Brasil OR Chile OR Colômbia OR Ecuador OR French Guayana OR Guayana OR Paraguai OR Peru OR Suriname OR Uruguai OR Venezuela). As buscas foram realizadas considerando os títulos, resumos e palavras-chave dos artigos seguindo o protocolo PRISMA (Moher et al., 2009). Para identificar se os artigos encontrados atendiam aos critérios de inclusão e exclusão definidos nesta revisão (Fig 1). Buscamos artigos em inglês, espanhol e português.

A) Estratégia de Busca 1 (Cienciométrica)

Objetivo/ Problema	<p>Questão de pesquisa: <i>Quais são os padrões e lacunas na produção científica sobre diversidade funcional de comunidades de anuros na América do Sul?</i></p>		
	P (População/ Fenômeno)	C (Conceito 1)	C (Conceito 2)
Extração	Diversidade Funcional de Anuros	América do Sul	Países da região
Conversão	Diversidade Funcional AND Anuros	América do Sul AND (Países)	(Lista de Países)
Combinação	functional* + diversity* AND anura*	South America + América del Sur AND Argentina + Bolívia + Brazil + Chile + Colombia + Ecuador + Guyana + "French Guiana" + Paraguay + Peru + Suriname	(Mesma lista integrada ao conceito 1)

		+ Uruguay + Venezuela	
Construção	functional* OR diversity* AND anura* OR amphibia*	"South America" OR Argentina OR Bolivia OR Brazil OR Chile OR Colombia OR Ecuador OR "French Guiana" OR Guyana OR Paraguay OR Peru OR Suriname OR Uruguay OR Venezuela	(Conceito 2 fundido ao Conceito 1 na construção final)
String de Busca (Inglês)	{functional* AND diversity* AND anura*} AND {Argentina OR Bolivia OR Brazil OR Chile OR Colombia OR Ecuador OR "French Guiana" OR Guyana OR Paraguay OR Peru OR Suriname OR Uruguay OR Venezuela}		
String de Busca (Português)	{funcional* AND diversidade* AND anura*} AND {Argentina OR Bolívia OR Brasil OR Chile OR Colômbia OR Equador OR "Guiana francesa" OR Guiana OR Paraguai OR Peru OR Suriname OR Uruguai OR Venezuela}		
String de Busca (Espanhol)	{funcional* AND diversidad* AND anura*} AND {Argentina OR Bolivia OR Brasil OR Chile OR Colômbia OR Ecuador OR "Guayana Francesa" OR Guayana OR Paraguay OR Perú OR Surinam OR Uruguay OR Venezuela}		

B) Estratégia de Busca 2 (Paramétrica)

Objetivo/ Problema	<p>Questão de pesquisa: <i>Quais são os padrões metodológicos e conceituais predominantes nos estudos sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul?</i></p>		
	P (População/ Fenômeno)	C (Conceito 1)	C (Conceito 2)
Extração	Diversidade Funcional (Métodos)	Anuros (Organismo)	Traços / Métricas
Conversão	"Diversidade Funcional" AND Métricas	Anuros AND Traços	Traços Funcionais AND Análise
Combinação	"functional diversity" + "functional trait" + ecomorpholog	anura + amphibia* + frog + frogs	"trait-based" + "functional metric*" + "community assembly"

Construção	"functional diversity" OR "functional trait" OR ecomorpholog	anura OR amphibia* OR frog OR frogs	"trait-based" OR "functional metric*" OR "community assembly" OR "hypervolume" OR "distance-based"
String de Busca (Inglês)	("functional diversity" OR "functional trait" OR ecomorpholog) AND (anura OR amphibia* OR frog OR frogs) AND ("trait-based" OR "functional metric*" OR "community assembly" OR "hypervolume" OR "distance-based")		

String de Busca (Português)	("diversidade funcional" OU "característica funcional" OU ecomorfolog) E (anura OU anfíbio* OU sapo OU sapos) E ("baseado em traços" OU "métrica funcional*" OU "assembleia comunitária" OU "hipervolume" OU "baseado em distância")
String de Busca (Espanhol)	("diversidad funcional" OR "rasgo funcional" OR ecomorfolog) AND (anura OR anfíbio* OR rana OR ranas) AND ("basado en rasgos" OR "métrica funcional*" OR "ensamblaje comunitario" OR "hipervolumen" OR "basado en distancia")

Tabela 1. Estratégia de busca cienciométrica (A) e paramétrica (B) da revisão de escopo nas bases de dados do Scopus e da Web of Science para as comunidades de anuros da América do Sul.

Nossa busca resultou no encontro de 586 artigos. Utilizamos o software Rayyan (Ouzzani et al., 2016) para retirada das duplicatas e aplicação dos critérios de inclusão e exclusão da análise dos artigos. Adotamos como critérios de inclusão os seguintes parâmetros: (i) trabalhos realizados na América do Sul, (ii) em comunidades de anuros, que (iii) calcularam alguma das métricas de diversidade funcional, (iv) publicados em revistas científicas e (v) revisado por pares. Os trabalhos que não atenderam a todos os critérios de inclusão foram excluídos da base de dados. Os artigos que atenderam a todos os critérios de inclusão foram posteriormente lidos integralmente para obtenção das variáveis.

2.3. Revisão cienciométrica

Nos dois conjuntos, de dados o primeiro denominado “cienciométrico”, incluiu as seguintes variáveis: (i) ano da publicação; (ii) país em que o estudo foi realizado; (iii) revista; (iv) ecorregião onde os trabalhos foram realizados de acordo com Olson (2001) e (v) tipo de ambiente onde foram coletados (i.e., lântico e/ou lótico). A partir destas variáveis, buscamos compreender os padrões temporais e espaciais dos estudos com diversidade funcional de anuros na América do Sul e identificar possíveis lacunas, padrões e tendências para a área.

2.4. Revisão paramétrica

O segundo conjunto de dados foi denominado como “paramétrico” e incluiu as seguintes variáveis: (i) traços funcionais utilizados (e.g., largura da boca, comprimento total, preferência de habitat); (ii) identificação pelos autores dos artigos a respeito dos processos ou papel ecossistêmicos relacionados a cada traço funcional avaliado (i.e., sim ou não); (iii) natureza dos traços (i.e., qualitativos, quantitativos ou ambos); (iv) tipo dos traços (i.e., traço de resposta, efeito, ambos ou não informado); (v) número e (vi) natureza de variáveis preditoras (e.g., cobertura de dossel, variáveis climáticas, profundidade do corpo da água); (vii) método analítico utilizado (i.e., distance-based ou hipervolume); indicadores binários (sim ou não) referentes a (viii) composição funcional (*sensu* Petchey & Gaston, 2002); (ix) riqueza funcional (*sensu* Villéger, Mason & Mouillot, 2008); (x) divergência funcional (*sensu* Villéger, Mason & Mouillot, 2008); (xi) equitabilidade funcional (*sensu* Villéger, Mason & Mouillot, 2008); (xii) redundância funcional (*sensu* Rosenfeld, 2002); (xiii) originalidade funcional (*sensu* Pavoine, Ollier & Dufour, 2005); (xiv) dissimilaridade funcional (*sensu* Laliberté & Legendre, 2010); (xv) análise da composição taxonômica (i.e., não ou sim, se sim com dados de abundância ou

presença-ausência); (xvi) estágio de vida dos anuros (i.e., girinos, adultos ou ambos); (xvii) utilização de avaliação da diversidade filogenética (i.e., sim ou não); e para caso de avaliação da diversidade filogenética, (xviii) se houve avaliação do sinal filogenético (sim ou não). Nestas duas últimas categorias objetivamos obter dados referentes a seleção dos atributos e das métricas visando apresentar padrões e identificar lacunas e tendências metodológicas da diversidade funcional de anuros na América do Sul.

2.5. Organização dos dados

Os traços funcionais foram categorizados em morfológicos (e.g., comprimento do corpo e posição dos olhos), fisiológicos (e.g., tempo de desenvolvimento larval e número de ovos por evento reprodutivo) e comportamentais (e.g., habitat e modo reprodutivo). Já as variáveis preditoras foram agrupadas e categorizadas como: altitude; clima (e.g., temperatura, precipitação e sazonalidade); composição e configuração da paisagem (e.g., uso do território, quantidade de corpos d'água); energia (e.g., luminosidade e evapotranspiração); estrutura do habitat (e.g., cobertura do dossel e profundidade do corpo d'água); variáveis físico-químico (e.g., oxigênio dissolvido na água e PH da água); interação biótica (e.g., presença de predadores potenciais); latitude e variáveis espaciais (e.g., distância entre os corpos d'água; distância do fragmento florestal mais próximo).

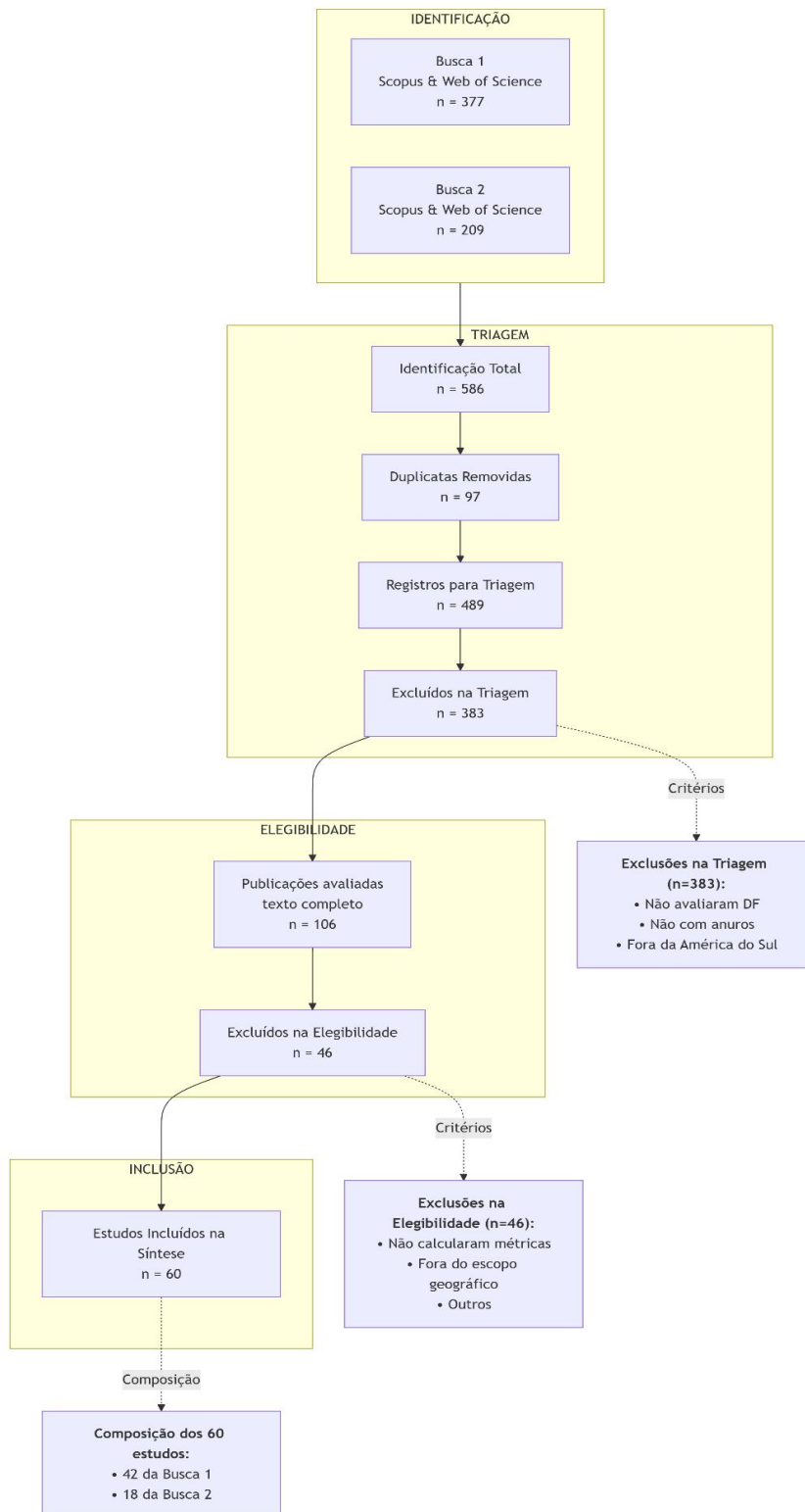


Fig 1. Fluxograma baseado no protocolo PRISMA (Moher et al., 2009) do processo de identificação, triagem, critérios de inclusão e exclusão dos trabalhos e o número de artigos em cada processo da revisão dos trabalhos envolvendo a diversidade funcional em comunidade de anuros na América do Sul.

3. Resultados

3.1 Cienciométrico

Dos 586 artigos encontrados, 97 (16,6%) foram excluídos por estarem duplicados (Fig 1). Excluímos 526 (89,8%) artigos por não corresponderem aos critérios de inclusão, sendo estes retirados da avaliação por não analisarem a diversidade funcional de anuros na América do Sul. A primeira publicação com diversidade funcional de anuros na América do Sul foi publicada no ano de 2011. Após 2011 houve uma tendência de aumento contínuo no número de estudo a partir de 2016, com algumas oscilações, contudo com uma tendencia crescente até o ano de 2025 (Fig 2).

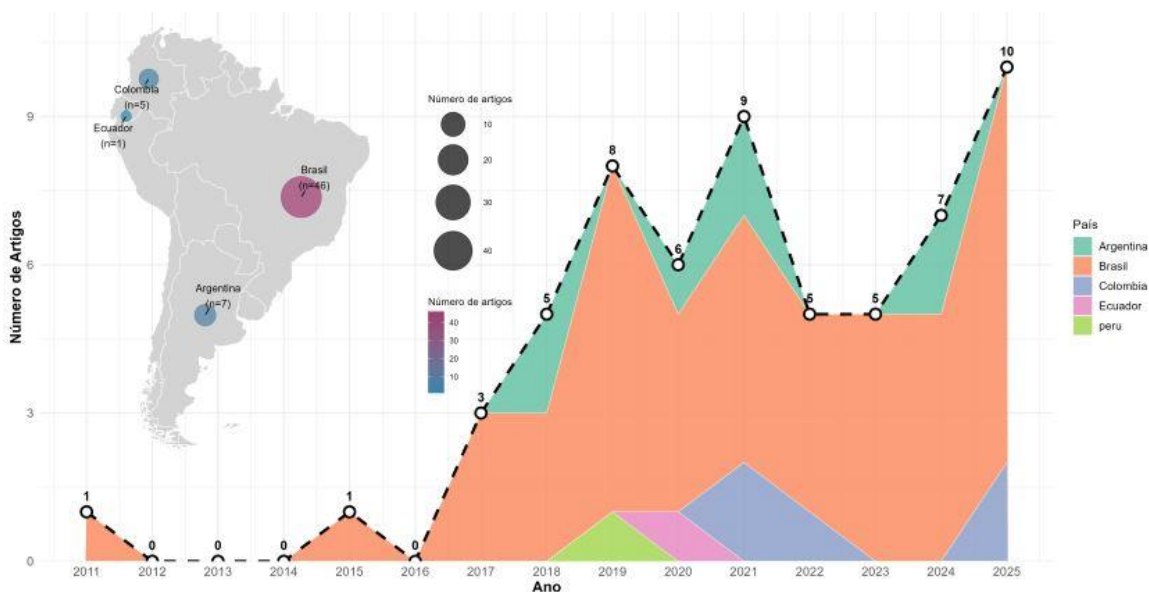


Fig 2. Número de artigos científicos publicados sobre a diversidade funcional das comunidades de anuros ao longo do tempo por países da América do Sul.

O Brasil se destaca no número de publicações com diversidade funcional de anuros com 46 artigos publicados (76,67%), seguido por Argentina com 7 (11,67%), Colômbia 3 (5%), Equador e Peru com um artigo publicado sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul (1,66%) (fig 2). Não encontramos nenhuma publicação sobre a diversidade funcional das comunidades de anuros para os outros oito países da América do Sul.

Os artigos sobre diversidade funcional de anuros realizados na América do Sul foram publicados em 45 revistas (Fig 3). A maior parte dos artigos (n = 4) foi publicado na “Biodiversity and Conservation”. Enquanto 34 revistas (75,56%) publicaram apenas um artigo. Cabe destacar que a maior parte das revistas ou são do Reino Unido (n = 15), dos Países Baixos (n = 9) ou dos Estados Unidos da América (n = 8). As revistas do Reino Unido e dos Países Baixos foram as que mais publicaram sobre a diversidade funcional de anuros na América do Sul, cada uma com 17 artigos publicados na área.

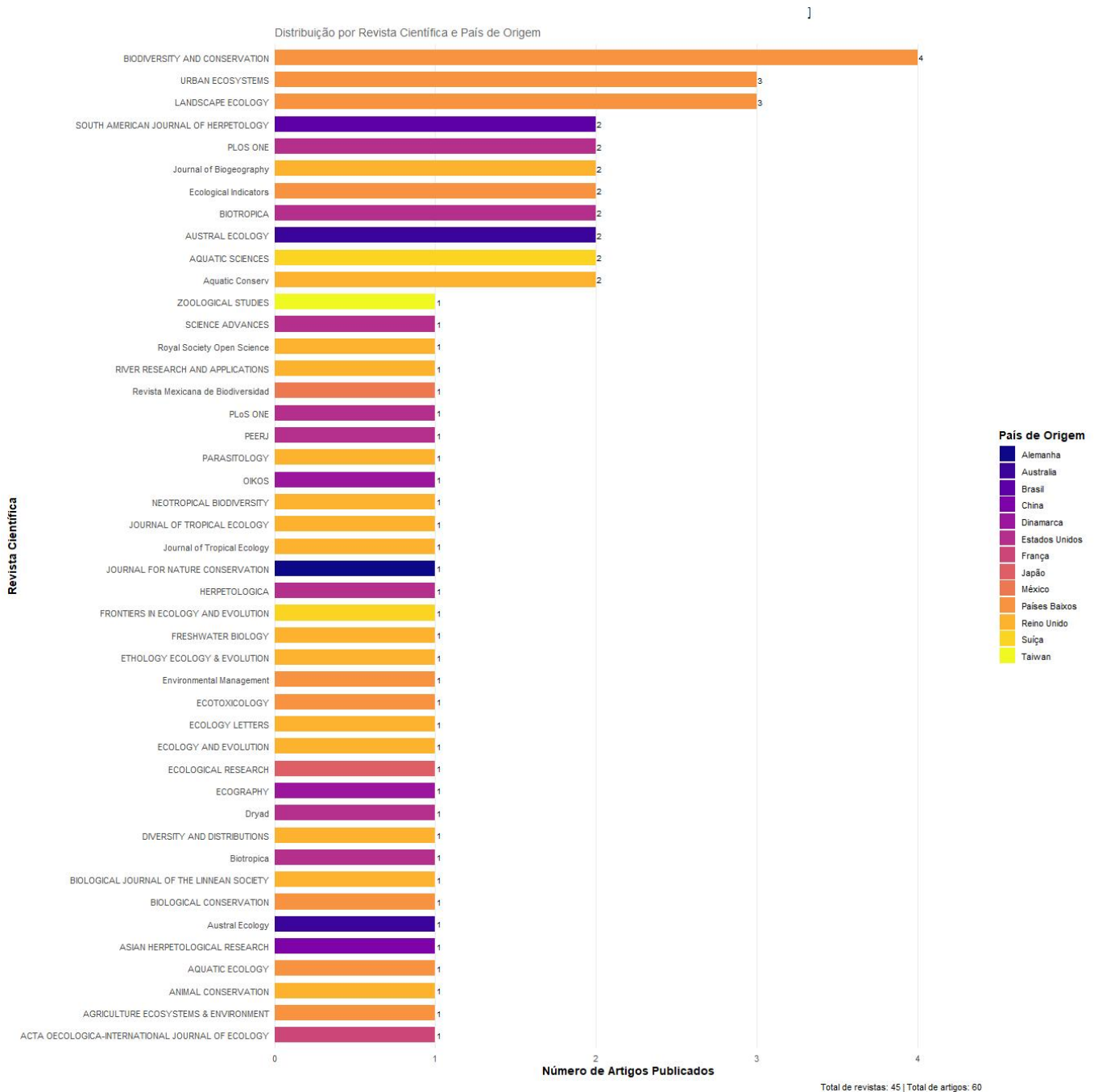


Fig 3. Relação das revistas científicas onde foram publicados os artigos sobre a diversidade funcional nas comunidades de anuros na América do Sul.

A maior parte dos trabalhos foi realizada nas “Florestas tropicais e subtropicais úmidas de folha larga”, que incluem os biomas da Amazônia e Mata Atlântica (63,33%; n = 38). A segunda ecorregião mais estudada foram os “Prados tropicais e subtropicais, savanas e matagais”, que incluem as áreas do Cerrado (28,33%; n = 17), seguido pelas “Pastagens alagadas de áreas abertas” representando principalmente o Pantanal (5%; n = 3) e um único estudo foi conduzido nos “Prados de clima temperado, savanas e arbustos” e um único estudo utilizou dados em uma análise global, que incluía a América do Sul (1,7%; n = 1). A maior parte dos estudos avaliou a diversidade funcional nas comunidades de anuros em ambientes lênticos (27,88% n = 29). As comunidades de ambientes lóticos foram alvo de quatorze estudos (13,46%

n = 14). Em 10 trabalhos os autores não informaram o tipo de ambiente estudado (9,62%). Entre todos os trabalhos os artigos revisados, sete foram realizados em comunidades de anuros de ambientes terrestres (11,67%), em sua maior parte áreas florestais, rurais e urbanas.

2.2. Paramétrico

No total foram utilizados 134 traços funcionais entre adultos e girinos (Fig 4), com uma frequência de uso nos trabalhos entre adultos de 67,49% (n = 274) e de 32,51% para girinos (n = 132). Os mais utilizados em adultos foram: comprimento do corpo, habitat e modo reprodutivo. Para girinos foram altura das nadadeiras, comprimento do corpo e posição do disco oral. Nos trabalhos realizados com os anuros adultos os processos ecossistêmicos mais comumente citados nos artigos foram: dispersão, inferida principalmente através do comprimento do corpo, sucesso reprodutivo e dinâmica de populacional avaliadas através do modo reprodutivo e requerimento e uso do habitat avaliadas pelo tipo de habitat usados pelos anuros. Já nos trabalhos realizados com girinos se destacaram os processos ecossistêmicos relacionados ao requerimento de microhabitats avaliado através do comprimento total e a posição do disco oral, a capacidade de movimentação, bioturbação e relação predador-presa inferidas a partir da altura das nadadeiras. A maior parte dos trabalhos (75%, n = 45) consideraram tanto traços qualitativos como quantitativos. Oito trabalhos avaliaram os traços apenas de maneira qualitativa (13,33%) e sete de maneira quantitativa (11,67%). Contudo, a maior parte dos trabalhos que avaliaram no mesmo estudo os atributos de maneira qualitativa e quantitativa utilizaram somente o comprimento do corpo como atributo quantitativo e os demais qualitativos. A maioria dos trabalhos (85%; n = 51) avaliou a diversidade funcional a partir de traços de resposta. Apenas um único trabalho avaliou traços como sendo de efeito (1,67%), mesma quantidade de trabalho que não informaram se os traços representavam uma resposta das comunidades de anuros ou se seria um efeito dessas comunidades no ambiente. Sete trabalhos consideraram os traços como sendo de resposta e efeito (11,67%).

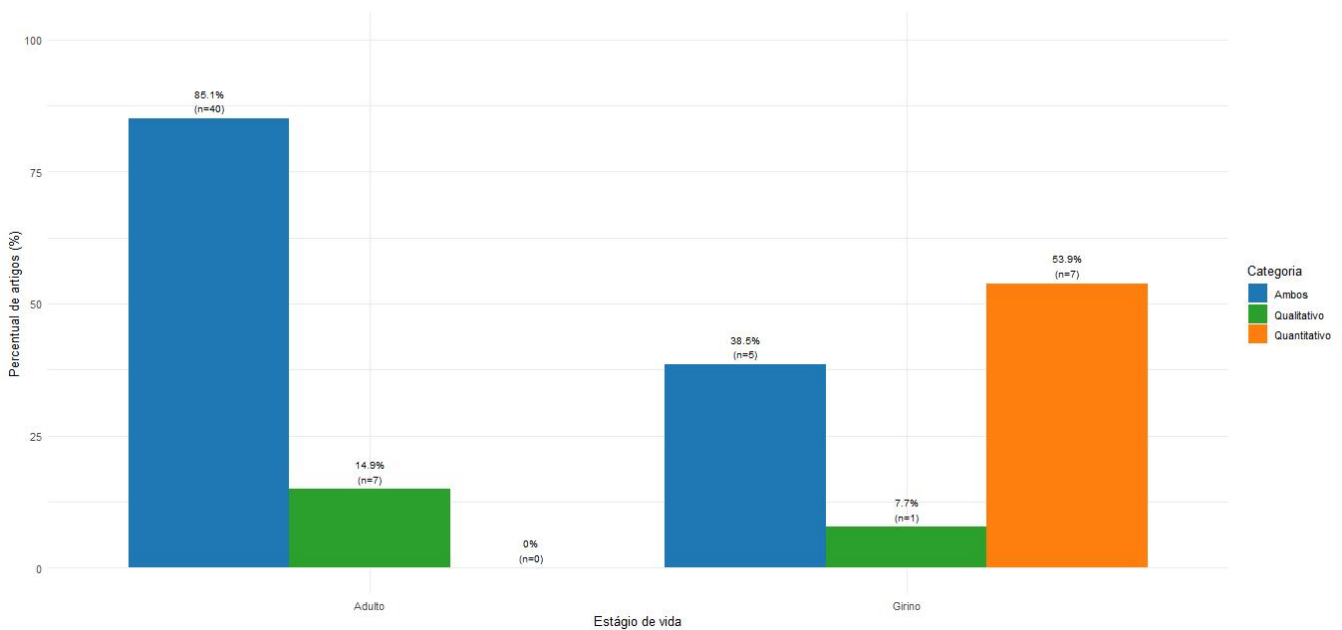


Fig 4. Distribuição percentual dos traços funcionais dos anfíbios anuros por estágio de vida e tipo de atributo funcional considerados nas pesquisas realizadas na América do Sul.

A maior parte dos traços funcionais foram obtidos de forma conjunta, a partir da conjunção de banco de dados disponíveis (AmphibiaWeb) e de medidas próprias obtidas a partir de medidas diretas (Fig 5). A maioria parte dos artigos (78,33% n = 47) relacionaram de alguma forma, os traços funcionais aos processos ecossistêmicos, enquanto treze trabalhos (21,67%) não associaram os traços com processos ecossistêmicos ou com o fitness. Já as variáveis predictoras a maior parte foram tomadas diretamente no ambiente pelos autores do trabalho (Fig 5). As variáveis predictoras utilizadas para entender a variação na diversidade funcional das comunidades de anuros mais utilizadas foram: cobertura do dossel sobre o corpo d'água; o conjunto de 19 variáveis climáticas do WorldClim (i.e., dados de temperatura e precipitação), profundidade do corpo d'água (Fig 6). Já as variáveis relacionadas ao substrato do solo (16,67%; n = 10), as condições físico-químicas da água (11,67%; n = 7) e interações bióticas (3,33%; n = 2) foram pouco exploradas.

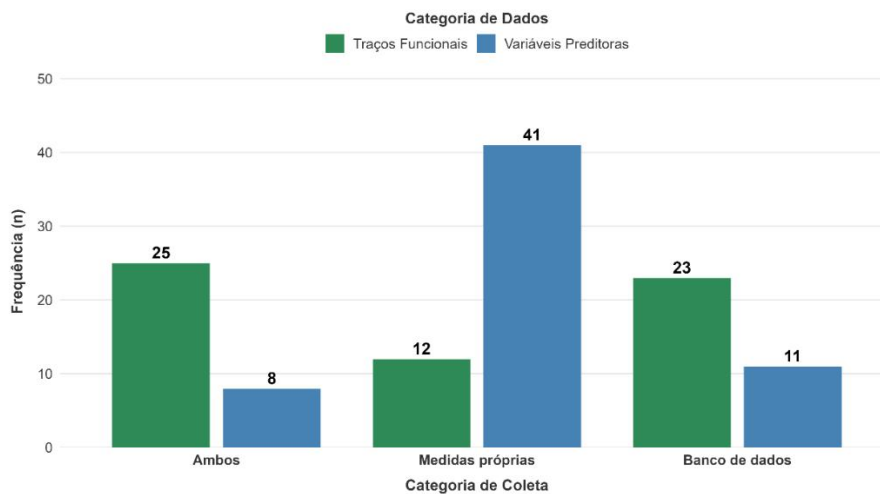


Fig 5. Frequência dos métodos de obtenção (medidas próprios, bancos de dados ou ambos) dos dados morfológicos e ambientais nos trabalhos de diversidade funcional para as comunidades de anuros na América do Sul.

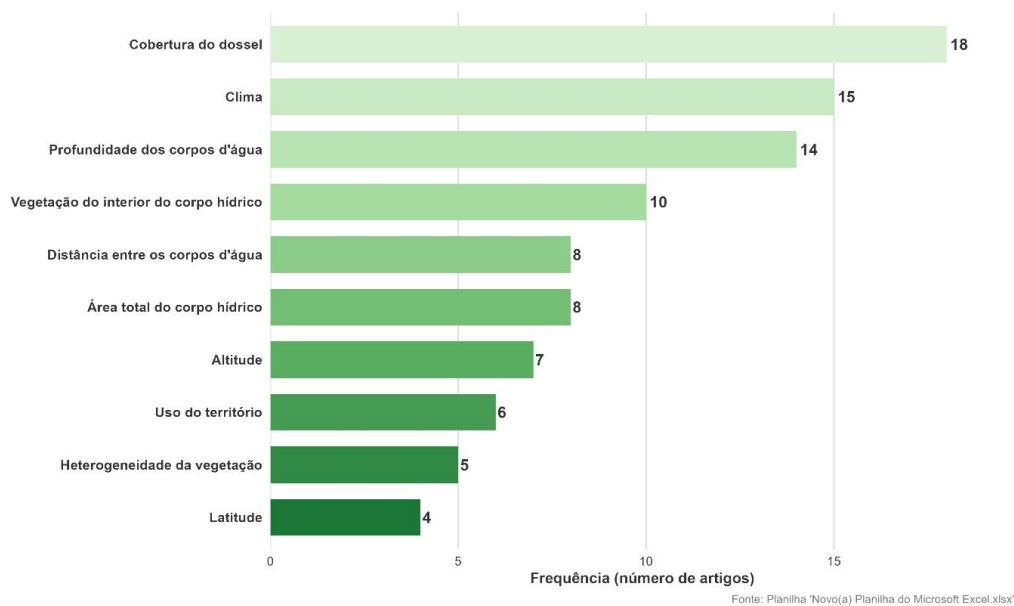


Fig 6. Distribuição das variáveis preditoras utilizadas em estudos que buscaram entender a variação na diversidade funcional das comunidades de anuros em estudos realizados na América do Sul.

2.3. Métricas e integração da biodiversidade

O método analítico mais utilizado para análise da diversidade funcional das comunidades de anuros foram as métricas baseadas em distância (83,33%, n = 50). Já o método de hipervolume foi utilizado em 16,67% (n = 10) das análises da diversidade funcional. As métricas de dispersão funcional (53,33 n = 32), riqueza funcional (45% n = 27) e dissimilaridade funcional (41,67% n = 25) foram as métricas mais utilizadas (Fig 7).

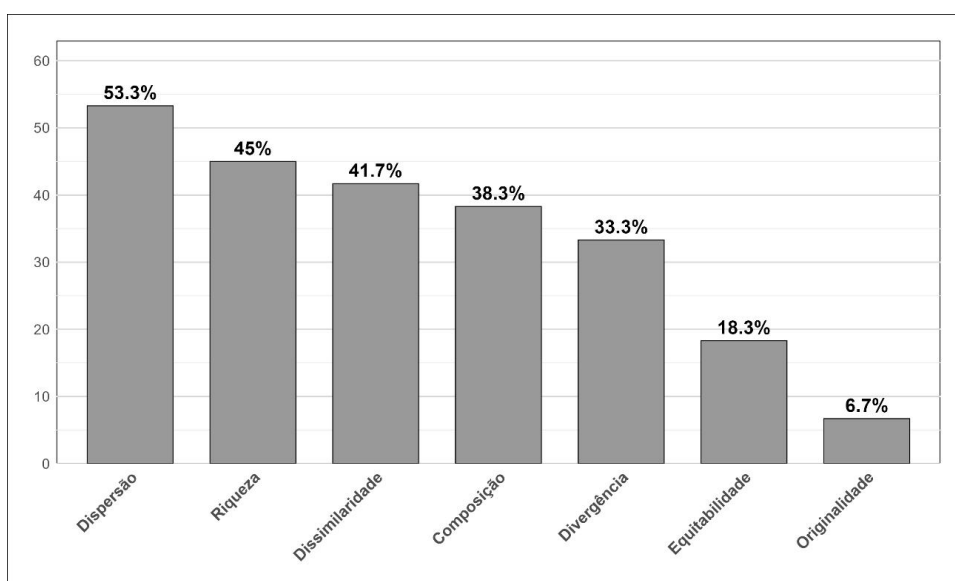


Fig 7. Métricas utilizadas nos estudos de diversidade funcional nas comunidades de anuros na América do Sul.

A maioria dos estudos que avaliaram a diversidade funcional das comunidades de anuros na América do Sul avaliaram também outros parâmetros da estrutura das comunidades. A diversidade taxonômica foi considerada em 81,67% (n = 49) dos trabalhos. A composição de espécies foi também avaliada em 70% (n = 42) dos trabalhos de diversidade funcional, 43,33% (n = 26) utilizaram dados de abundância, 41,67% (n = 25) utilizaram dados de presença-ausência das espécies nas comunidades, e 15% (n = 9) utilizaram tanto dados de abundância como de presença-ausência. Já a diversidade filogenética foi considerada em 40% (n = 24). Em 26,67% (n = 16) dos trabalhos avaliaram a presença de sinal filogenético nos traços funcionais dos anuros, sendo o principal método de avaliação do sinal filogenético dos traços baseados no trabalho de Jetz & Pyron (2018).

4. Discussão

4.1. Quando se publica?

Ao longo dos anos pudemos observar que apesar de haver poucas publicações avaliando a diversidade funcional nas comunidades de anuros da América do Sul, houve um aumento contínuo com algumas variações no número de publicações, contudo o número de trabalhos publicados sobre diversidade funcional nas comunidades de anuros da América do Sul ainda é incipiente quando comparado a outras facetas da ecologia e da biodiversidade (Vasconcelos et al., 2019). Acreditamos que o pequeno número de publicações acerca do tema pode ser explicado pelo fato da área ser relativamente nova (Ochoa-Ochoa et al., 2019). Além disso, as prioridades científicas regionais podem se contrapor a abordagem funcional, de maneira que pode haver outras emergências científicas, resultando em uma priorização na realização de estudos mais focados na história natural, conservação, taxonomia ou mesmo em aspectos mais básicos da ecologia das comunidades (Almeida-Gomes et al., 2019). Portanto, a estabilidade na produção sobre diversidade funcional de anuros sul-americanos indica um campo promissor, porém ainda emergente, que carece de maior incentivo, formação especializada e inserção nas agendas de pesquisa regionais.

4.2. Onde se publica?

A produção científica sobre diversidade funcional nas comunidades de anuros na América do Sul está dispersa entre várias revistas. Contudo, as publicações estão mais concentradas em revistas de países do norte global: Países Baixos, Reino Unido e EUA, principalmente. Apenas uma revista sul-americana (i.e., *South American Journal of Herpetology*) publicou sobre o tema. Este fato reforça a percepção de que a pesquisa realizada na América do Sul depende fortemente de revistas internacionais para ter visibilidade e impacto, sofrendo com o colonialismo científico (Prasad, 2022; Mercer & Simpson, 2023; Bispo, 2024). Vale destacar que a ausência de literatura cinza pode resultar em uma visão incompleta e potencialmente enviesada do conhecimento disponível (Yoshida et al., 2024), especialmente relevante para países do sul global (Kinyanjui et al., 2025) e para a relação entre os atrasos do período de coleta de dados e sua publicação (Nakagawa et al., 2022; Faccenda & Daehler, 2025) ou ainda em estudos com resultados negativos ou nulos não publicados (Wood, 2020).

4.3. onde se coleta?

Verificamos a existência de uma considerável concentração geográfica nos trabalhos com diversidade funcional dos anfíbios na América do Sul. Dos 13 países da América do Sul somente Brasil, Argentina, Colômbia, Equador e Peru publicaram trabalhos sobre a diversidade funcional dos anuros. Resultado semelhante ao encontrado por Teixido e colaboradores (2020)

que demonstram uma grande concentração geográfica e taxonômica, revelando que os resultados aqui encontrados para diversidade funcional de anuros pode estar refletindo um padrão mais amplo da ecologia brasileira e sul-americana, em que a Mata Atlântica e grupos carismáticos (aves, mamíferos) historicamente recebem mais atenção, enquanto outros biomas (Caatinga, Pampa, Pantanal) e grupos (anfíbios, insetos, répteis) permanecem sub-amostrados. O Brasil apresenta um papel de destaque e liderança em estudos de diversidade funcional, especialmente em grupos como anuros (Dalmolin, 2019). O fato de aproximadamente dois terços dos países da América do Sul não terem publicações reflete uma lacuna desigual na produção científica regional, na qual países com maior infraestrutura científica dedicados à ecologia e herpetologia concentram maior volume das publicações (Almeida-Gomes et al., 2019). A ausência de publicações em outros países pode estar associada a falta de financiamento, infraestrutura ou emergências científicas distintas entre os países (Moura & Jetz, 2021). Em conjunto, esses resultados evidenciam que a pesquisa sobre diversidade funcional de anfíbios na América do Sul é fortemente assimétrica e concentrada em alguns poucos países, o que limita a compreensão dos padrões ecológicos e reforça a necessidade da realização de estudos em outros países.

Verificamos uma forte concentração dos estudos (~90%) sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul em apenas duas ecorregiões: “Florestas tropicais e subtropicais úmidas de folha larga” e “Prados tropicais e subtropicais, savanas e matagais”. Apenas quatro das 10 ecorregiões existentes na América do Sul (sensu Olson, 2001), tiveram pelo menos uma comunidade de anuros estudada sob a perspectiva da diversidade funcional. Outras ecorregiões de suma importância como as “florestas tropicais e subtropicais de coníferas”, os “desertos e matagais xéricos” (e.g., Caatinga) e os “Prados e matagais montanhosos”, são exemplos de ecorregiões que até o momento não possuem nenhum estudo sobre a diversidade funcional das comunidades de anuros. Desta forma, a concentração de estudos em alguns locais pode estar associada as densidades demográficas no Brasil que se concentram nas regiões de Mata Atlântica e Cerrado e como isso pode estar sob maior influência de infraestrutura logística e a proximidade com centros de pesquisa (Quintans-Júnior & Gomes, 2024). Fatores logísticos e operacionais, como proximidade a grandes centros de pesquisa (Hopkins, 2007), vias de acesso (Oliveira et al., 2016), custos e segurança podem tornar certos locais menos propícios para amostragem. Além disso, a visibilidade internacional de algumas regiões, como a Amazônia e Mata Atlântica (Vasconcelos et al., 2019) tendem a favorecer a existência de mais estudos nestas áreas. Este viés de amostragem pode ser resultado da limitação de recursos financeiros para realização das pesquisas e pela dificuldade de acesso em locais mais remotos. Em síntese, a forte concentração espacial dos estudos limita a generalização dos padrões observados e reforça a necessidade de ampliar esforços de pesquisa em ecorregiões subamostradas ou não estudadas, para aumentar a compreensão sobre a diversidade funcional de anuros na América do Sul

Sobre os ambientes aquáticos, há maior foco em habitats lênticos (lagos, lagoas, brejos), com poucos estudos em ambientes lóticos (rios e córregos), e ambientes terrestres, muitos trabalhos que não especificam o tipo de ambiente, prejudicando comparações e sínteses mais robustas. No geral, as comunidades existentes em ambientes lóticos seguem subamostradas, assim como, as comunidades de anuros terrícolas e com modo reprodutivo independente de corpos d'água. Ambientes aquáticos possuem um maior volume de estudos pela facilidade de amostragem tanto para os adultos que estão cantando, como os girinos que estão espacialmente restritos ao corpo d'água. O baixo número de estudos com comunidades de anuros terrestres

pode estar se dando pelas perguntas que estão sendo formuladas e pelo próprio delineamento amostral.

4.4. *Traços funcionais e processos ecossistêmicos*

Os traços funcionais mais avaliados nos anuros adultos estão ligados a dispersão, sucesso reprodutivo e uso do habitat (Băncilă et al., 2010), enquanto nos girinos, os traços mais avaliados estão relacionados a uso dos microhabitat, movimentação e interações ecológicas (Kraussman, 1999). A ênfase no comprimento corporal mensurado em sua maioria de forma quantitativa sugere que esse traço linear é uma métrica simples e eficaz, por ser considerada menos propensas a variações metodológicas em estudos de diversidade funcional (Deichmann et al., 2008; Oliveira et al., 2017), o qual está associado tanto à capacidade de locomoção quanto ao processo de bioturbação (Altig, Whiles & Taylor, 2007). O uso do ambiente (i.e., habitat e microhabitat) e o modo reprodutivo, são atributos que refletem os nichos ecológicos das espécies, os quais são fundamentais para a coexistência de espécies (Vitt & Caldwell, 2013) e que podem influenciar diretamente a resiliência de comunidades frente a distúrbios ambientais (Prado & Rossa-Feres, 2014; Ribeiro et al., 2020). A predominância desses traços funcionais pode ser explicada pela sua relação a processos ecossistêmicos-chave, como a ciclagem de nutrientes, a seleção de microhabitats (Ranvestel et al., 2004), a dinâmica de dispersão, e aos modos reprodutivos (Wells, 2019). Além disso, estes traços funcionais são facilmente mensuráveis em trabalhos de campo e já estão consolidados na literatura científica (Wells, 2007; Lourenço-de-Moraes et al., 2020), o que facilita comparações em múltiplas escalas (Dias et al., 2016). A diversidade de traços funcionais utilizados em adultos e girinos de anuros refletem a complexidade ecológica e morfológica desses organismos. Apesar de existirem propostas de padronização nos atributos (e.g., Cortes-Gómez et al., 2016), verificamos que uma ampla gama de atributos vem sendo utilizada nos estudos com comunidade de anuros. Dessa forma, a predominância de determinados traços funcionais reflete tanto sua relevância ecológica quanto a praticidade metodológica, ao mesmo tempo em que evidencia a necessidade de uma seleção mais criteriosa e teoricamente orientada de traços, com base no conhecimento de história natural (Gonçalves-Souza et al., 2023), a fim de ampliar a capacidade explicativa dos estudos sobre diversidade funcional de anuros.

4.5. *Resposta e efeito*

A maior parte dos trabalhos avaliaram a diversidade funcional a partir dos traços funcionais de resposta, evidenciando um interesse maior em buscar compreender como as comunidades de anuros reagem aos gradientes ambientais e as às mudanças nestes ambientes (Dalmolin et al., 2022; Fontana & Zanella, 2023). Contudo, a escassez de estudos com traços funcionais de efeito sugere que, os impactos dos anuros no funcionamento dos ecossistemas estão subexplorados (Lavorel & Garnier, 2002; Carmona et al., 2021) e que podem ter como causa a falta de estudos sobre a história natural (Mlambo, 2014; Gonçalves-Souza et al., 2023; de Bello et al., 2025). Tradicionalmente, os estudos em ecologia funcional têm se concentrado nos traços de resposta (Laureto, Cianciaruso, & Samia, 2015; Moor et al., 2017; Green et al., 2022) por esses traços estarem mais diretamente ligados as respostas dessas comunidades aos impactos das mudanças ambientais, o que é especialmente relevante em regiões como a América do Sul, onde há forte pressão das dinâmicas do desenvolvimento dependente do sistema socioeconômico hegemônico (Zimmerer, 2006; Brondizio et al., 2016; Macêdo, 2023), como pressão de desmatamento para ampliação das áreas de agricultura (Zalles et al., 2021), infraestrutura e urbanização (Simkin et al., 2022) e mineração (Giljum et al., 2022). Por outro lado, avaliar como uma comunidade pode

estar afetando processos ecossistêmicos é mais complexo, exigindo um conhecimento mais aprofundado sobre a história natural das espécies, muitas vezes da necessidade de experimentação ou obtenção de traços mais complexos (i.e., hard traits), o que pode ser um desafio técnico e logístico (Lavorel, & Garnier, 2002; Allan et al., 2015). Além disso, muitos estudos ainda tratam as comunidades como entidades isoladas, sem conectá-las diretamente ao funcionamento do ecossistema, o que pode reforçar o foco em traços de resposta (Violle et al., 2007; Garnier & Navas, 2012; Green et al., 2022). Essa predominância do uso de traços de resposta deixa evidente uma lacuna importante no entendimento do papel funcional dos anuros na manutenção dos processos ecossistêmicos desempenhados pelas comunidades de anuros sul-americanos.

4.6. *Variáveis resposta*

As variáveis preditoras da diversidade funcional das comunidades de anuros sul-americanas mais utilizadas foram pertencentes a três classes: estruturais do habitat, climáticas e da paisagem circundante. Há um reconhecimento da importância da estrutura do habitat, levando em consideração a frequência do uso da cobertura de dossel como variável preditora, que está diretamente associada a disponibilidade de luz e nutrientes e à modulação da temperatura da água, influenciando na quantidade e qualidade dos produtores primários, com reflexos no crescimento e desenvolvimento dos consumidores e no fluxo de energia algas-girinos (Sturner et al., 1997; Sturner & Elser, 2002; Rowland et al., 2016). Observamos uma escassez de estudos avaliando variáveis físico-químicas da água, bem como de contaminantes e interações bióticas, esses fatores são reconhecidamente importantes na estruturação das comunidades de anuros (Relyea, 2005; Egea-Serrano et al., 2012; Stemp et al., 2022) e, por isso, recomendamos que estudos futuros incluam essas variáveis para aumentar o poder de compreensão de resposta da diversidade funcional em relação aos gradientes ambientais naturais e antrópicos.

4.7. *Na falta da história se repetem as contradições*

A desvalorização dos estudos de história natural, frequentemente percebidos como "tradicionais" ou "descritivos" diante do apelo de abordagens de alto rendimento (Tewksbury et al., 2014), produz uma contradição central na ecologia funcional contemporânea. A associação central entre os traços de efeito e de resposta para conectar mudanças ambientais a processos ecossistêmicos (Díaz & Cabido, 2001; Ordonez & Svenning, 2020) com tantas lacunas sobre a biologia das espécies (Mlambo, 2014). Sem isso, a ecologia funcional corre o risco de operar com uma "caixa-preta", na qual traços são selecionados por sua disponibilidade em bancos de dados, não por sua relevância ecológica (Gonçalves-Souza et al., 2023; de Bello et al., 2025). Esta contradição não é acidental, mas reflete uma tensão mais ampla entre modos de produção do conhecimento (Lewontin, 1979). Gould e Lewontin (1979) criticaram a tendência de transformar abstrações heurísticas em propriedades ontológicas do mundo natural. No contexto da diversidade funcional, essa tensão se manifesta de maneira aguda: a separação entre traços de resposta e traços de efeito, embora heurística, corre o risco de se tornar mais uma reificação se não for ancorada em conhecimento substantivo sobre como os organismos realmente funcionam em seus ecossistemas (Levins & Lewontin, 1985, 2007).

4.8. *Padronizações vs pluralidades das Métricas e métodos de análise do espaço funcional*

Observamos que a maioria dos estudos com diversidade funcional utilizou métricas baseadas em distância. O uso majoritário destas métricas pode estar associado ao fato de que elas foram as primeiras a serem desenvolvidas (Petchev & Gaston, 2002; Manson et al., 2005) e

serem mais acessíveis computacionalmente (Faith et al., 1987; Legendre & Legendre, 2012). As métricas baseadas no hipervolume funcional ainda são pouco explorados nas comunidades de anuros da América do Sul, possivelmente por serem mais recentes e computacionalmente exigentes. Contudo, as métricas baseadas em hipervolume fornecem uma representação mais robusta sobre os nichos funcionais em comparação com os métodos baseados em distância (Mouchet et al., 2010; Blonder, 2018). Além disso, a maioria dos estudos utilizou uma ou duas métricas para avaliar a diversidade funcional de anuros na América do Sul, o que pode indicar que os estudos ainda exploram parcialmente o potencial da abordagem funcional. Observamos que muitos estudos buscam comparações entre comunidades, e para tanto, utilizam métricas como dissimilaridade ou riqueza funcional (Díaz et al., 2007; Benício et al., 2021). Contudo, sabendo que a diversidade funcional possui diferentes facetas e que cada uma delas captura uma informação diferente (Manson et al., 2005; Malaterre et al., 2019; Mammola et al., 2021), a predominância de métodos baseados em distância e o uso majoritário de uma única métrica para avaliar a diversidade funcional revelam uma abordagem ainda conservadora e limitada em função de todo o potencial existente na análise da diversidade funcional de anuros na América do Sul e apresenta uma discussão em aberto entre a necessidade de uma demanda legítima por comparabilidade entre estudos para reprodutibilidade analítica ou por uma maior pluralidade dos materiais e métodos analíticos, a fim de capturar e explorar um maior potencial da abordagem funcional de comunidades de anuros sul-americanos. Diante deste recorte histórico recomendamos uma maior diversificação analítica da diversidade funcional visando uma compreensão mais ampla das dimensões funcionais das comunidades de anuros.

4.9. *Integração funcional e taxonômica*

A maior parte dos trabalhos de diversidade funcional das comunidades de anuros na América do Sul avaliou outros parâmetros da estrutura das comunidades, principalmente a riqueza e a composição de espécies. Isso demonstra que os estudos de diversidade funcional frequentemente integram informações taxonômicas para uma melhor compreensão dos padrões e processos que atuam na distribuição da biodiversidade de anuros (Petchey & Gaston, 2002; Mouillot et al., 2013; Galindo-Urbe et al., 2022). De maneira geral, estes estudos focaram em avaliar se comunidades com maior número de espécies também apresentam maior diversidade funcional, visando avaliar de maneira independente a contribuição da diversidade funcional na estruturação das comunidades (Forero & Urbina-Cardona, 2021; Demartín et al., 2024). A avaliação de diferentes parâmetros da estrutura das comunidades é ponto que julgamos positivo, pois permite uma compreensão mais ampla dos processos que geram e mantem os padrões de diversidade.

4.10. *Integração funcional e filogenética*

Metade dos estudos que analisam diversidade funcional de anuros na América do Sul também avaliaram parâmetros da diversidade filogenética, refletindo a tendência da área da diversidade funcional de considerar não apenas as espécies que compõe as comunidades de anuros e seus traços, mas suas histórias evolutivas (Campos et al., 2017; Ceron et al., 2019; Fontana et al., 2023). Isso pode estar ocorrendo pelo desenvolvimento de ferramentas e dados filogenéticos disponíveis, que se tornaram mais acessíveis recentemente, permitindo que ecólogos integrem essas análises em seus trabalhos funcionais (Tucker et al., 2017). Contudo, apenas um terço dos estudos avaliou a presença de sinal filogenético nos traços funcionais analisados, ou seja, se os traços funcionais possuem padrão de herança evolutiva, indicando que espécies próximas filogeneticamente tendem a ter traços semelhantes (Blomberg et al., 2003). A

existência de um sinal filogenético nos traços funcionais é importante para verificar se os traços são filogeneticamente conservados, desse modo, a diversidade funcional pode ser prevista pela diversidade filogenética ou se não são conservados indicando que cada métrica captura um aspecto diferente da montagem de comunidades (Cianciaruso et al., 2009; Lourenco-de-Moraes et al., 2019). A integração entre diversidade funcional e diversidade filogenética em quase metade dos estudos demonstra um avanço na compreensão da ecologia funcional das comunidades de anuros na América do Sul (Ribeiro et al., 2017; Ceron et al., 2023). Embora a análise do sinal filogenético ainda seja subexplorada, limitando interpretações mais profundas sobre a origem evolutiva dos traços funcionais observados. Assim, ignorar as relações filogenéticas em análises de diversidade funcional pode levar a estimativas imprecisas, redução do poder estatístico e aumento das taxas de erro, especialmente quando os atributos possuem um sinal filogenéticos (Li & Ives, 2017). Deste modo, a avaliação da existência de sinal filogenético é importante para uma melhor compreensão da diversidade funcional nas comunidades de anuros na América do Sul.

5. Conclusão

Este estudo evidenciou que a pesquisa sobre diversidade funcional de anuros na América do Sul ainda se encontra em estágio emergente e apresenta marcantes assimetrias geográficas, temáticas e metodológicas. A produção científica concentra-se majoritariamente no Brasil e em duas ecorregiões (Florestas Tropicais Úmidas e Savanas), deixando vastas áreas do continente sem qualquer representação. A predominância de estudos em ambientes lênticos e a escassa investigação sobre comunidades terrícolas ou de ambientes lóticos revelam viés amostral que limita a compreensão da diversidade funcional do grupo. Do ponto de vista metodológico, observa-se forte dependência de traços de resposta e de métricas baseadas em distância, com pouca exploração de traços de efeito e de abordagens mais integrativas, como as baseadas em hipervolume. Apesar da frequente associação entre traços funcionais e processos ecossistêmicos, a rara avaliação do sinal filogenético e a seleção não padronizada e concomitantemente restrita de atributos dificultam comparações, generalizações e especificidades. Os resultados reforçam a necessidade de: i) ampliar o escopo geográfico e ecorregional dos estudos, incluindo países e biomas ainda negligenciados, como a Caatinga, desertos andinos e formações de coníferas; ii) diversificar os métodos analíticos, incorporando métricas baseadas em hipervolume e análises que considerem a realizar medidas próprias que capturem as variações morfológicas reais das comunidades de anuros; iii) incentivar pesquisas que avaliem traços de efeito, elucidando o papel causal dos anuros nos processos ecossistêmicos; iv) promover a padronização de protocolos para coleta de traços funcionais, facilitando sínteses continentais; v) integrar sistematicamente dimensões filogenéticas às análises funcionais, avaliando o sinal filogenético para melhor interpretação dos processos de montagem das comunidades. Superar essas lacunas é fundamental para consolidar a ecologia funcional como ferramenta robusta na compreensão da dinâmica das comunidades de anuros neotropicais, fornecendo bases científicas mais sólidas para sua conservação frente às rápidas transformações ambientais.

6. Referências

Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., ... & Fischer, M. (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology letters*, 18(8), 834-843.

- Almeida-Gomes, M., Vieira, M. V., Rocha, C. F., & Melo, A. S. (2019). Habitat amount drives the functional diversity and nestedness of anuran communities in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica*, 51(6), 874-884.
- Altig, R., Whiles, M. R., & Taylor, C. L. (2007). What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater biology*, 52(2), 386-395.
- Alvarez-Grzybowska, E., Urbina-Cardona, N., Córdova-Tapia, F., & García, A. (2020). Amphibian communities in two contrasting ecosystems: functional diversity and environmental filters. *Biodiversity and Conservation*, 29(8), 2457-2485.
- Băncilă, R. I., Hartel, T., Plăiașu, R., Smets, J., & Cogălniceanu, D. (2010). Comparing three body condition indices in amphibians: a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), 558-562.
- Benicio, R. A., Provete, D. B., Lyra, M. L., Heino, J., Haddad, C. F., Rossa-Feres, D. D. C., & da Silva, F. R. (2021). Differential speciation rates, colonization time and niche conservatism affect community assembly across adjacent biogeographical regions. *Journal of Biogeography*, 48(9), 2211-2225.
- Bispo, M. D. S. (2024). Implications of Academic Colonization in Brazilian Scientific Journals in Administration. *Revista de Administração Contemporânea*, 28(01), e240049.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745.
- Blonder, B. (2018). Hypervolume concepts in niche-and trait-based ecology. *Ecography*, 41(9), 1441-1455.
- Brondizio, E. S., O'Brien, K., Bai, X., Biermann, F., Steffen, W., Berkhout, F., ... & Chen, C. T. A. (2016). Re-conceptualizing the Anthropocene: A call for collaboration. *Global Environmental Change*, 39, 318-327.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079-1087.
- Calow, P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1(1), 57-61.
- Campos, F. S., Lourenço-de-Moraes, R., Llorente, G. A., & Solé, M. (2017). Cost-effective conservation of amphibian ecology and evolution. *Science Advances*, 3(6), e1602929.
- Carmona, C. P., Tamme, R., Pärtel, M., de Bello, F., Brosse, S., Capdevila, P., ... & Toussaint, A. (2021). Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Science advances*, 7(13), eabf2675.
- Carstensen, D. W., Lessard, J. P., Holt, B. G., Krabbe Borregaard, M., & Rahbek, C. (2013). Introducing the biogeographic species pool. *Ecography*, 36(12), 1310-1318.
- Carvalho, R. L., Resende, A. F., Barlow, J., França, F. M., Moura, M. R., Maciel, R., ... & Daly, D. (2023). Pervasive gaps in Amazonian ecological research. *Current Biology*, 33(16), 3495-3504.

- Ceron, K., Oliveira-Santos, L. G. R., Souza, C. S., Mesquita, D. O., Caldas, F. L., Araujo, A. C., & Santana, D. J. (2019). Global patterns in anuran–prey networks: structure mediated by latitude. *Oikos*, *128*(11), 1537-1548.
- Ceron, K., Sales, L. P., Santana, D. J., & Pires, M. M. (2023). Decoupled responses of biodiversity facets driven from anuran vulnerability to climate and land-use changes. *Ecology Letters*, *26*(6), 869-882.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009). Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, *9*, 93-103.
- Cortes-Gomez, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Valencia-Aguilar, A., & Ladle, R. J. (2015). Funciones ecológicas de los anfibios y reptiles neotropicales: una revisión. *Universitas Scientiarum*, *20*(2), 229-245.
- Cortes-gómez, A. M.; Ramírez, M. P.; Urbina, N. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en anfibios. 126-179. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones: Salgado-Negret, B (Ed). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2015.
- Costello, M. J., Claus, S., Dekeyser, S., Vandepitte, L., Tuama, É. Ó., Lear, D., & Tyler-Walters, H. (2015). Biological and ecological traits of marine species. *PeerJ*, *3*, e1201.
- Dalmolin, D. A. (2019). Estrutura taxonômica, funcional e filogenética de metacomunidades de anuros do extremo sul do Brasil.
- Dalmolin, D. A., dos Santos, T. G., Tozetti, A. M., & Pereira, M. J. R. (2022). Environmental descriptors and reproductive modes drive multiple facets of tadpole diversity in subtropical temporary ponds. *Aquatic Ecology*, *56*(4), 951-971.
- de Bello, F., Fischer, F. M., Puy, J., Shipley, B., Verdú, M., Götzenberger, L., ... & Garnier, E. (2025). Raunkiaeran shortfalls: Challenges and perspectives in trait-based ecology. *Ecological monographs*, *95*(2), e70018.
- De Souza, A. M., & Eterovick, P. C. (2011). Environmental factors related to anuran assemblage composition, richness and distribution at four large rivers under varied impact levels in southeastern Brazil. *River Research and Applications*, *27*(8), 1023-1036.
- Deichmann, J. L., Duellman, W. E., & Williamson, G. B. (2008). Predicting biomass from snout–vent length in New World frogs. *Journal of Herpetology*, *42*(2), 238-245.
- Demartín, R. P., Ghirardi, R., & López, J. A. (2024). Amphibian diversity across an urban gradient in southern South America. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *12*, 1461147.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(11), 646-655.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, *529*(7585), 167-171.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F. S., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., & Grigulis, K. (2007). Functional diversity—at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Terrestrial ecosystems in a changing world*, 81-91.

- Egea-Serrano, A., Relyea, R. A., Tejedo, M., & Torralva, M. (2012). Understanding of the impact of chemicals on amphibians: a meta-analytic review. *Ecology and evolution*, 2(7), 1382-1397.
- Etard, A., Pigot, A. L., & Newbold, T. (2022). Intensive human land uses negatively affect vertebrate functional diversity. *Ecology Letters*, 25(2), 330-343.
- Faccenda, K., & Daehler, C. C. (2025). Long delays in identification and publication of naturalized species: a case study of introduced grasses in Hawai 'i. *NeoBiota*, 99, 265-283.
- Faith, D. P., Minchin, P. R., & Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69, 57-68.
- Flynn, D. F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., ... & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1), 22-33.
- Fonseca, C. R., Paterno, G. B., Guadagnin, D. L., Venticinque, E. M., Overbeck, G. E., Ganade, G., ... & Weisser, W. W. (2021). Conservation biology: four decades of problem-and solution-based research. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(2), 121-130.
- Fontana, R. B., Zanella, N., & Hartz, S. M. (2023). Leaf-litter anurans in an agricultural landscape in the Araucaria Forest: A case study for southern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 29(1), 27-37.
- Galindo-Urbe, D. M., Hoyos-Hoyos, J. M., 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.
- Garnier, E., & Navas, M. L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 365-399.
- Giljum, S., Maus, V., Kuschnig, N., Luckeneder, S., Tost, M., Sonter, L. J., & Bebbington, A. J. (2022). A pantropical assessment of deforestation caused by industrial mining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(38), e2118273119.
- Gomes, L. C., Dias, R. M., Ruaro, R., & Benedito, E. (2023). Functional diversity: A review on freshwater fish research. *Neotropical Ichthyology*, 21(02), e230022.
- Gonçalves-Souza, T., Chaves, L. S., Boldorini, G. X., Ferreira, N., Gusmão, R. A., Perônico, P. B., ... & Teresa, F. B. (2023). Bringing light onto the Raunkiæran shortfall: A comprehensive review of traits used in functional animal ecology. *Ecology and Evolution*, 13(4), e10016.
- Gonçalves-souza, Thiago et al. Bringing light onto the Raunkiæran shortfall: A comprehensive review of traits used in functional animal ecology. *Ecology and Evolution*, v. 13, n. 4, p. e10016, 2023.
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of san marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, 205, 79.

- Green, S. J., Brookson, C. B., Hardy, N. A., & Crowder, L. B. (2022). Trait-based approaches to global change ecology: moving from description to prediction. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1971), 20220071.
- Gutiérrez-Cánovas, C., Sánchez-Fernández, D., Velasco, J., Millán, A., & Bonada, N. (2015). Similarity in the difference: changes in community functional features along natural and anthropogenic stress gradients. *Ecology*, 96(9), 2458-2466.
- Hopkins, M.J.G. (2007) Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 34, 1400–1411.
- Jetz, W., & Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature ecology & evolution*, 2(5), 850-858.
- Kinyanjui, L. W., Patel, A., Handa, A., & Lakhoo, K. (2025). Global research partnerships and the impact of inequitable research practices on systematic reviews. *BMJ Global Health*, 10(11).
- Krausman, P. 1999. Some basic principles of hábitat use. Pp 85- 9 . In: Launchbaugh, K., Sanders, K. and Mosley, J. (eds.). *Grazing behavior of livestock and wildlife. Idaho forest, wildlife and range exp. Sta Bull. #70.* Univ. of Idaho, Moscow, ID.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Lau, J., Ioannidis, J. P., & Schmid, C. H. (1997). Quantitative synthesis in systematic reviews. *Annals of Internal Medicine*, 127(9), 820-826.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13(2), 112-116.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). Dimensional analysis in ecology. In: *Developments in environmental modelling* (Vol. 24, pp. 109-142). Elsevier.
- Levins, R., & Lewontin, R. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press.
- Lewontin, R. C. (1979). Sociobiology as an adaptationist program. *Behavioral science*, 24(1), 5-14.
- Lewontin, R., & Levins, R. (2007). *Biology under the influence: Dialectical essays on the coevolution of nature and society*. NYU Press.
- Li, D., & Ives, A. R. (2017). The statistical need to include phylogeny in trait-based analyses of community composition. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(10), 1192-1199.
- Lourenço-de-Moraes R, Campos FS, Ferreira RB, Beard KH, Solé M, Llorente GA, Bastos RP. Functional traits explain amphibian distribution in the Brazilian Atlantic Forest. *J Biogeogr.* 2020 Jan;47(1):275-287. doi: 10.1111/jbi.13727. Epub 2019 Oct 17. PMID: 32336868; PMCID: PMC7166796.

- Lourenço-de-Moraes, R., Campos, F. S., Ferreira, R. B., Solé, M., Beard, K. H., & Bastos, R. P. (2019). Back to the future: conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. *Biodiversity and Conservation*, 28, 1049-1073.
- Luedtke, J. A., Chanson, J., Neam, K., Hobin, L., Maciel, A. O., Catenazzi, A., ... & Stuart, S. N. (2023). Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature*, 622(7982), 308-314.
- Macêdo Neto, J. Q. D. (2023). Determinações fundamentais e formas históricas do Estado dependente na América Latina.
- Malaterre, C., Dussault, A. C., Mermans, E., Barker, G., Beisner, B. E., Bouchard, F., ... & Suttle, C. A. (2019). Functional diversity: An epistemic roadmap. *BioScience*, 69(10), 800-811.
- Mammola, S., Carmona, C. P., Guillaume, T., & Cardoso, P. (2021). Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 35(9), 1869-1885.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.
- Matuoka, M. A., Benchimol, M., de Almeida-Rocha, J. M., & Morante-Filho, J. C. (2020). Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. *Ecological Indicators*, 116, 106471.
- Mercer, H., & Simpson, T. (2023). Imperialism, colonialism, and climate change science. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 14(6), e851.
- Mlambo, M. C. (2014). Not all traits are 'functional': insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 23(3), 781-790.
- Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., & Altman, D. G. (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: the PRISMA statement. *Bmj*, 339.
- Moor, H., Rydin, H., Hylander, K., Nilsson, M. B., Lindborg, R., & Norberg, J. (2017). Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, 105(6), 1623-1635.
- Moral-Muñoz, J. A., Herrera-Viedma, E., Santisteban-Espejo, E. A. & Cobo, M. J. (2020). Ferramentas de software para conduzir análises bibliométricas em ciência: uma revisão atualizada. *El Profesional de la Información*, 29(1): e290103.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., ... & Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 11(5), e1001569.
- Moura, M. R., & Jetz, W. (2021). Shortfalls and opportunities in terrestrial vertebrate species discovery. *Nature ecology & evolution*, 5(5), 631-639.

- Nakagawa, S., Lagisz, M., Jennions, M. D., Koricheva, J., Noble, D. W., Parker, T. H., ... & O'Dea, R. E. (2022). Methods for testing publication bias in ecological and evolutionary meta-analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(1), 4-21.
- Ochoa-Ochoa, L. M., Mejía-Domínguez, N. R., Velasco, J. A., Marske, K. A., & Rahbek, C. (2019). Amphibian functional diversity is related to high annual precipitation and low precipitation seasonality in the New World. *Global Ecology and Biogeography*, 28(9), 1219-1229.
- Oliveira, B. F., São-Pedro, V. A., Santos-Barrera, G., Penone, C., & Costa, G. C. (2017). AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. *Scientific data*, 4(1), 1-7.
- Oliveira, Ubirajara et al. The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Diversity and Distributions*, v. 22, n. 12, p. 1232-1244, 2016.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., ... & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Ordonez, A., & Svenning, J. C. (2020). The potential role of species and functional composition in generating historical constraints on ecosystem processes. *Global Ecology and Biogeography*, 29(2), 207-219.
- Ouzzani, Mourad; Hammady, Hossam; Fedorowicz, Zbys; Elmagarmid, Ahmed (2016). Rayyan—a web and mobile app for systematic reviews. Manara - Qatar Research Repository. Journal contribution. <https://doi.org/10.1186/s13643-016-0384-4>
- Pavoine, S., Ollier, S., & Dufour, A. B. (2005). Is the originality of a species measurable?. *Ecology Letters*, 8(6), 579-586.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402-411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758
- Prado, V. H., & Rossa-Feres, D. D. C. (2014). Multiple determinants of anuran richness and occurrence in an agricultural region in south-eastern Brazil. *Environmental management*, 53, 823-837.
- Prasad, A. (2022). *Science studies meets colonialism*. John Wiley & Sons.
- Quintans-Júnior, L. J., & Gomes, F. G. (2024). The abyss of research funding in Brazil. *EXCLI journal*, 23, 1491.
- Rahman, M. M., Zimmer, M., Donato, D., Ahmed, I., Xu, M., & Wu, J. (2024). Functional composition outweighs taxonomic and functional diversity in maintaining ecosystem properties and processes of mangrove forests. *Global Change Biology*, 30(1), e17152.
- Ranvestel, A. W., Lips, K. R., Pringle, C. M., Whiles, M. R., & Bixby, R. J. (2004). Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology*, 49(3), 274-285.

- Relyea, R. A. (2005). The lethal impact of Roundup on aquatic and terrestrial amphibians. *Ecological applications*, 15(4), 1118-1124.
- Ribeiro, J., Colli, G. R., & Soares, A. M. (2020). The anurofauna of a vanishing savanna: the case of the Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation*, 29(6), 1993-2015.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156-162.
- Rosenfield, M. F., & Müller, S. C. (2020). Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração ecológica de ecossistemas. *Oecologia Australis*, 24(3), 550-565.
- Rowland, F. E., Tuttle, S. K., González, M. J., & Vanni, M. J. (2016). Canopy cover and anurans: nutrients are the most important predictor of growth and development. *Canadian Journal of Zoology*, 94(3), 225-232.
- Shah Esmaili, Y., N. Corte, G., Checon, H. H., G. Bilatto, C., Lefcheck, J. S., Zacagnini Amaral, A. C., & Turra, A. (2022). Revealing the drivers of taxonomic and functional diversity of nearshore fish assemblages: Implications for conservation priorities. *Diversity and Distributions*, 28(8), 1597-1609.
- Simkin, R. D., Seto, K. C., McDonald, R. I., & Jetz, W. (2022). Biodiversity impacts and conservation implications of urban land expansion projected to 2050. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(12), e2117297119.
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. (2014). Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2), 85-91.
- Souza-Oliveira, A. F., Zuquim, G., Martins, L. F., Bandeira, L. N., Diele-Viegas, L. M., Cavalcante, V. H., ... & Werneck, F. P. (2024). The role of environmental gradients and microclimates in structuring communities and functional groups of lizards in a rainforest-savanna transition area. *PeerJ*, 12, e16986.
- Srivastava, D. S., & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 267-294.
- Stemp, K. M., Anderson, T. L., & Davenport, J. M. (2022). Efeitos de múltiplos predadores e redundância funcional de predadores de lagoas. *Jornal de Herpetologia*, 56(1), 18-26.
- Sterner RW, Elser JJ (2002a) Biological chemistry: building cells from elements. In: *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, pp 44–79
- Sterner RW, Elser JJ (2002b) Imbalanced resources and animal growth. In: *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, pp 179–230
- Sterner, R. W., Elser, J. J., Fee, E. J., Guildford, S. J., & Chrzanowski, T. H. (1997). The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *The American Naturalist*, 150(6), 663-684.
- Teixido, A. L., Goncalves, S. R., Fernandez-Arellano, G. J., Dattilo, W., Izzo, T. J., Layme, V. M., ... & Quintanilla, L. G. (2020). Major biases and knowledge gaps on fragmentation research in Brazil: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 251, 108749.

- Tewksbury, J. J., Anderson, J. G., Bakker, J. D., Billo, T. J., Dunwiddie, P. W., Groom, M. J., ... & Wheeler, T. A. (2014). Natural history's place in science and society. *BioScience*, 64(4), 300-310.
- Tobias, J. A., Sheard, C., Pigot, A. L., Devenish, A. J., Yang, J., Sayol, F., ... & Schleuning, M. (2022). AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology letters*, 25(3), 581-597.
- Trikalinos, T. A., Salanti, G., Zintzaras, E., & Ioannidis, J. P. (2008). Meta-analysis methods. *Advances in genetics*, 60, 311-334.
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., Ferrier, S., Fritz, S. A., ... & Mazel, F. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), 698-715.
- Vasconcelos, T. S., da Silva, F. R., dos Santos, T. G., Prado, V. H., Provete, D. B., Vasconcelos, T. S., ... & Provete, D. B. (2019). Geographical patterns of functional diversity of South American Anurans. *Biogeographic Patterns of South American Anurans*, 107-123.
- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
- Wells, K. D. (2019). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago press.
- Wells, K. D. *The Ecology e Behavior of Amphibians*. Chicago: University of Chicago Press. p. 1148, 2007.
- Wood, K. A. (2020). Negative results provide valuable evidence for conservation. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(4), 235-237.
- Xie, J. B., Xu, G. Q., Jenerette, G. D., Bai, Y. F., Wang, Z. Y., & Li, Y. (2015). Apparent plasticity in functional traits determining competitive ability and spatial distribution: a case from desert. *Scientific Reports*, 5(1), 12174.
- Yoshida, Y., Sitas, N., Mannetti, L., O'Farrell, P., Arroyo-Robles, G., Berbés-Blázquez, M., ... & Harmáčková, Z. V. (2024). Beyond Academia: A case for reviews of gray literature for science-policy processes and applied research. *Environmental Science & Policy*, 162, 103882.
- 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. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92.
- Zalles, V., Hansen, M. C., Potapov, P. V., Parker, D., Stehman, S. V., Pickens, A. H., ... & Kommareddy, I. (2021). Rapid expansion of human impact on natural land in South America since 1985. *Science advances*, 7(14), eabg1620.

Zimmerer, K. S. (2006). Cultural ecology: at the interface with political ecology-the new geographies of environmental conservation and globalization. *Progress in Human Geography*, 30(1), 63-78.



**CAPÍTULO 2: MAPEANDO A ONTOGENÉTICA FUNCIONAL: CONGRUÊNCIA E
DIVERGÊNCIA EM ASSEMBLEIAS DE ANUROS EM FRAGMENTO DE MATA
ATLÂNTICA**

LUCAS SOBRAL DOS SANTOS

Dissertação de mestrado apresentada ao

Programa de Pós-Graduação
Biodiversidade Neotropical, do Instituto
Latino-Americano de Ciências da Vida e
da Natureza, da Universidade Federal da
Integração Latino-Americana, como
requisito parcial à obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Michel Varajão
Garey

Foz do Iguaçu

2026

Lucas Sobral dos Santos^{1, 2, 3}; João Víctor Gomes Alba²; Raquel Izidoro Reis²; Michel Varajão
Garey³. **Mapeando a ontogenética funcional: congruência e divergência em assembleias de
anuros em fragmento de mata atlântica.** 2026. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-
Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-
Americana, Foz do Iguaçu, 2026.

RESUMO

A ecologia funcional tem se consolidado como uma das abordagens da compreensão sobre a biodiversidade, aprofundando a compreensão sobre os padrões de sua distribuição e dos processos que os estruturam. No contexto Neotropical, os anuros destacam-se como modelos importantes devido ao seu papel em processos ecossistêmicos, sua sensibilidade a gradientes ambientais e por seu distinto ciclo de vida bifásico. Neste trabalho investigamos se existe congruência funcional entre as distintas fases de vida ontogenética entre riqueza, dispersão e equitabilidade funcional em 16 comunidades de anuros em ambientes lênticos de um fragmento de Mata Atlântica no oeste do Paraná, sul do Brasil. Utilizando abordagens de hipervolumes n-dimensionais, comparamos diferentes tipos de dados para abundância e presença-ausência para as três métricas funcionais e comparamos a partir de uma regressão linear. Entre os distintos ciclos de vida dos anuros encontramos padrões altamente significativos para riqueza funcional ($p = 2.84E-04$; $R^2 \sim 0,62$) e dispersão funcional ($p = 1.27E-04$; $R^2 \sim 0,77$), e ausente para equitabilidade ($p = 0.222$; $R^2 = 0.10$), para dados de abundância, em que os modelos com dados de presença-ausência tiveram melhor ajuste (R^2 mais alto) que os modelos com dados de abundância. Concluímos que entre os diferentes estágios de vida dos anuros, a quantidade de

espaço de características preenchida e a sobreposição dos traços funcionais em comunidades de anuros foram congruentes em sua ontogenia, contudo o espaço funcional desta distribuição foi incongruente entre os diferentes estágios dos anuros, reforçando a necessidade de estratégias de conservação que considerem explicitamente todo o ciclo de vida dos anuros.

Palavras-chave: diversidade funcional, anfíbios, ontogenia, congruência funcional, metacomunidades, floresta estacional semidecidual, hipervolumes.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa do Brasil e do Paraná indicando a localização do presente estudo no extremo oeste do estado. Distribuição dos 16 corpos d'água amostrados na área do Refúgio Biológico Bela Vista no município de Foz do Iguaçu.52

Figura 2. Traços morfológicos mensurados em posição ventral realizados em indivíduos adultos maduros. (CT) comprimento total; (AB) abertura da boca (largura + comprimento); (MS) membros superiores (úmero + rádio); (MI) membros inferiores (fêmur + tíbia); (CMT) comprimento da membrana timpânica.53

Figura 3. Traços morfológicos mensurados em posição lateral (A) e posição ventral (B) realizados em indivíduos entre os estágios larvais 33 e 40 do desenvolvimento. (CT) comprimento total; (AC) altura da cabeça; (ANV) altura da nadadeira ventral; (LC) largura da cabeça; (LMC) largura da musculatura dorsal.....54

Figura 4. Gráficos Q-Q plot para avaliação da normalidade das distribuições das métricas de diversidade funcional: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Cores indicam os grupos: adultos (abundância - vermelho; P-A - azul) e girinos (abundância - verde; P-A - roxo). A linha contínua representa a distribuição

normal
teórica.....55

Figura 5. Avaliação da homogeneidade de variâncias de Levene (boxplots de resíduos) para as métricas de diversidade funcional: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Cores indicam os grupos: adultos (abundância - rosado; P-A - azul) e girinos (abundância - verde claro; P-A - roxo)57

Figura 6: Fluxograma dos tratamentos e análises estatísticas para verificação dos padrões de diversidade funcional ontogenética para dados de presença-ausência e abundância.....59

Figura 7. Dendrograma funcional de agrupamento hierárquico elaborado a partir da distância de Gower das espécies de anuros adultos (A) e girinos (B). Nomes das espécies de anuros: *Odontophrynus reigi* (Orei); *Boana albopunctata* (Balb); *Leptodactylus elenae* (Lele); *Scinax fuscovarius* (Sfus); *Leptodactylus fuscus* (Lfus); *Leptodactylus plaumanni* (Lpla); *Dendropsophus nanus* (Dnan); *Scinax squalirostris* (Ssqu); *Dendropsophus minutus* (Dmin); *Scinax berthae* (Sber); *Elachistocleis bicolor* (Ebic); *Proceratophrys avelinoi* (Pave); *Leptodactylus podicipinus* (Lpod); *Physalaemus cuvieri* (Pcuv); *Scinax granulatus* (Sgra); *Rhinella diptycha* (Rdip); *Trachycephalus typhonius* (Ttyp); *Boana raniceps* (Bran); *Leptodactylus luctator* (Lluc).60

Figura 8. Associação entre as diferentes facetas da diversidade funcional, riqueza, dispersão e uniformidade funcional, em comunidades de anuros adultos e girinos de ambientes lênticos do Refúgio Biológico Bela Vista, Foz do Iguaçu, sul do Brasil.....61

Figura 9. Contraste na diversidade funcional entre comunidades de anuros adultos (A) e girinos (B) nos 16 ambientes lênticos do Refúgio Biológico Bela Vista.....61

Figura 10. Disposição das assembleias no espaço funcional multidimensional, comparando os estágios adulto (A) e larval (B).....62

Figura 11: Análise comparativa das métricas de diversidade funcional (A) riqueza funcional; (B) dispersão funcional e (C) equitabilidade funcional, entre girinos e adultos para dados de abundância e presença-ausência.63

Figura 12. Relação de congruência funcional entre girinos e adultos de anuros, com base em dados de abundância: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Os pontos representam as 16 lagoas amostradas. As linhas sólidas indicam o modelo de regressão ajustado.....65

Figura 13. Congruência funcional (regressão linear) entre girinos e adultos de anuros com base em dados de presença-absência: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Pontos representam as 16 lagoas. Linhas sólidas indicam o modelo de regressão ajustado, com respectivos R^2 e $*p*$67

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	48
2 OBJETIVOS.....	51
3 MATERIAS E METODOS.....	51
4 RESULTADOS.....	59
5 DISCUSSÃO.....	68
6 CONCLUSÃO.....	69
7 REFEREÊNCIAS.....	70

MAPEANDO A ONTOGENÉTICA FUNCIONAL: CONGRUÊNCIA E DIVERGÊNCIA EM ASSEMBLEIAS DE ANUROS EM FRAGMENTO DE MATA ATLÂNTICA

Lucas Sobral dos Santos^{1,2,3}, João Victor Gomes Alba², Raquel Izidoro Reis², Michel Varajao
Garey^{1,2,3}

1. ls.santos.2023@aluno.unila.edu.br
2. jvg.alba.2022@aluno.unila.edu.br
3. raquel.izi.reis@outlook.com
4. michel.garey@unila.edu.br

1 INTRODUÇÃO

A ecologia funcional tem desempenhado papel crucial na compreensão dos processos que geram e mantêm os padrões de biodiversidade, ao complementar os estudos ecológicos baseados em diversidade taxonômica relacionados ao funcionamento dos ecossistemas (Shah et al., 2022). Desde suas origens conceituais nas teorias de nicho ecológico (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1957) até os desenvolvimentos contemporâneos (Violle et al., 2007; Levine & Lambers 2009; Blonder et al., 2014; Enquist et al., 2015; Díaz et al., 2016), este campo do conhecimento tem buscado evidenciar como os traços funcionais das espécies, os quais são mensurados ao nível dos indivíduos, podem impactar níveis de organização ecológica dos indivíduos aos ecossistemas (Violle et al., 2007). Os traços funcionais das espécies, dependendo de sua natureza, podem: (1) influenciar as tolerâncias ambientais e exigências de habitat, definindo a distribuição espacial das espécies (Lavorel et al., 1997; Costello et al., 2015; Xie et al., 2015); (2) moldar as interações interespecíficas e intraespecíficas (Davies et al., 2007; Xie et al., 2015); (3) influenciar os padrões de montagem das comunidades em resposta aos gradientes ambientais (Flynn et al., 2009; Alvarez-Grzybowska et al., 2020); e (4) afetar o funcionamento dos ecossistemas (Diaz & Cabido, 2001; Song et al., 2014). Desta forma a compreensão dos conhecimentos de história natural e o seu funcionamento podem revelar os papéis das comunidades nos processos ecossistêmicos, não capturadas completamente quando avaliadas de forma apartadas em si (Thuiller et al., 2006; Mouchet et al., 2010; Millard et al., 2021).

No contexto dos anfíbios anuros, a aplicação da diversidade funcional tem revelado como a transformação de habitats e a diversidade de estratégias ecológicas e funções ecossistêmicas podem influenciar a estruturação dessas comunidades (Ribeiro et al., 2017; Lourenço-de-Moraes et al., 2020; Pereyra et al., 2021). Sendo que os anfíbios anuros são um ótimo modelo ecológico devido ao seu ciclo de vida bifásico, com fases larvais (girinos) e adultas ocupando habitats e desempenhando papéis ecológicos distintos (Wells, 2007; Warne & Crespi, 2015). Esta dicotomia ontogenética os torna particularmente interessantes para investigações funcionais, pois diferentes fases podem afetar e responder distintamente aos mesmos filtros ambientais (Relyea & Hoverman, 2006). Enquanto os girinos são predominantemente consumidores primários em ambientes aquáticos, os adultos atuam como predadores em ambientes terrestres, posicionando-se em diferentes níveis tróficos e exercendo funções ecológicas complementares (Whiles et al., 2006; Bowatte et al., 2013). Neste contexto, o conceito de congruência funcional entre fases do ciclo de vida emerge como fronteira importante na ecologia funcional (Benton et al., 2006; Barton, 2024). Tradicionalmente, a ecologia de populações, comunidades e metacomunidades tem tratado os diferentes estágios ontogenéticos de forma isolada (Perea et al., 2022), evidenciando uma lacuna na compreensão de como os traços funcionais de uma fase (definidos conforme Violle et al., 2007) se relacionam com os de outra. No entanto, é crescente o reconhecimento de que a (in)congruência entre essas fases, frequentemente manifesta como mudanças no nicho ontogenético (Werner & Gilliam, 1984) ou em fortes efeitos residuais (carry-over effects) (Van Allen & Rudolf, 2013) podem ser relevantes para compreender as dinâmicas populacionais, de comunidades (Ramachandran et al., 2023), metacomunidades (He et al., 2022), interações ecológicas e as trajetórias evolutivas (Pélabon et al., 2023). Portanto, investigar até que ponto existe uma sincronia funcional ao longo do desenvolvimento é crucial para uma visão integrada do organismo em seu ambiente.

A comparação sistemática entre métricas de diversidade funcional baseadas em dados de abundância e em presença-ausência permanece pouco explorada na ecologia funcional de anuros, embora seja reconhecido que estas abordagens capturem aspectos complementares da estrutura comunitária (Mouillot et al., 2013; de Bello et al., 2016). Dados de presença-ausência

buscam capturar a composição funcional potencial de uma comunidade, refletindo quais funções ecológicas estão representadas no pool de espécies presentes (Ricotta et al., 2016). Essa abordagem é valiosa para identificar a amplitude funcional teórica de uma comunidade e para estudos de larga escala espacial, onde dados de abundância são mais difíceis de obter (Violle et al., 2007; Cadotte et al., 2011). Já os dados de abundância incorporam informações sobre dominância e distribuição das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais das assembleias, permitindo avaliar quais funções podem ser efetivamente prevalentes e, portanto, mais prováveis de impactar os processos ecossistêmicos em intensidade e magnitude (Grime, 1998; Enquist et al., 2015; Mori et al., 2018). A distinção entre dados de presença-ausência e abundância é particularmente relevante para anuros, cujas distintas fases ontogenéticas frequentemente diferem em abundância relativa, densidade populacional e biomassa, podendo contribuir de forma distinta para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos e terrestres (Whiles et al., 2006; Sheridan & Kendrick, 2024).

Recentemente, alguns protocolos foram publicados propondo padronizações na obtenção dos traços funcionais de diferentes grupos taxonômicos (e.g., plantas, Cornelissen et al., 2003; aves, Tobias et al., 2022), incluindo anfíbios anuros (Gómez et al., 2016), foram realizados, contudo, ainda há pouca informação sobre quais traços funcionais dos anfíbios podem influenciar no funcionamento dos ecossistemas (i.e., effect traits) ou quais respondem aos gradientes ambientes (i.e., response traits) (Hocking & Babbitt, 2014; Gonçalves-Souza et al., 2023). É a partir dos traços funcionais que se calcula as diferentes métricas da diversidade funcional das comunidades (Mammola et al., 2021). Em suas diferentes dimensões - riqueza, equabilidade e divergência – buscam captar de maneira independente diferentes aspectos do funcionamento dos ecossistemas. A riqueza funcional descreve o tamanho do espaço funcional ocupado pelas espécies de uma comunidade, ou seja, quais e quanto dos processos ecossistêmicos poderão ser perdidos caso uma espécie ou mais espécies seja perdida (Cadotte et al., 2011; Cook et al., 2019). A equabilidade descreve a regularidade na distribuição das abundâncias das espécies e dissimilaridade no espaço funcional, ou seja, qual o grau de eficácia no uso dos recursos disponíveis dentro do espaço do nicho estudado (Mason et al., 2005; Mouchet et al., 2010). A divergência funcional quantifica a proporção da abundância das espécies com traço funcionais extremos, ou seja, o grau de dispersão das características no espaço funcional, que por sua vez, pode configurar a relação com o quão distantes a abundância das funções estará distribuída no ambiente (Gregorius & Kosman, 2017). Avanços metodológicos recentes, particularmente a abordagem de hipervolumes n-dimensionais, têm ampliado as limitações de índices tradicionais de diversidade funcional ao capturar a complexidade multidimensional dos traços especialmente relevante para investigar padrões comparativos entre diferentes componentes das assembleias (Mammola & Cardoso, 2020; Mammola et al., 2021).

Diante desse cenário, buscamos avaliar neste trabalho qual o grau de acoplamento ontogenético entre as comunidades de anuros em termos de diversidade funcional e testar nossa hipótese sobre a congruência funcional entre girinos e adultos de anuros utilizando as métricas de riqueza, dispersão e equabilidade funcional, que buscamos calcular por meio da abordagem de hipervolumes n-dimensionais, comparando os padrões obtidos a partir de dados de abundância e de presença-ausência, a fim de compreender como cada tipo de dado e cada faceta da diversidade funcional contribui para a inferência sobre os processos ecossistêmicos de anuros em fragmento de Mata Atlântica no sul do Brasil.

2 OBJETIVOS

- Testar a congruência entre as métricas de diversidade funcional (riqueza, dispersão, equabilidade) entre assembleias de girinos e adultos.
- Verificar se há uma congruência dos padrões entre dados de abundância e presença-ausência.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Área de Estudo

O estudo foi conduzido no Refúgio Biológico Bela Vista (RBV), localizado nas coordenadas 25° 32' 49" S e 54° 35' 18" O. Criado em 1984, o RBV integra o corredor ecológico do Rio Paraná, conectando o Parque Nacional do Iguaçu às áreas da Itaipu Binacional e ao Parque Nacional de Ilha Grande (Figura 1). Inserido no bioma Mata Atlântica, em sua fitofisionomia de Floresta Estacional Semidecidual, o RBV abrange 1.870 hectares compostos por um mosaico de remanescentes florestais, áreas de reflorestamento, instalações da usina hidrelétrica e infraestrutura de transmissão de energia. A região possui clima subtropical úmido (Cfa, classificação de Köppen), com temperatura média anual de 22,4 °C e pluviosidade média de 1.867 mm, sem estação seca definida, mas com redução de chuvas no inverno.

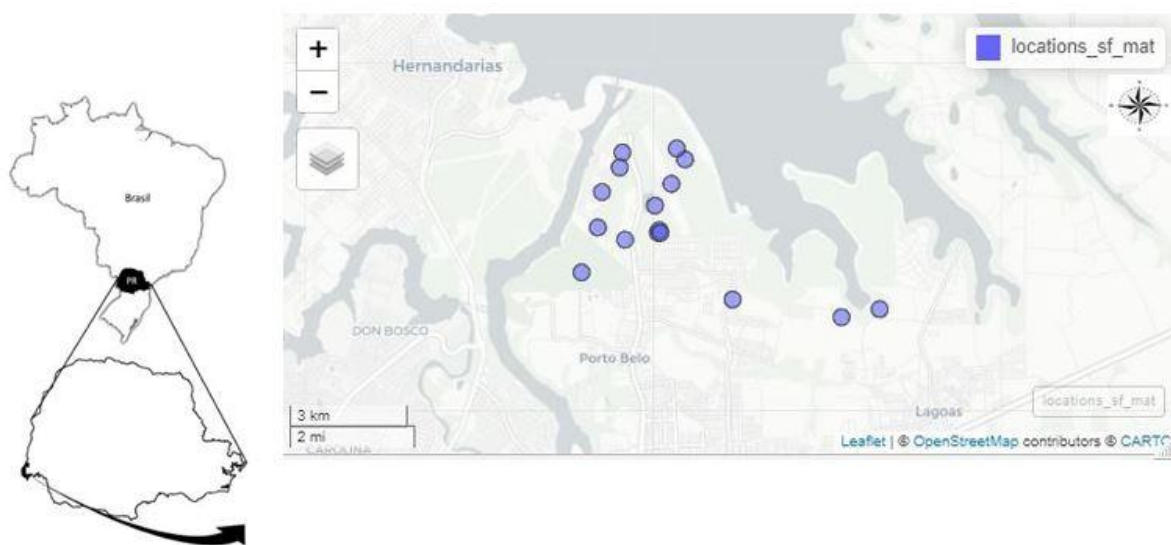


Figura 1. Mapa do Brasil e do Paraná indicando a localização do presente estudo no extremo oeste do estado. Distribuição dos 16 corpos d'água amostrados na área do Refúgio Biológico Bela Vista no município de Foz do Iguaçu.

3.2. Delineamento Amostral e Coleta de Dados

Foram realizadas oito campanhas de campo bimestrais entre os anos de 2021 e 2022, abrangendo 16 corpos d'água lênticos no RBV. Cada corpo d'água foi amostrado uma vez durante o dia para coleta de girinos e uma vez durante a noite para a coleta de adultos em cada campanha, sendo que o esforço de amostragem foi de 60 min por método por campanha,

totalizando 480 minutos de esforço de coleta de girinos e 480 minutos de amostragem dos adultos. Os pontos de coleta foram selecionados de modo a abarcar uma variação nas características locais e da paisagem do entorno. As coletas de girinos foram realizadas com o uso de puçás (32 cm de diâmetro e 3 mm² malha) ou em ambientes muito rasos com peneiras (10 cm de diâmetro e 2mm² de malha) (Shaffer et al. 2011). O puçá foi passado percorrendo todo o perímetro ou a maior diversidade possível de microhabitats quando não foi possível percorrer todo o perímetro. Para os adultos, foi utilizada busca ativa visual e auditiva, abrangendo o entorno de cada corpo d'água focando a busca dentro e fora do corpo d'água num raio de aproximadamente 10 m a partir da margem. Todos os espécimes coletados foram fixados e depositados na Coleção de Anfíbios da Universidade Federal da Integração Latino-Americana (CA-G/UNILA), sob as licenças SISBIO (60073-1 e 42012-1) e Comissão de Ética no Uso de Animais (003/2021).

Para investigar a relação entre forma e função em anfíbios, foram selecionados e medidos traços morfométricos quantitativos em indivíduos adultos e girinos. Todas as medições lineares foram realizadas com um paquímetro digital eletrônico (precisão de 0,01 mm), com os indivíduos posicionados sob lupa estereoscópica. Nos adultos foram avaliados traços associados com aspectos da locomoção, alimentação e percepção sensorial. O comprimento total (SVL) foi mensurado considerando a distância (em mm) do ápice do focinho à abertura cloacal, com o animal em repouso. Esta medida é um indicador fundamental do tamanho corporal, correlacionado com a capacidade de dispersão e termorregulação (Duellman & Lehr, 2009; Bâncilă et al., 2010). O comprimento dos membros superiores e inferiores foi mensurado considerando o comprimento do úmero+rádio (membro superior) e do fêmur+tíbia (membro inferior), ambos mensurados do lado esquerdo, medidos em mm. A proporção entre os comprimentos dos membros e o SVL está associada à eficiência locomotora e ao modo de deslocamento (ex.: saltador vs. caminhador) e ao uso do habitat (Dickinson et al., 2000; Haddad et al., 2013). A largura e comprimento da boca foi mensurada considerando a abertura máxima bucal, medindo-se a largura (distância entre os cantos da boca) e o comprimento (distância do ápice do focinho à comissura labial) em mm. A área bucal é um preditor do tamanho máximo da presa e da amplitude do nicho trófico (Haddad et al., 2013; Anunciação et al., 2023). Por fim, o comprimento da membrana timpânica foi mensurada considerando o diâmetro máximo do tímpano, medido em mm. O tamanho do tímpano, especialmente em relação ao tamanho da cabeça, está relacionado à sensibilidade auditiva, sendo crucial para a detecção de vocalizações intraespecíficas e sons de predadores (Fox, 1995; Simmons, 2025).

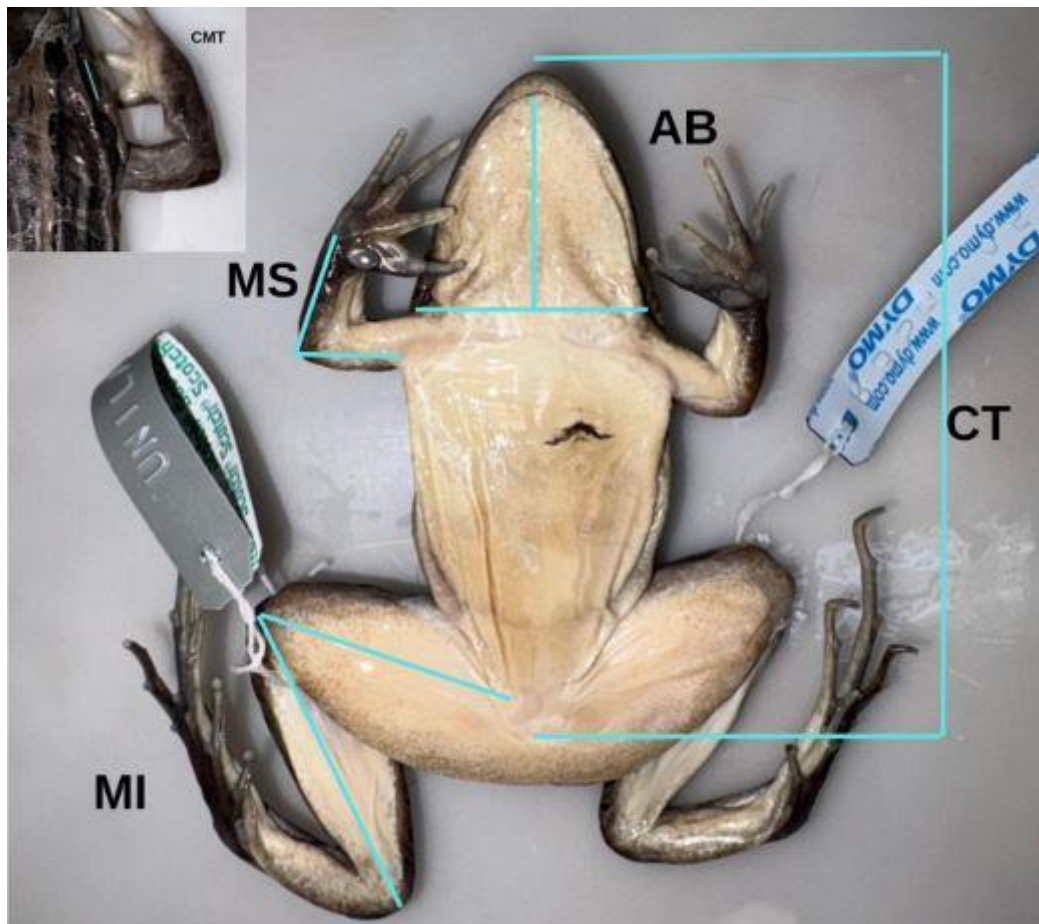


Figura 2. Traços morfológicos mensurados em posição ventral realizados em indivíduos adultos maduros. (CT) comprimento total; (AB) abertura da boca (largura + comprimento); (MS) membros superiores (úmero + rádio); (MI) membros inferiores (fêmur + tíbia); (CMT) comprimento da membrana timpânica.

Nos girinos os traços morfológicos mensurados foram realizados em indivíduos entre os estágios 33 e 40 do desenvolvimento, este período é marcado pelo início da diferenciação dos membros, até a formação total dos membros posteriores, é um período de acúmulo de energia e desenvolvimento dos sistemas fisiológicos para a transição para a vida terrestre (Gosner, 1960). Os traços selecionados visaram caracterizar a forma corporal, capacidade natatória e sistemas sensoriais, refletindo adaptações ao microhabitat aquático. O comprimento total foi mensurado considerando a distância (em mm) do ápice do disco oral até o final da musculatura caudal (sem incluir o filamento da nadadeira). O tamanho total do girino influencia sua suscetibilidade a predadores, competição intraespecífica e duração do desenvolvimento (McDiarmid & Altig, 1999). A altura da nadadeira ventral foi mensurada considerando a altura máxima da nadadeira ventral (em mm). Nadadeiras mais altas aumentam a superfície de propulsão, melhorando a capacidade de natação sustentada e manobras de fuga (Hoff & Wassersug, 2000). Largura da musculatura caudal foi mensurada considerando a largura do músculo caudal na sua base de inserção ao corpo, medida em mm. Uma musculatura caudal mais larga indica maior potência natatória para explosões de velocidade, sendo uma adaptação contra a predação (Cortés-Gómez et al., 2015). O número de neuromastos foi obtido a partir da contagem do número de neuromastos presentes na linha lateral visíveis ao longo do flanco, utilizando azul de metileno para melhor visualização dos neuromastos para efetuar a contagem (ver Quinzio, 2020). O

desenvolvimento do sistema da linha lateral está diretamente ligado à capacidade de detectar vibrações na água, auxiliando na localização de presas, predadores e orientação espacial (Fritzsich, 1989; Elepfandt, 1996). A altura e largura da cabeça foram mensuradas considerando a altura máxima do corpo na região cefálica e largura máxima entre as inserções branquiais, ambas em mm. A forma da cabeça (ex.: deprimida vs. comprimida) está correlacionada com o estrato ocupado na coluna d'água e com o comportamento de forrageamento (Altig, 2007).

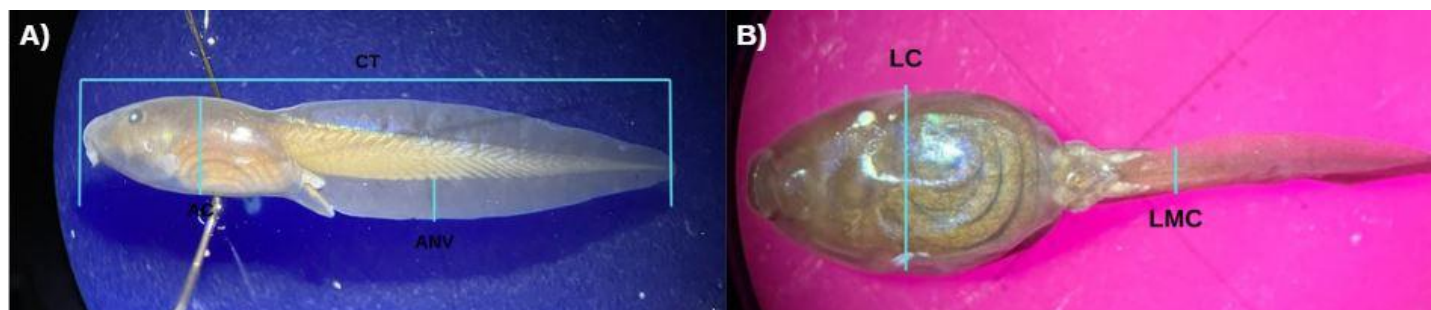


Figura 3. Traços morfológicos mensurados em posição lateral (A) e posição ventral (B) realizados em indivíduos entre os estágios larvais 33 e 40 do desenvolvimento. (CT) comprimento total; (AC) altura da cabeça; (ANV) altura da nadadeira ventral; (LC) largura da cabeça; (LMC) largura da musculatura dorsal.

3.6. Análises Estatísticas

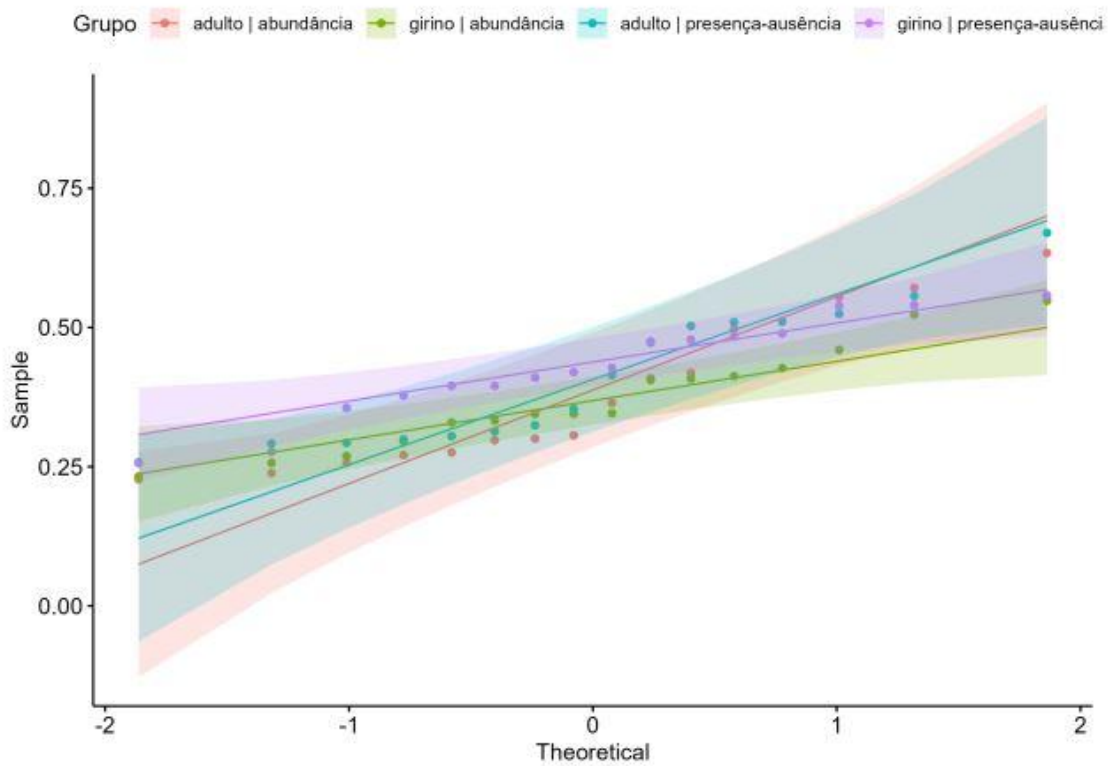
Foram utilizados os dados de abundância e de presença-ausência das espécies para obtenção dos valores das diferentes facetas da diversidade funcional das assembleias de anuros adultos e girinos. Primeiramente, foi realizada a padronização dos traços a partir da matriz de dissimilaridade funcional através do método Gawdis (Generalized Additive Weighted Dissimilarity), que otimiza pesos para cada traço. A colinearidade entre os traços morfofuncionais foi avaliada separadamente para evitar redundância na construção do espaço funcional de adultos e girinos, foram calculados a partir do Fator de Inflação de Variância (VIF). O teste de esfericidade de Bartlett avaliou a interdependência global. Para os girinos, após a verificação da existência de multicolinearidade entre os atributos, excluímos os traços: (i) número de fileiras de denticulos, (ii) comprimento da cabeça, (iii) diâmetro do olho, (iv) altura da musculatura caudal, (v) altura da nadadeira dorsal, (vi) tipo de terminação da cauda (arredondada, pontiaguda ou flagelada), (vii) e arranjo da linha lateral (agrupado, pontilhado ou em rede) e foram retidos os traços (i) comprimento total, (ii) razão entre a altura da nadadeira ventral e a largura da musculatura caudal, (iii) razão entre altura e largura da cabeça e (iv) número de neuromastos. Para os adultos foram desconsiderados os traços: presença de disco adesivo e extensão da membrana interdigital e retidos os seguintes traços: (i) comprimento total, (ii) membros inferiores (fêmur, Tíbia e tarsos), (iii) membros superiores (Úmero, Rádio-Ulna e carpos), (iv) razão entre a largura e o comprimento da boca e (v) comprimento da membrana timpânica. Esta curadoria minimizou a redundância, garantindo que as métricas de diversidade funcional calculadas refletissem efetivamente a variação multidimensional e independente dos traços funcionais.

Para cada corpo d'água, um hipervolume funcional foi construído com o método kernel gaussiano (BAT::kernel.build), a partir dos dados de abundância e, separadamente, para dados de presença-ausência. Foram calculadas as seguintes métricas de diversidade funcional alfa:

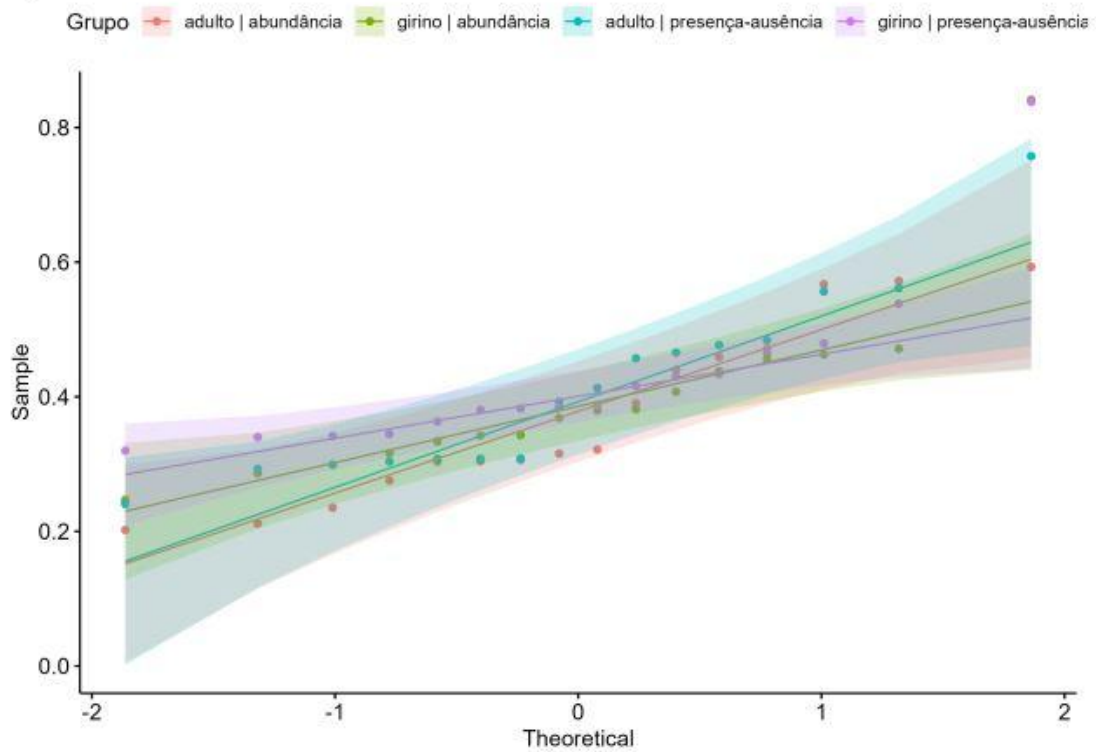
riqueza funcional (volume do hipervolume), divergência funcional (dispersão), e equitabilidade funcional (BAT::kernel.alpha, .dispersion, .evenness).

Para verificar os pressupostos dos testes paramétricos subsequentes, as métricas de diversidade funcional foram submetidas a testes de normalidade (Shapiro-Wilk) (figura 2) e homogeneidade de variâncias dos resíduos (Levene) para cada grupo definido pelo estágio (girino/adulto) e tipo de dado (abundância/presença-ausência) (figura 3). Os dados funcionais atenderam ao pressuposto de homogeneidade de variâncias, mas algumas facetas da diversidade funcional violaram o pressuposto de normalidade. No entanto, optamos por seguir com as análises paramétricas e a modelagem considerando os dados com distribuição gaussiana, devido a robustez dessas métricas em relação a quebra da premissa de normalidade, quando a homogeneidade de variância dos resíduos é observada.

A) QQ-plot para Dispersion



B) QQ-plot para Evenness



C) QQ-plot para Richness

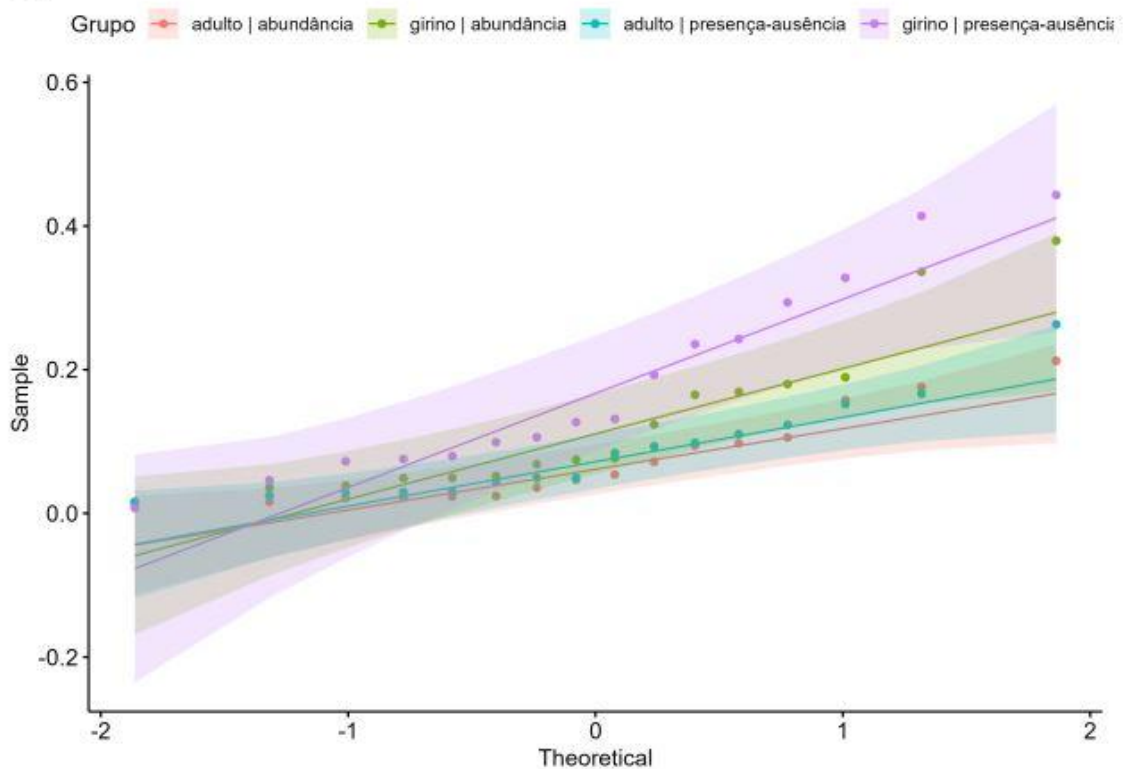
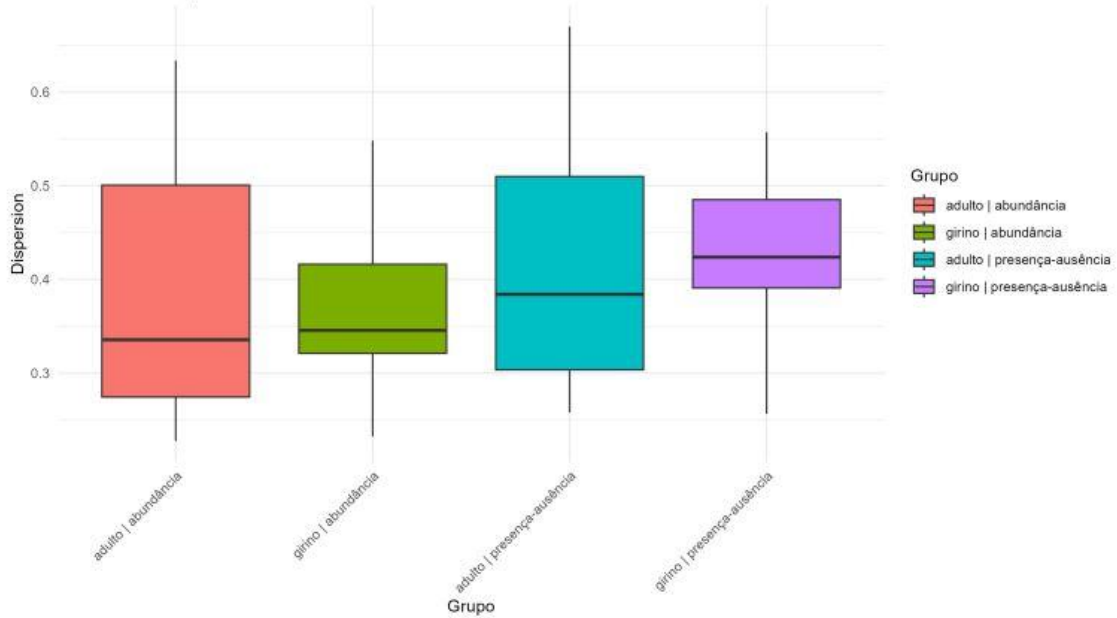


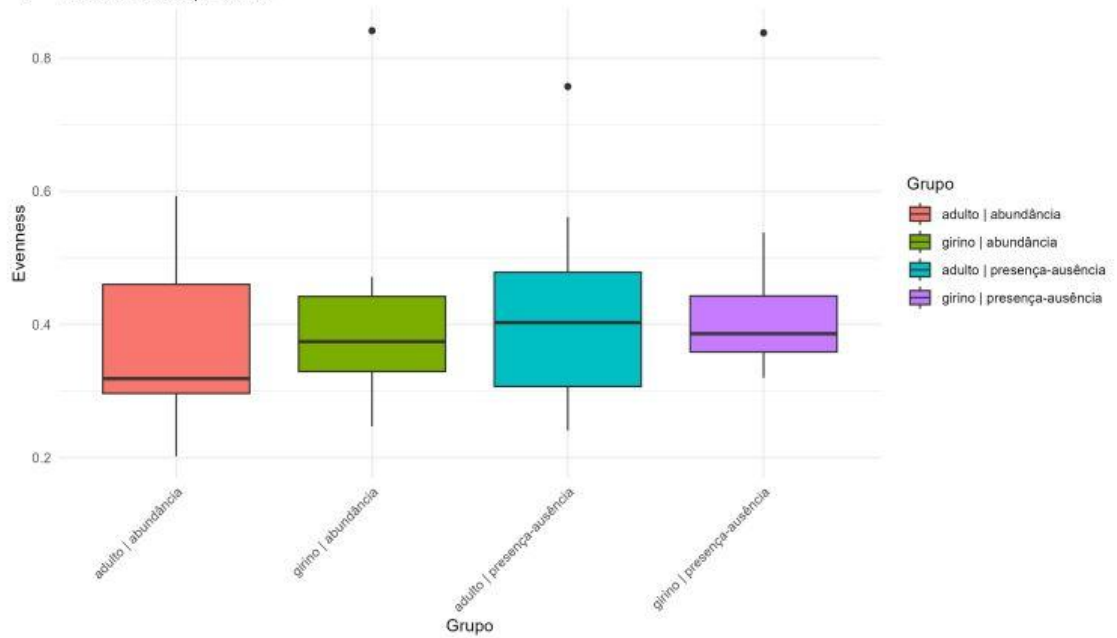
Figura 4. Gráficos Q-Q plot para avaliação da normalidade das distribuições das métricas de diversidade funcional: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Cores indicam os grupos: adultos (abundância - vermelho; P-A -

azul) e girinos (abundância - verde; P-A - roxo). A linha contínua representa a distribuição normal teórica.

A) Homogeneidade de variância para Dispersion
 Teste de Levene: $p = 0.1174$



B) Homogeneidade de variância para Evenness
 Teste de Levene: $p = 0.6781$



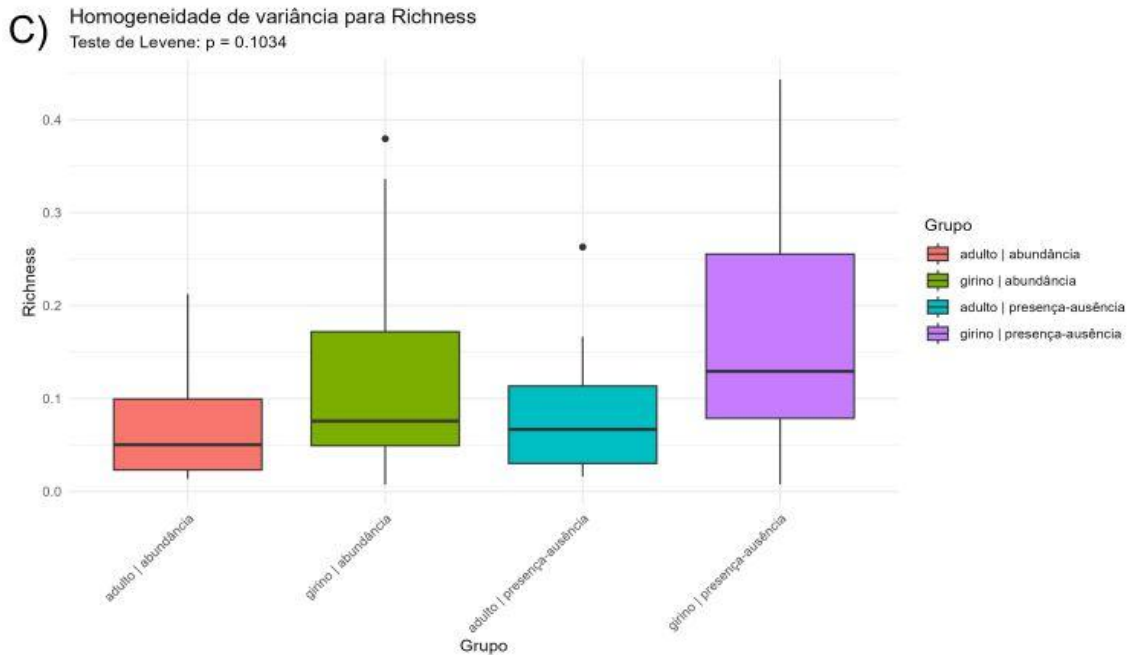


Figura 5. Avaliação da homogeneidade de variâncias de Levene (boxplots de resíduos) para as métricas de diversidade funcional: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Cores indicam os grupos: adultos (abundância - rosado; P-A - azul) e girinos (abundância - verde claro; P-A - roxo).

Para testar a congruência das métricas funcionais entre girinos e adultos, modelos de regressão linear simples foram ajustados para cada métrica (Richness, Dispersion, Evenness) relacionando adultos e girinos, com base em dados de abundância e presença/ausência. A significância dos modelos foi avaliada com o teste F. Para contornar o problema de comparações múltiplas (6 regressões por tipo de dado), o valor-p de significância foi ajustado para $\alpha = 0.008$, conforme a correção de Bonferroni.

Para verificar diferenças significativas nas métricas de diversidade funcional entre os estágios de vida (girinos e adultos), foram realizados testes estatísticos comparativos para cada uma das três métricas funcionais principais: riqueza funcional (Richness), dispersão funcional (Dispersion) e equitabilidade funcional (Evenness). Com base nos resultados desses testes, quando ambos os grupos apresentaram distribuição normal, foi aplicado o teste t de Student, para amostras independentes (utilizando a versão de Welch em casos de variâncias heterogêneas); para distribuições não-normais, optou-se pelo teste não paramétrico de Mann-Whitney U. Adicionalmente, foi calculado o tamanho do efeito através do d de Cohen para quantificar a magnitude das diferenças observadas, seguindo a classificação convencional onde valores absolutos menores que 0,2 indicam efeito muito pequeno, entre 0,2 e 0,5 efeito pequeno, entre 0,5 e 0,8 efeito médio, e maiores que 0,8 efeito grande. Todas as análises foram realizadas no ambiente R (versão 4.4.1), com nível de significância estabelecido em $\alpha = 0,05$.

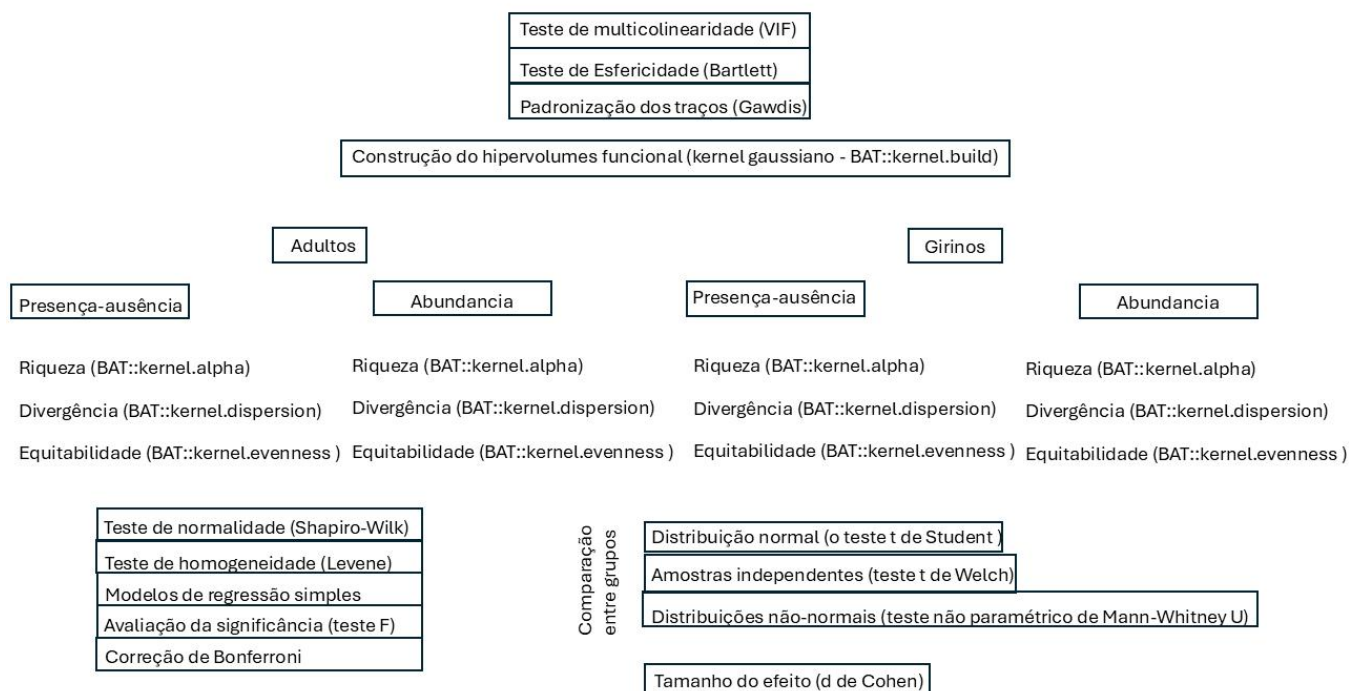


Figura 6: Fluxograma dos tratamentos e análises estatísticas para verificação dos padrões de diversidade funcional ontogenética para dados de presença-ausência e abundância.

4. RESULTADOS

4.1. Estatística descritiva/dendrograma dos traços funcionais.

Registramos 19 espécies, pertencentes a cinco famílias. Através do dendrograma funcional (Figura 3) evidenciou que as espécies (*L. plaumanni*, *L. podicipinus*, *P. avelinoi*, *E. bicolor*) aparecem próximas tanto no dendrograma de adultos quanto no de girinos. Apresentando um conservação funcional moderada entre as fases adultas e larvais. As espécies (*L. fuscus*, *D. nanus*, *P. cuvieri*) permanecem próxima, ocupando posições funcionais parecidas entre fases. As espécies (*S. squalirostris* – *D. minutus* – *S. granulatus*) são as mais similares apresentando a mais baixa mudança ontogenética funcional entre as espécies. A dissimilaridade funcional entre as espécies (*R. diptycha*, *O. reigi*, *T. typhonius*, *B. albopunctata*, *B. raniceps*, *L. luctator*) de anuros do Refúgio Biológico Bela Vista. A estrutura hierárquica evidenciou a formação de grupos distintos conforme as características morfofuncionais, com pouca congruência entre as espécies considerando os dois estágios de vida (figura 8).

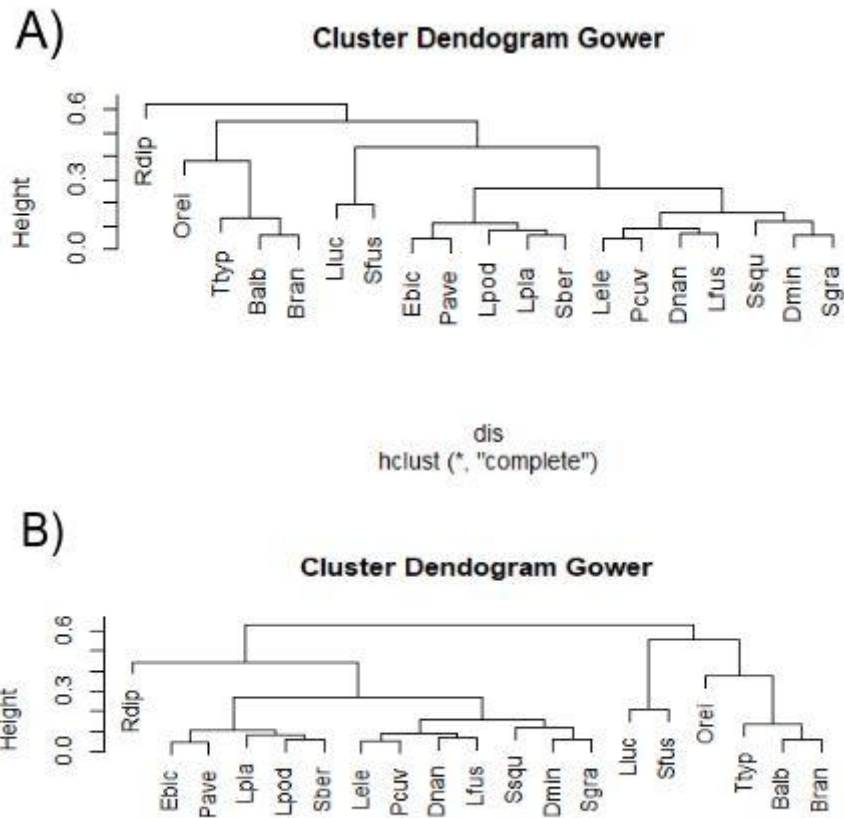


Figura 7. Dendrograma funcional de agrupamento hierárquico elaborado a partir da distância de Gower das espécies de anuros adultos (A) e girinos (B). Nomes das espécies de anuros: *Odontophrynus reigi* (Orei); *Boana albopunctata* (Balb); *Leptodactylus elenae* (Lele); *Scinax fuscovarius* (Sfus); *Leptodactylus fuscus* (Lfus); *Leptodactylus plaumanni* (Lpia); *Dendropsophus nanus* (Dnan); *Scinax squalirostris* (Ssqu); *Dendropsophus minutus* (Dmin); *Scinax berthae* (Sber); *Elachistocleis bicolor* (Ebic); *Proceratophrys avelinoi* (Pave); *Leptodactylus podicipinus* (Lpod); *Physalaemus cuvieri* (Pcuv); *Scinax granulatus* (Sgra); *Rhinella diptycha* (Rdip); *Trachycephalus typhonius* (Ttyp); *Boana raniceps* (Bran); *Leptodactylus luctator* (Lluc).

4.1. Diversidade Funcional Alfa

As comunidades de girinos apresentaram maior variação na riqueza funcional (0.007-0.443) do que adultos (0.013-0.263), para a equitabilidade os adultos apresentaram maior variação (0.439-0.757) que girinos (0.538-0.838) e dispersão funcional cuja maior variação foi apresentada pelos adultos (0.238-0.670) do que para girinos (0.256-0.557). Os resultados de presença/ausência tenderam a mostrar valores mais variáveis que os de abundância, especialmente para riqueza funcional. Para a décima primeira lagoa (L11) girinos e adultos apresentaram valores relativamente parecidos, respectivamente, para as métricas de riqueza (0.443-0.176) e dispersão funcional (0.557-0.571). A lagoa (L10) apresentou baixa diversidade funcional para ambas as fases de vida das comunidades de anuros 0.008 (girinos) e 0.014 (adultos).

Verificamos que as facetas de riqueza, equitabilidade e dispersão funcional foram fortemente correlacionadas entre si quando consideramos as comunidades de anuros adultos

(Figura 9), sendo a relação mais forte observada entre a riqueza e a dispersão ($r^2 = 0,97$). Já a relação entre a riqueza e a equitabilidade e entre a dispersão e a equitabilidade apresentaram o mesmo grau de correção ($r^2 = 0,87$). Para girinos a relação mais forte observada foi entre as métricas de riqueza e dispersão funcional ($r^2 = 0,94$). A relação entre dispersão e equitabilidade apresentaram o mesmo grau de correlação ($r^2 = 0,20$) quando comparado com riqueza ($r^2 = 0,07$).

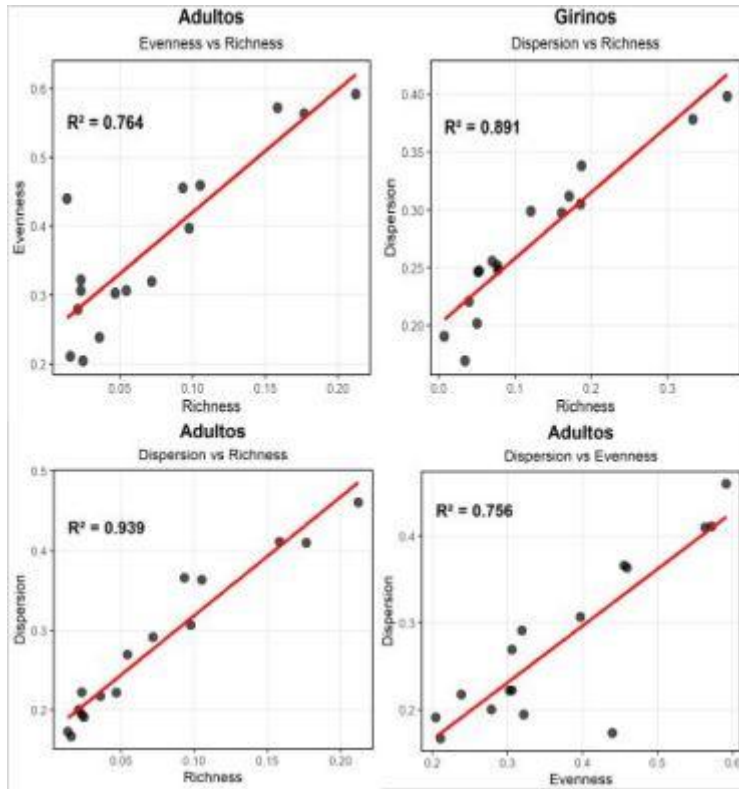


Figura 8. Associação entre as diferentes facetas da diversidade funcional, riqueza, dispersão e uniformidade funcional, em comunidades de anuros adultos e girinos de ambientes lânticos do Refúgio Biológico Bela Vista, Foz do Iguaçu, sul do Brasil.

A comparação direta entre as métricas de diversidade funcional entre as fases de vida adultos (A) e girinos (B) nos 16 ambientes lânticos estudados (Figura 10) revelou padrões de congruência e de (in) congruência ontogenética em diferentes facetas funcionais.

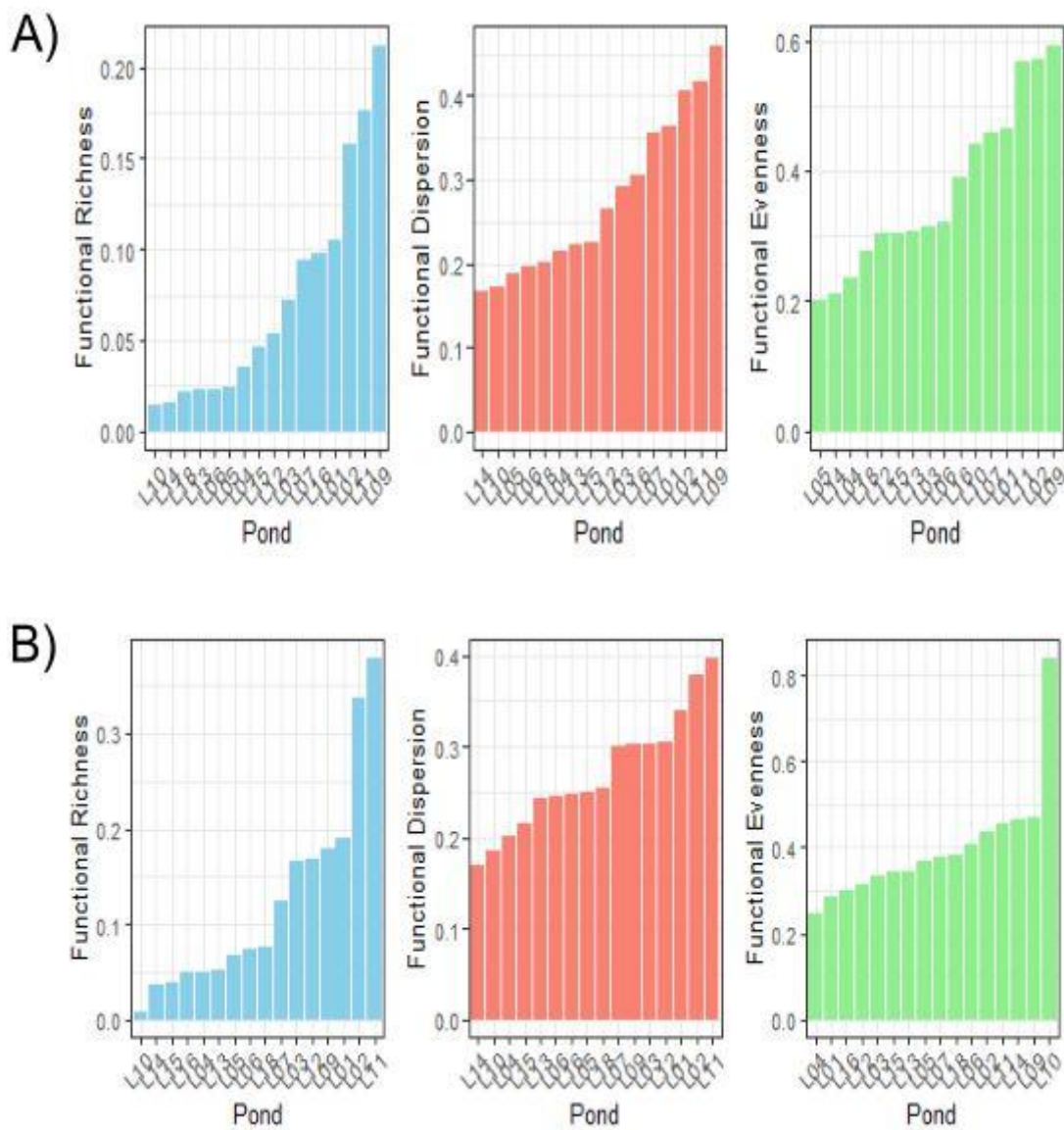


Figura 9. Contraste na diversidade funcional entre comunidades de anuros adultos (A) e girinos (B) nos 16 ambientes lênticos do Refúgio Biológico Bela Vista.

A análise de ordenação do espaço funcional (Figura 11) demonstra a distribuição das 16 comunidades de anuros nos três principais eixos de variação funcional (ROA1, ROA2 e ROA3), separadamente para adultos (A) e girinos (B). Os eixos capturaram gradientes multivariados baseados nas matrizes de traços funcionais de cada estágio de vida. No ordenamento dos adultos (Painel A), observou-se uma maior dispersão dos pontos (lagoas) ao longo dos eixos ROA1 e ROA2, indicando uma elevada dissimilaridade funcional entre as comunidades. A posição de cada comunidade no espaço está associada a combinações específicas de traços selecionados pelas condições ambientais locais. Em contraste, o ordenamento dos girinos (Painel B) revelou uma distribuição mais agrupada das comunidades, com menor dispersão ao longo dos eixos principais.

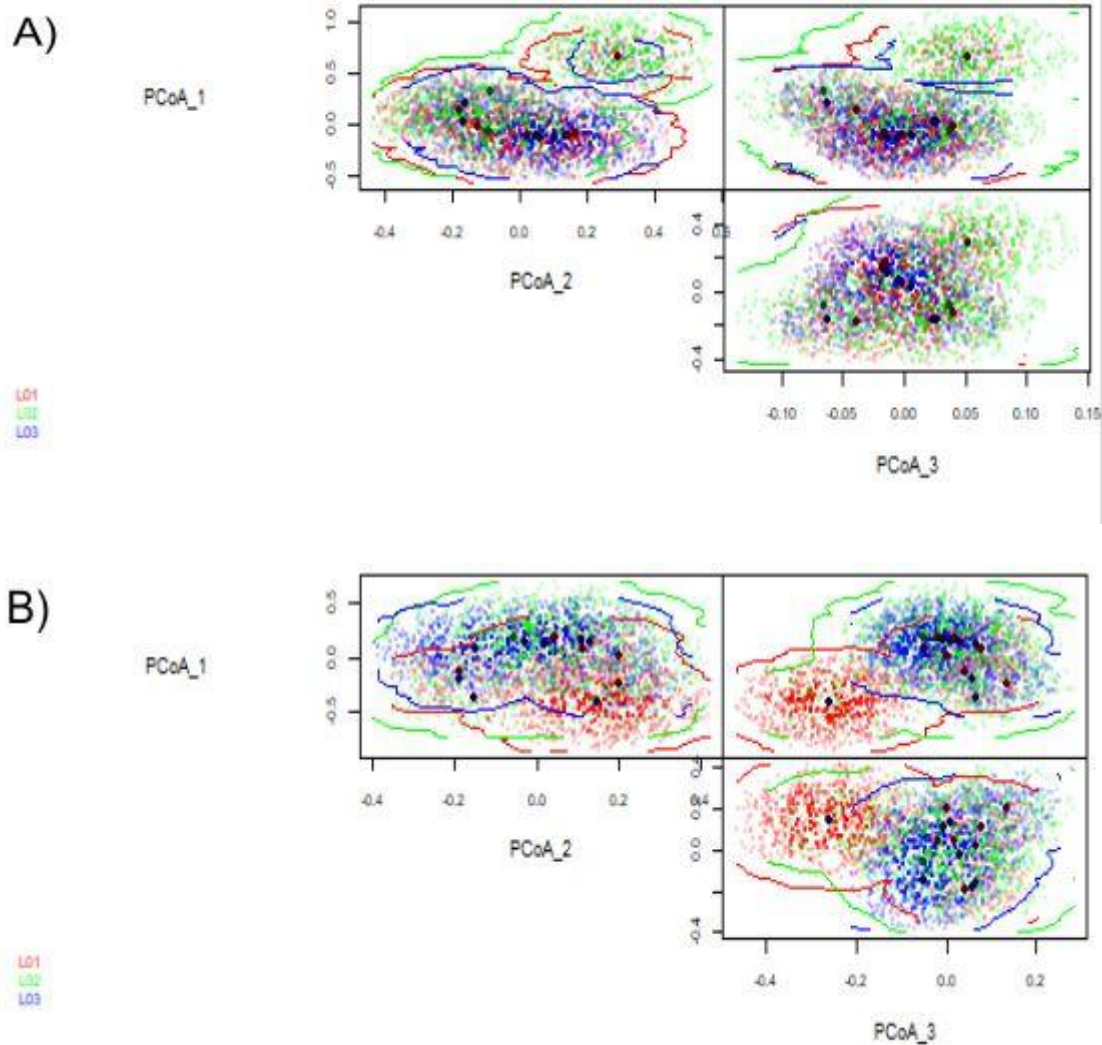
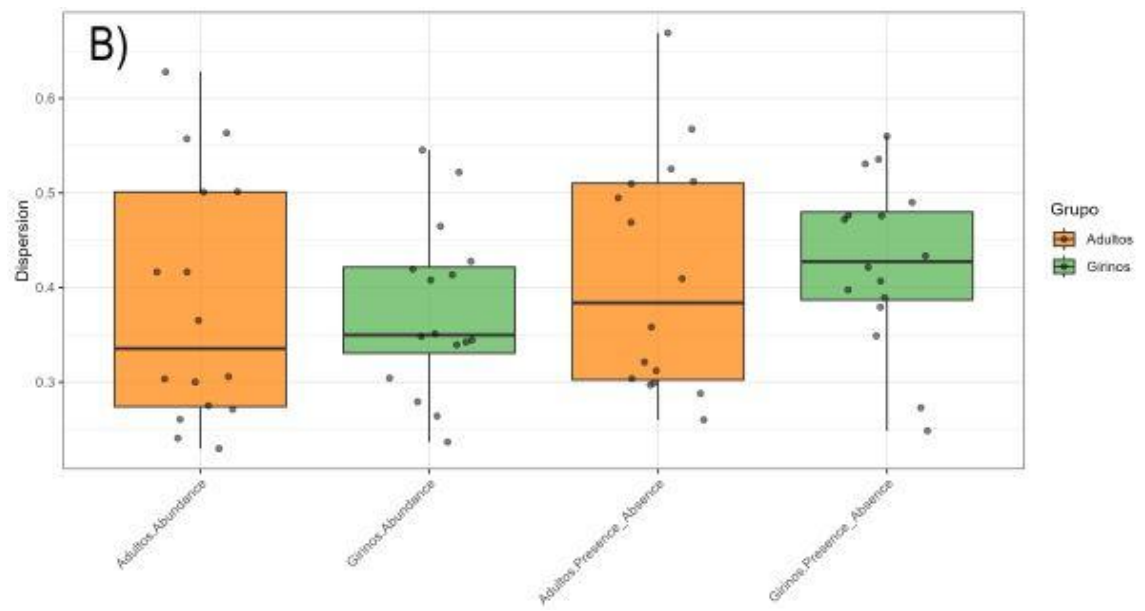
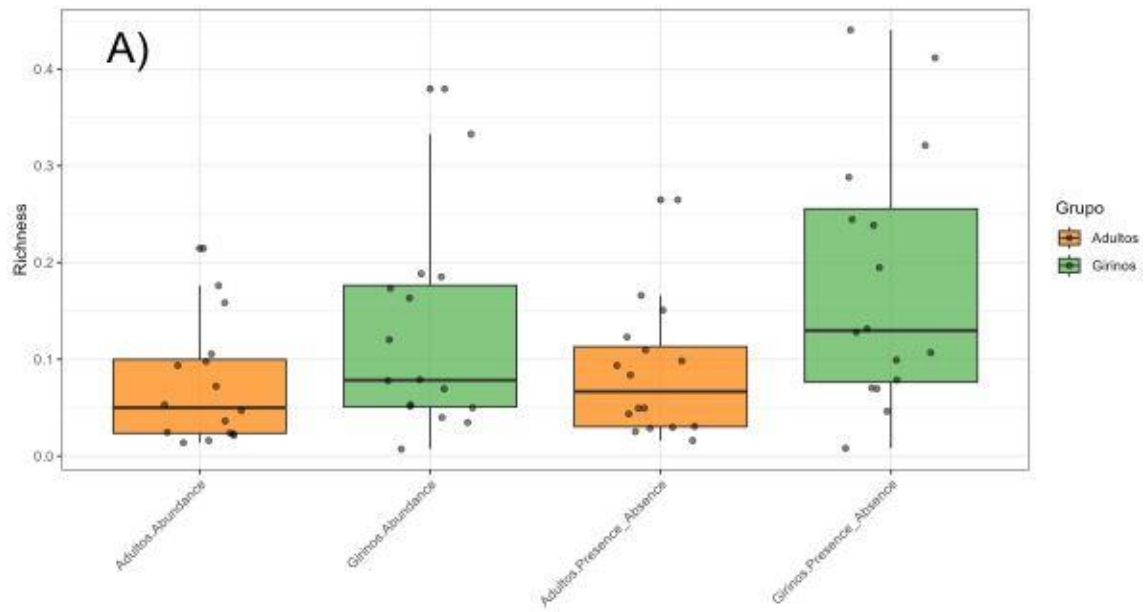


Figura 10. Disposição das assembleias no espaço funcional multidimensional, comparando os estágios adulto (A) e larval (B).

A análise comparativa das métricas de diversidade funcional entre girinos e adultos, a partir dos testes de Mann-Whitney U e t, não revelou diferenças estatisticamente significativas para nenhuma das três facetas avaliadas (figura 12). Para a riqueza funcional, embora os girinos apresentassem valores médios superiores ($0,125 \pm 0,107$) em comparação aos adultos ($0,073 \pm 0,063$), essa diferença não alcançou significância estatística ($p = 0,128$; $d = 0,588$). A dispersão funcional mostrou valores muito próximos entre os grupos, com médias de 0,375 para girinos e 0,383 para adultos, resultando em uma diferença não significativa ($p = 0,850$; $d = -0,067$). Da mesma forma, a equitabilidade funcional apresentou médias praticamente idênticas (0,396 para girinos e 0,395 para adultos), com p-valor de 0,956 e tamanho de efeito próximo de zero ($d = 0,008$), indicando ausência de diferença entre os estágios de vida.



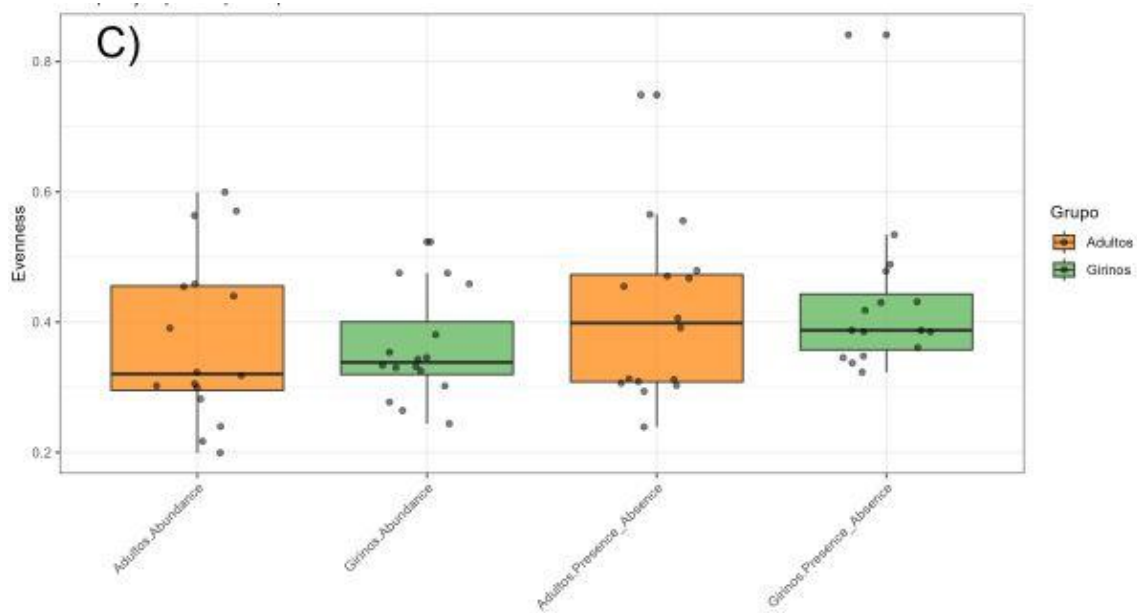
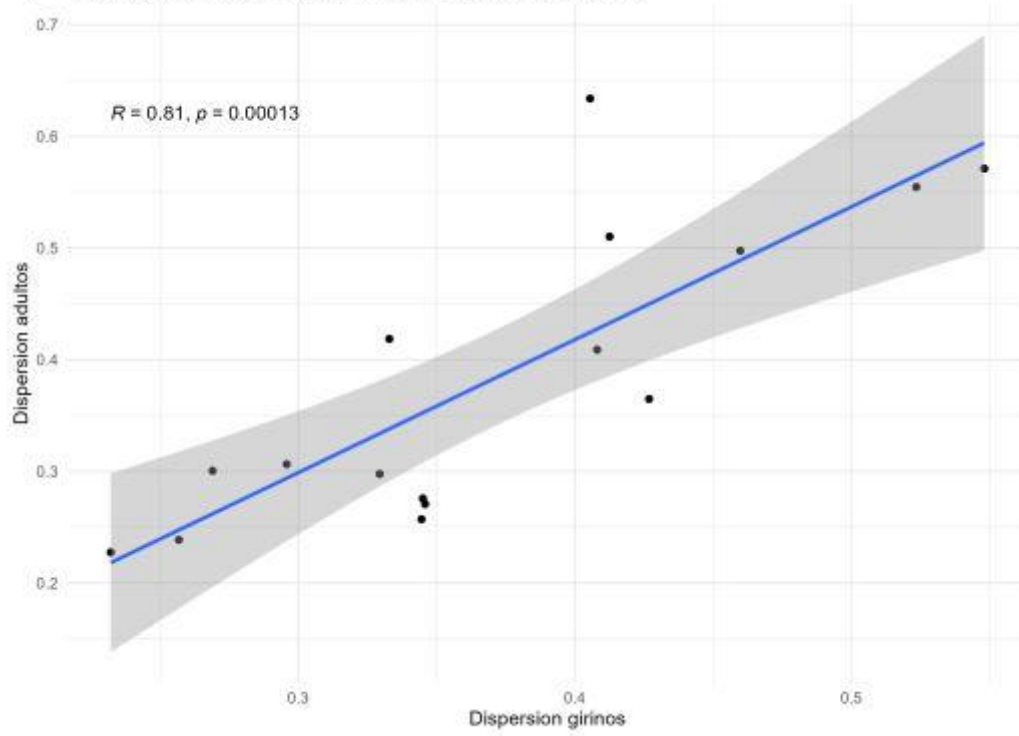


Figura 11: Análise comparativa das métricas de diversidade funcional (A) riqueza funcional; (B) dispersão funcional e (C) equitabilidade funcional, entre girinos e adultos para dados de abundância e presença-ausência.

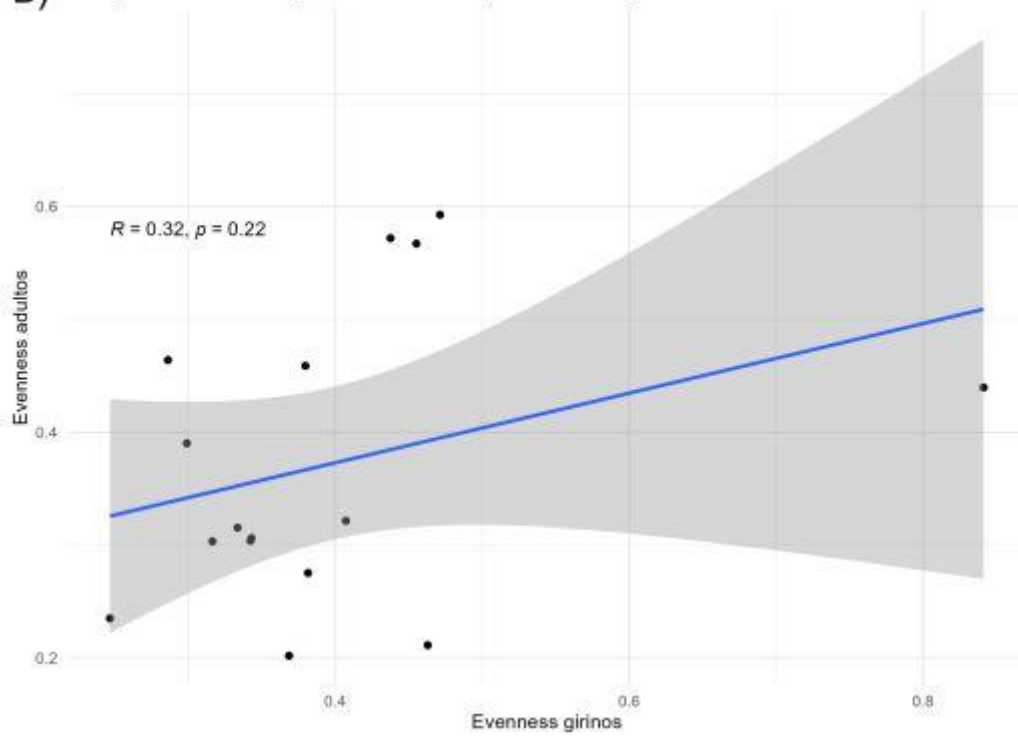
4.2. Avaliação da congruência entre as diferentes facetas da diversidade funcional de adultos e girinos usando dados de abundância e dados de presença/ausência.

Considerando os dados de abundância dos anfíbios adultos e girinos, verificamos uma relação linear positiva entre a Dispersão Funcional (FDis) de girinos e adultos ($R^2 = 0.662$, $P = 1.27E-04$, $Slope = 1.19$), indicando que quanto maior a dispersão funcional das comunidades adultas maior é a dispersão funcional das comunidades de girinos (figura 13). Em contraste, a regressão para a equitabilidade funcional (FEve) não mostrou uma relação significativa entre girinos e adultos ($R^2 = 0,104$, $P = 0,222$), evidenciando que a regularidade na distribuição da abundância no espaço funcional não é congruente entre os estágios de vida dos anfíbios anuros. Já a riqueza funcional (FRic) de adultos e girinos foi positivamente associada ($r^2 = 0,622$, $P = 2.84E-04$, $Slope = 0.46$), de maneira que a riqueza funcional na fase adulta aumenta, a riqueza funcional das comunidades de girinos aumenta em menor grau, ou seja, lagoas com alta diversidade de traços larvais tendem a ter adultos também com alta diversidade de traços, porém com uma amplitude funcional relativa mais restrita.

A) Congruência adultos-girinos: Dispersion (abundância)



B) Congruência adultos-girinos: Evenness (abundância)



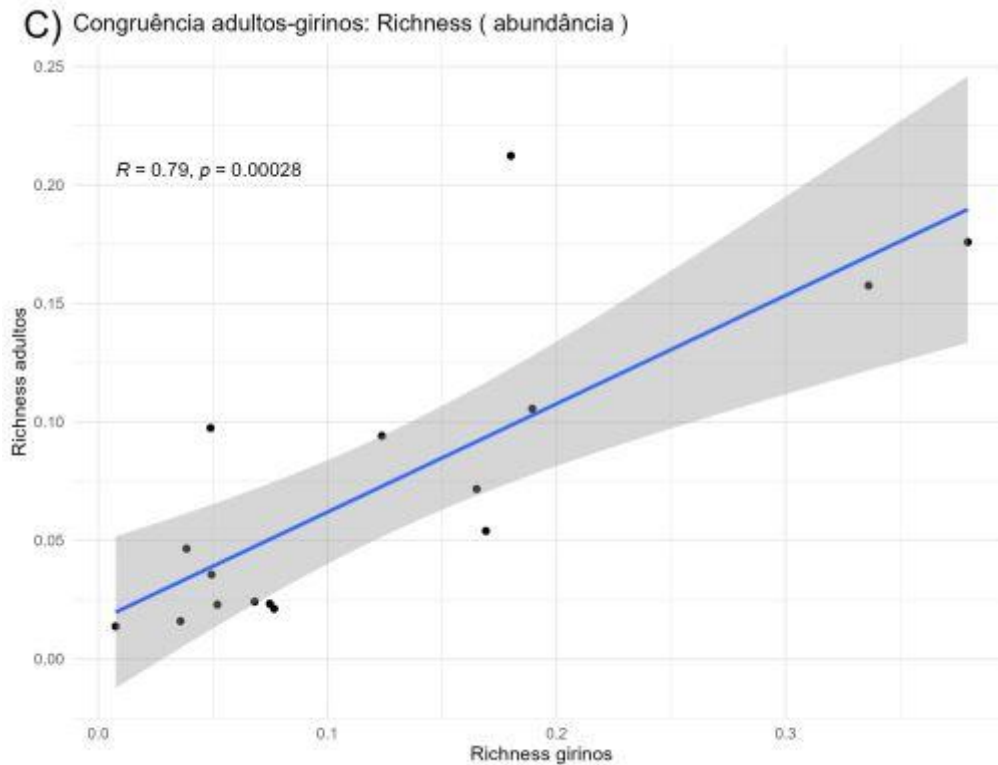
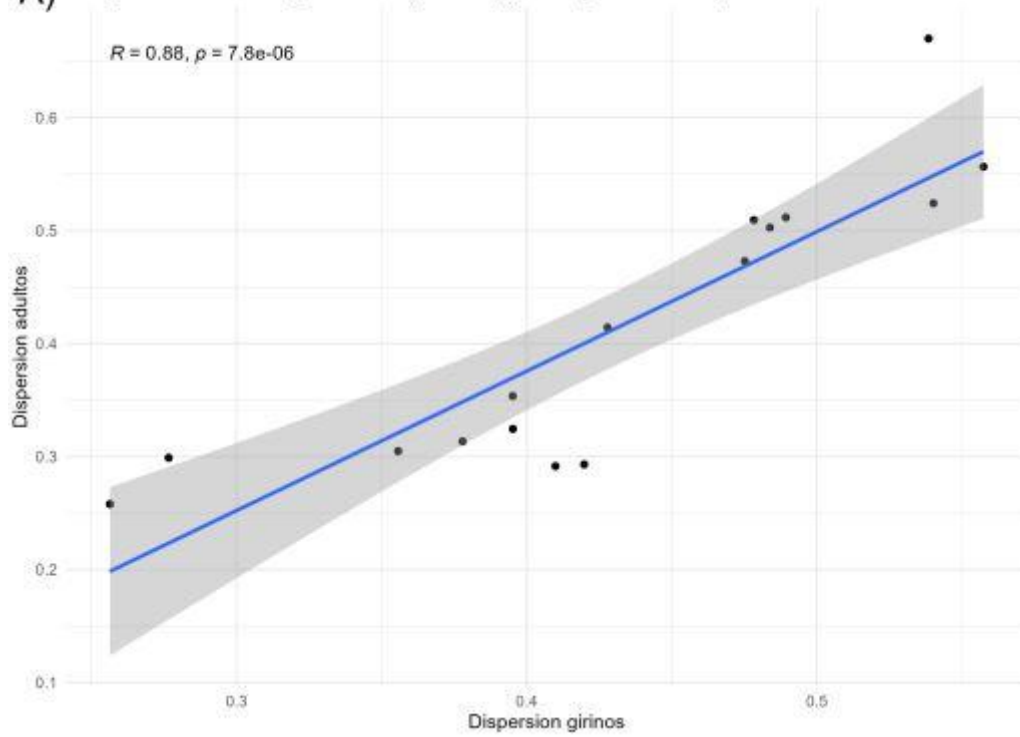


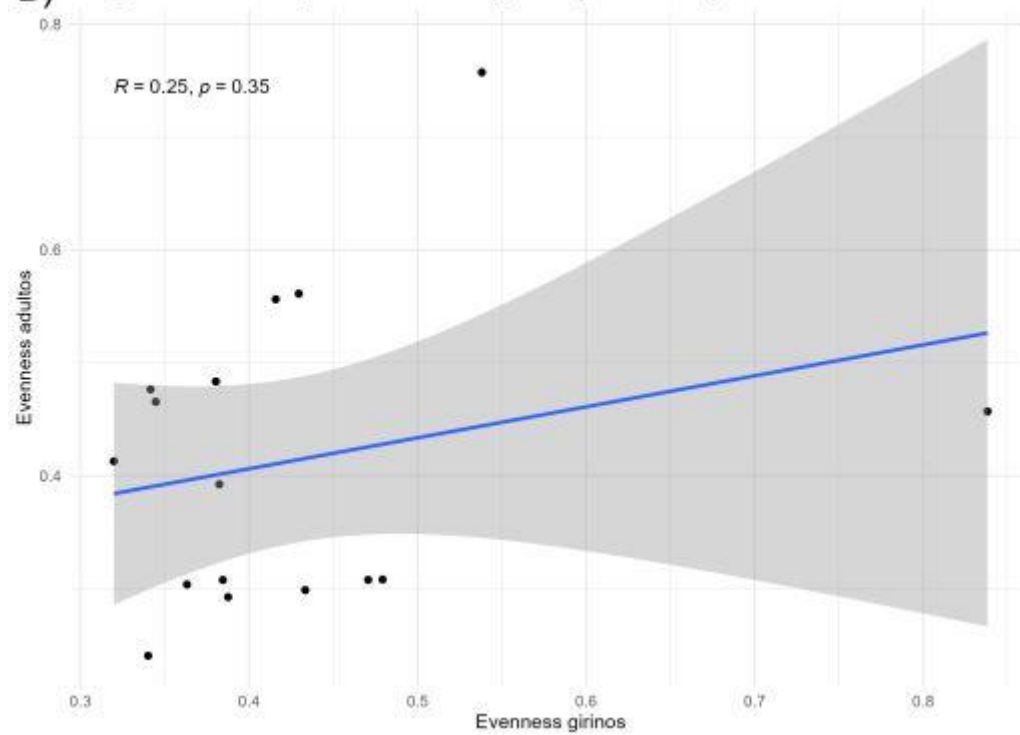
Figura 12. Relação de congruência funcional entre girinos e adultos de anuros, com base em dados de abundância: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Os pontos representam as 16 lagoas amostradas. As linhas sólidas indicam o modelo de regressão ajustado.

Já para a avaliação da congruência funcional com base em dados de presença-ausência (figura 14), verificamos padrões de congruência preservados dos observados com dados de abundância, destacando o papel da estrutura da comunidade na relação funcional entre estágios. A Dispersão Funcional (FDis) de girinos e adultos mostrou uma forte congruência ($R^2 = 0.771$; $P = 7.77E-06$). De forma consistente com os resultados de abundância, não houve congruência na Equitabilidade Funcional (FEve) entre girinos e adultos considerando os dados presença-ausência ($R^2 = 0.063$; $P = 0.350$). Observamos também uma congruência para a Riqueza Funcional (FRic) com dados de presença-ausência ($R^2 = 0.659$; $P = 1.34E-04$).

A) Congruência adultos-girinos: Dispersion (presença-ausência)



B) Congruência adultos-girinos: Evenness (presença-ausência)



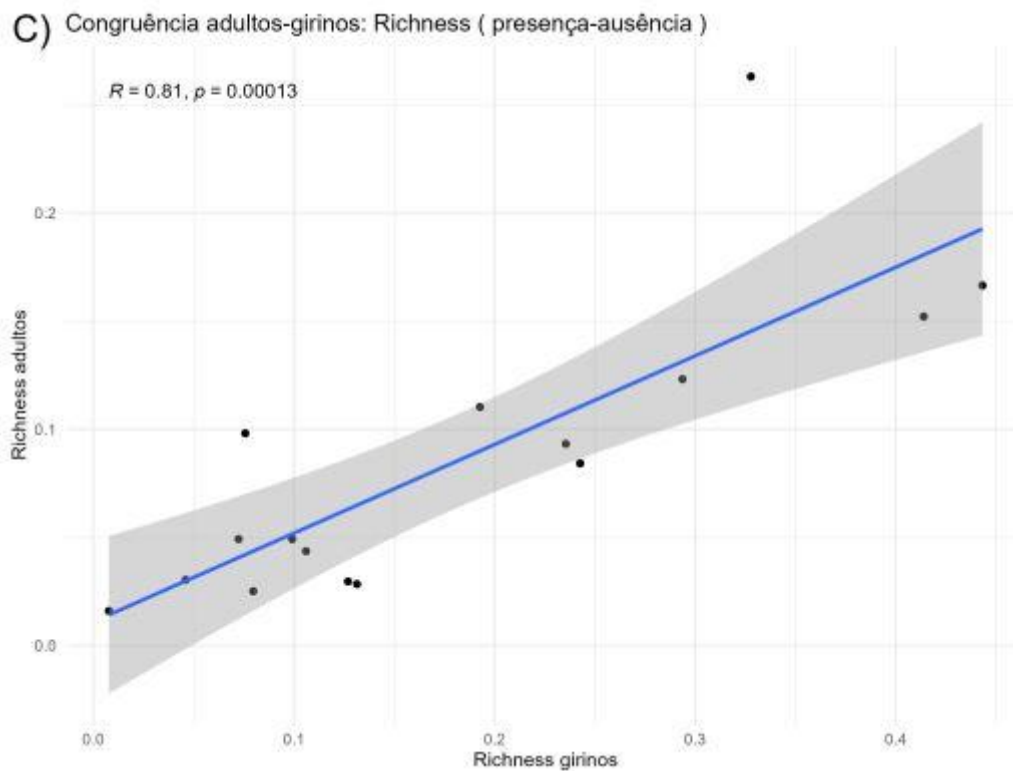


Figura 13. Congruência funcional (regressão linear) entre girinos e adultos de anuros com base em dados de presença-ausência: (A) Dispersão Funcional (FDis), (B) Equitabilidade Funcional (FEve) e (C) Riqueza Funcional (FRic). Pontos representam as 16 lagoas. Linhas sólidas indicam o modelo de regressão ajustado, com respectivos R^2 e $*p^*$.

Observamos a ausência de uma autocorrelação espacial significativa nas assembleias de anuros adultos, tanto para dados de abundância ($I = 0.0039, P = 0.266$), quanto para dados de presença-ausência ($I = 0.0039, P = 0.282$). A ausência de autocorrelação espacial também foi observada para as assembleias de girinos, tanto para os dados de abundância ($I = 0.1407, P = 0.086$), quanto para os dados de presença-ausência ($I = 0.1407, P = 0.081$).

5. DISCUSSÃO

Ontogenia

Os resultados deste estudo sugerem que as assembleias de girinos e adultos de anuros em um fragmento de Mata Atlântica constituem entidades funcionais congruentes entre as diferentes fases de vida, sendo a dispersão funcional a métrica que apresentou maior congruência entre os estágios de vida. Importante reconhecer que apesar da escala local, das limitações de amostragem (16 comunidades) e isto poder representar a possibilidade de um baixo poder preditivo, esse achado central corrobora e demonstra que, embora exista uma certa sincronia na diversidade de traços entre fases, os processos ecológicos que estruturam as comunidades são marcadamente influenciados pela ontogenia (He et al., 2022; Ramachandran et al., 2023). A esperada dissociação funcional reflete a transição de nicho que ocorre entre as fases aquática e terrestre, onde diferentes pressões seletivas atuam sobre os traços morfofuncionais, conforme documentado em anuros neotropicais (Werner & Gilliam, 1984; Lipinski & dos

Santos, 2020). Portanto, nossos resultados reforçam a ideia de que é preciso realizar abordagens que considerem explicitamente as distintas fases ontogenética.

Ontogenética funcional

Sobre às distintas facetas da diversidade funcional, em termos gerais, observamos que girinos e adultos não diferiram estatisticamente em riqueza, dispersão ou equitabilidade funcionais, indicando que, em termos médios, ocupam espaços funcionais de magnitude similar. Essa aparente similaridade, no entanto, há distinções na variabilidade das métricas entre corpos d'água, especialmente na riqueza funcional, mais variável em girinos, e na equitabilidade, mais variável em adultos. Tal padrão sugere que os girinos respondem de forma mais sensível à heterogeneidade ambiental local (Dalmolin et al., 2019; Pelinson, Rossa-Feres & Garey, 2022), enquanto os adultos podem estar mais sujeitos a fatores de escala ampla, como a configuração da paisagem (Prevedello & Vieira, 2010; Rosas-Espinoza et al., 2022). Isso ocorre porque a fase larval está fortemente associada a condições aquáticas imediatas, como complexidade de habitat e qualidade da água (Moreno-Rueda, & Comas, 2023; Almeida-Silva & Candioti, 2024), enquanto os adultos, com maior capacidade de deslocamento, integram-se a uma matriz espacial mais ampla, mediada por processos de dispersão e seleção de habitats terrestres (Cushman, 2006; Becker et al., 2010; Caballero-Díaz et al., 2025). Assim, a aparente equivalência média entre estágios não implica homogeneidade nos mecanismos de estruturação, mas sim respostas distintas aos mesmos gradientes ambientais.

Congruência funcional e processos ecossistêmicos

Ao avaliar a congruência funcional entre girinos e adultos, detectamos forte sincronia para dispersão funcional (especialmente com dados de presença-ausência) e riqueza funcional, mas nenhuma congruência para equitabilidade funcional. Isso indica que a diversidade de estratégias e a amplitude do espaço funcional ocupado são consistentes entre as fases, mas a distribuição da abundância no espaço funcional não é conservada ao longo do desenvolvimento. Esse desacoplamento na equitabilidade reflete mudanças ontogenéticas no uso de recursos, na repartição de nicho, estratégia reprodutiva devido a sua história de vida, fenômenos amplamente documentados para anfíbios (Werner & Gilliam, 1984; Relyea & Hoverman, 2006; Almeida-Silva & Candioti, 2024). A maior congruência com dados de presença-ausência sugere que a identidade das espécies e, portanto, sua identidade funcional é mais conservada do que suas abundâncias, as quais podem flutuar devido a fatores demográficos, competição ou perturbações locais (Mouillot et al., 2013; de Bello et al., 2016; Carmona et al., 2016). Importante ressaltar que a distinção entre os dados de presença-ausência e abundância são significativamente relevantes para compreender como a composição funcional potencial de uma comunidade (Violle et al., 2007; Cadotte et al., 2011; Ricotta et al., 2016) e a dominância e distribuição das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais das assembleias, podem impactar o entendimento sobre a intensidade e magnitude dos processos ecossistêmicos em (Grime, 1998; Enquist et al., 2015; Mori et al., 2018). Logo, a congruência funcional é facetada e dependente da métrica e do tipo de dado utilizado, evidenciando que aspectos diferentes da estrutura funcional respondem de modo distinto aos mesmos filtros ambientais.

6. CONCLUSÕES

Nossos resultados mostram que, enquanto a riqueza funcional e a dispersão funcional girinos e adultos são congruentes nos ecossistemas, a equitabilidade funcional por outro lado

reforça a existência de processos idiossincráticos a cada estágio de vida dos anfíbios anuros. A falta de relação entre a equitabilidade funcional de girinos e adultos sugere que os mecanismos de coexistência local e partição de nicho são muito diferentes nos girinos e nos adultos, devido a pressões seletivas distintas existentes nos corpos d'água lênticos e no ecossistema terrestre associado. Desta forma, torna-se evidente que para a manutenção dos processos ecossistêmicos dos anfíbios anuros são necessárias estratégias de conservação que devem necessariamente abranger todo o ciclo de vida. Programas de manejo não podem dissociar a proteção dos habitats aquáticos reprodutivos da gestão dos ambientes terrestres que sustentam as populações adultas, ambos são elos inseparáveis de uma mesma cadeia ecológica. A qualidade de um determina a persistência do outro, exigindo uma visão integrada e holística. O padrão de respostas divergente entre as métricas de diversidade funcional aponta que para a compreensão do papel dos anuros nos processos ecossistêmicos, não basta focar apenas em um estágio de vida, é necessário avaliar tanto girinos como adultos. Ressaltamos que a persistência das assembleias depende não apenas da qualidade do habitat imediato, mas também da conectividade funcional da matriz paisagística. Programas de manejo e conservação não podem dissociar a proteção dos habitats aquáticos reprodutivos da gestão dos ambientes terrestres que sustentam as populações adultas, exigindo uma visão integrada, crítica dialética e holística, que considere tanto a heterogeneidade local quanto a configuração espacial ampla.

7. REFERÊNCIAS

- Alex Smith, M., & M. Green, D. (2005). Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations?. *Ecography*, 28(1), 110-128.
- Almeida-Gomes, M., Lorini, M. L., Rocha, C. F. D., & Vieira, M. V. (2019). Habitat loss reduces the diversity of frog reproductive modes in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica*, 51(1), 113-123.
- Almeida-Silva, D., & Vera Candiotti, F. (2024). Shape evolution in two acts: morphological diversity of larval and adult neoaustrostralian frogs. *Animals*, 14(10), 1406.
- Altig, R. (2007). A primer for the morphology of anuran tadpoles. *Herpetological Conservation and Biology*, 2(1), 71-74.
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9(6), 683-693.
- Anuniação, P. R., da Silva, F. R., & Santos, T. G. (2023). Diversidade funcional de anuros em gradientes ambientais no Cerrado. *Herpetologica*, 79(2), 123-135.
- Bâncilă, R. I., Hartel, T., Plăiașu, R., Smets, J., & Cogălniceanu, D. (2010). Comparing three body condition indices in amphibians: a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Acta Herpetologica*, 5(2), 227-236.
- Barton, K. E. (2024). The ontogenetic dimension of plant functional ecology. *Functional Ecology*, 38(1), 98-113.
- Bates, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015.

- Bauman, D., Drouet, T., Dray, S., & Vleminckx, J. (2018). Disentangling good from bad practices in the selection of spatial or phylogenetic eigenvectors. *Ecography*, *41*(10), 1638-1649.
- Becker, C. G., Fonseca, C. R., Haddad, C. F., & Prado, P. I. (2010). Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conservation Biology*, *24*(1), 287-294.
- Benton, T. G., Plaistow, S. J., & Coulson, T. N. (2006). Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1591), 1173-1181.
- Bivand, R.; Wong, D. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *TEST*, v. 27, n. 3, p. 716-748, 2018.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., & Enquist, B. J. (2014). The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, *23*(5), 595-609.
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, *73*(3), 1045-1055.
- Both, C., Madalozzo, B., Lingnau, R., & Grant, T. (2009). Amphibian richness patterns in Atlantic Forest areas invaded by American bullfrogs. *Austral Ecology*, *34*(4), 443-450.
- Bowatte, G., Perera, P., Senevirathne, G., Meegaskumbura, S., & Meegaskumbura, M. (2013). Tadpole communities as indicators of habitat quality in Sri Lankan stream forests. **Amphibia-Reptilia*, *34*(1), 119-126.
- Caballero-Díaz, C., Tarroso, P., Sánchez-Montes, G., Reyes-Moya, I., Polo-Cavia, N., & Martínez-Solano, Í. (2025). Connecting the dots: regional assessment of landscape connectivity in amphibian communities in Central Spain. *Landscape Ecology*, *40*(8), 155.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, *48*(5), 1079-1087.
- Calow, P. (1987). *Evolutionary physiological ecology*. Cambridge University Press.
- Cardoso, P. et al. BAT: Biodiversity Assessment Tools. R package version 2.9.6, 2024.
- Carmona, C. P., De Bello, F., Mason, N. W., & Lepš, J. (2016). Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in ecology & evolution*, *31*(5), 382-394.
- Castillo Peñarredonda, C. J. (2024). Efeitos do manejo agrícola na diversidade taxonômica e funcional de anuros: um caso de estudo na Pampa brasileira.
- Cook, S. C., Housley, L., Back, J. A., & King, R. S. (2019). Freshwater eutrophication drives sharp reductions in temporal beta diversity. *Ecology*, *100*(6), e02694.
- Cortés-Gómez, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., & Castro-Herrera, F. (2015). Functional roles of tadpoles in Neotropical streams. *Journal of Freshwater Ecology*, *30*(2), 283-297.
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, *8*(11), 1175-1182.

- Cushman, S. A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2), 231-240.
- Dala-Corte, R. B., Melo, A. S., & Becker, F. G. (2020). Partitioning multiple facets of beta diversity reveals the signature of past land-use changes in a Neotropical fish metacommunity. *Journal of Applied Ecology*, 57(10), 1941-1953.
- Dalmolin, D. A., Tozetti, A. M., & Santos, T. G. (2019). Effects of landscape structure on anuran species richness and composition in subtropical wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, 27(4), 525-537.
- das Neves-da-Silva, D., Soares, B. E., Branco, C. W. C., & de Carvalho, A. M. P. T. (2023). Ecological guilds display different morphological traits in tadpoles inhabiting Neotropical streams. *South American Journal of Herpetology*, 28(1), 47-54.
- De bello, F. et al. Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 12, p. 443-448, 2021.
- de Bello, F., Carmona, C. P., Lepš, J., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. (2016). Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia*, 180(4), 933-940.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., & Lavorel, S. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A., Kram, R., & Lehman, S. (2000). How animals move: an integrative view. *Science*, 288(5463), 100-106.
- Dray, S. et al. adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-23, 2023.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196(3-4), 483-493.
- Dray, S., Pelissier, R., Couteron, P., Fortin, M. J., & Legendre, P. (2012). Community ecology in the age of multivariate spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82(3), 257-275.
- Driscoll, D. A., Banks, S. C., Barton, P. S., Lindenmayer, D. B., & Smith, A. L. (2013). Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in ecology & evolution*, 28(10), 605-613.
- Duellman, W. E., & Lehr, E. (2009). *Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru*. Natur und Tier Verlag.
- Elepfandt, A. (1996). Sensory perception and the lateral line system in amphibians. *Brain, Behavior and Evolution*, 47(2), 55-69.
- Elton, C. S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson.
- Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., & Savage, V. (2015). Scaling from traits to ecosystems: developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. *Advances in Ecological Research*, 52, 249-318.

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., & Crist, T. O. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, *14*(2), 101-112.
- Fox, J. H. (1995). Morphology of the anuran ear and its relationship to hearing. *Journal of Morphology*, *225*(1), 1-18.
- Fox, J.; Weisberg, S. An R Companion to Applied Regression. 3. ed. Sage, 2019.
- Fritzsich, B. (1989). Diversity and regression in the amphibian lateral line and electrosensory system. In *The Mechanosensory Lateral Line* (pp. 99-114). Springer.
- Gonzalez Baffa-Trasci, M., dos Santos, T. G., & Vasconcelos, T. S. (2020). Multi-scale drivers of anuran beta diversity in Atlantic Forest landscapes. *Landscape Ecology*, *35*(4), 801-815.
- Gonzalez, A., Rayfield, B., & Lindo, Z. (2011). The disentangled bank: how loss of habitat fragments and disassembles ecological networks. *American journal of botany*, *98*(3), 503-516.
- Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, *16*(3), 183-190.
- Gregorius, H. R., & Kosman, E. (2017). On the notion of dispersion: from dispersion to diversity. *Journal of Theoretical Biology*, *417*, 80-87.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, *34*(4), 427-433.
- Haddad, C. F., Toledo, L. F., Prado, C. P., Loebmann, D., & Garda, A. A. (2013). *Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia*. Anolis Books.
- He, Y. Y., Srisombut, K., Xing, D. L., Swenson, N. G., Asefa, M., Cao, M., ... & Yang, J. (2022). Ontogenetic trait variation and metacommunity effects influence species relative abundances during tree community assembly. *Plant Diversity*, *44*(4), 360-368.
- Hoff, K. V., & Wassersug, R. J. (2000). Tadpole locomotion: axial movement and tail functions in a largely vertebraeless vertebrate. *American Zoologist*, *40*(1), 62-76.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*, 415-427.
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, *24*(1), 52-63.
- Quinzio, S. I. (2020). The ontogeny of the lateral line system in *Telmatobius atacamensis* (Anura, Telmatobiidae). *Journal of Morphology*, *281*(1), 4-16.
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, *226*(3), 113-137.
- Lai, J., Zou, Y., Zhang, J., & Peres-Neto, P. R. (2022). Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the `rdacca.hp` R package. *Methods in Ecology and Evolution*, *13*(4), 782-788.
- Leão-Pires, T. A., Luiz, A. M., & Sawaya, R. J. (2018). The complex roles of space and environment in structuring functional, taxonomic and phylogenetic beta diversity of frogs in the Atlantic Forest. *PLoS One*, *13*(4), e0196066.

- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (3rd ed.). Elsevier.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, 7(7), 601-613.
- Leivas, P. T., Moura, M. O., & Faria, R. G. (2018). Reproductive modes and habitat use in anuran amphibians in the Atlantic Forest. *Journal of Natural History*, 52(13-16), 841-854.
- Lescano, J. N., Bellis, L. M., & Hoyos, L. E. (2018). Amphibian functional diversity in relation to habitat types in a Neotropical landscape. *Austral Ecology*, 43(3), 273-283.
- Levine, J. M., & HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461(7261), 254-257.
- Li, H., & Reynolds, J. F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73(2), 280-284.
- Lipinski, V. M., Schuch, A. P., & dos Santos, T. G. (2020). Changes on anuran tadpole functional diversity along an environmental gradient at the southernmost Atlantic Rainforest remnant. *Asian Herpetological Research*, 11(1), 63-70.
- Lourenço-de-Moraes, R., Campos, F. S., & Ferreira, R. B. (2020). Functional diversity of anurans in Atlantic Forest remnants. *Biodiversity and Conservation*, 29(8), 2495-2512.
- Lüdecke, D. et al. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software*, v. 6, n. 60, p. 3139, 2021.
- Malaterre, C., Dussault, A. C., & Bouchard, F. (2019). Functional ecology's non-selectionist understanding of function. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 73, 1-9.
- Mammola, S., & Cardoso, P. (2020). Functional diversity metrics using kernel density n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(8), 986-995.
- Mammola, S., Carmona, C. P., Guillerme, T., & Cardoso, P. (2021). Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 35(9), 1869-1885.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.
- McDiarmid, R. W., & Altig, R. (Eds.). (1999). *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. University of Chicago Press.
- Millard, J. W., Freeman, R., & Newbold, T. (2021). Text-analysis reveals taxonomic and geographic disparities in animal pollination literature. *Ecography*, 44(2), 321-332.
- Moreira, L. F. B., da Silva, C. R., & Rossa-Feres, D. C. (2020). Agricultural land use affects anuran functional diversity in subtropical wetlands. *Biological Conservation*, 247, 108610.
- Moreno-Rueda, G., & Comas, M. (Eds.). (2023). *Evolutionary ecology of amphibians*. CRC Press.

- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, *24*(4), 867-876.
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*(3), 167-177.
- Naimi, B. et al. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. *Ecography*, v. 37, p. 191-203, 2014.
- Ohlert, T., Kimmel, K., Avolio, M., Chang, C., Forrestel, E., Gerstner, B., ... & Whitney, K. (2022). Exploring the impact of trait number and type on functional diversity metrics in real-world ecosystems. *Plos one*, *17*(8), e0272791.
- Oksanen, J. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-6.1, 2024.
- Oliveira, E. V. D. S. (2021). Padrões espaciais e determinantes da diversidade taxonômica, filogenética e funcional de plantas na restinga brasileira.
- Oliveira, G. A. (2024). Influência da estrutura da paisagem e comunidade biótica na ocorrência de uma árvore dispersa por animais em florestas secundárias da Mata Atlântica.
- Pacheco, E. O. (2021). Causes and processes determining the structure of anuran assemblage in an Atlantic Forest fragmented area.
- Pebesma, E.; Bivand, R. *Spatial Data Science: With Applications in R*. Chapman and Hall/CRC, 2023.
- Pélabon, C., Bolstad, G. H., & Hansen, T. F. (2023). Evolutionary consequences of ontogenetic niche shifts. *Evolution*, *77*(3), 629-641.
- Pelinson, R. M., Rossa-Feres, D. D. C., & Garey, M. V. (2022). Disentangling the multiple drivers of tadpole metacommunity structure in different ecoregions and multiple spatial scales. *Hydrobiologia*, *849*(19), 4185-4202.
- Perea, A. J., Wiegand, T., Garrido, J. L., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2022). Spatial phylogenetic and phenotypic patterns reveal ontogenetic shifts in ecological processes of plant community assembly. *Oikos*, *2022*(12), e09260.
- Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., & Vaira, M. (2018). Functional diversity of anuran communities in Andean Yungas forests. *Journal of Tropical Ecology*, *34*(4), 239-251.
- Pereyra, M. O., Blotto, B. L., & Faivovich, J. (2021). The evolution of reproductive modes in Neotropical anurans. *Biological Reviews*, *96*(2), 669-693.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, *9*(6), 741-758.
- Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, *19*(5), 1205-1223.
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, 2024.

- Ramachandran, A., Huxley, J. D., McFaul, S., Schauer, L., Diez, J., Boone, R., ... & Spasojevic, M. J. (2023). Integrating ontogeny and ontogenetic dependency into community assembly. *Journal of Ecology*, 111(7), 1561-1574.
- Ramalho, W. P., Andrade, M. S., & Brasileiro, C. A. (2021). Spatial and environmental drivers of anuran functional diversity in Cerrado wetlands. *Journal of Herpetology*, 55(4), 369-379.
- Regolin, A. L., Ribeiro, M. C., & Martello, F. (2020). Effects of landscape heterogeneity on butterfly diversity in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 35(12), 2651-2668.
- Relyea, R. A., & Hoverman, J. T. (2006). Assessing the ecology in ecotoxicology: a review and synthesis in freshwater systems. *Ecology Letters*, 9(10), 1157-1171.
- Revelle, W. psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research. R package version 2.4.6, 2024.
- Ribeiro, J. W., de Lima, M. G., & da Silva, F. R. (2019). Landscape effects on anuran functional diversity in Atlantic Forest streams. *Landscape Ecology*, 34(1), 141-156.
- Ribeiro, J. W., Siqueira, T., & Brejão, G. L. (2017). Functional diversity of stream fish communities in relation to land use changes. *Freshwater Biology*, 62(7), 1207-1219.
- Rosas-Espinoza, V. C., Peña-Joya, K. E., Álvarez-Grzybowska, E., Godoy-González, A. A., Santiago-Pérez, A. L., & Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2022). Amphibian taxonomic and functional diversity in a heterogeneous landscape of west-central Mexico. *Diversity*, 14(9), 738.
- Rosenfield, M. F., & Muller, S. C. (2020). The dimensions of plant functional variation: traits, spectra, and assembly. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 359-380.
- Schiesari, L., Leibold, M. A., & Burton, G. A. (2018). Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying anthropogenic impacts on aquatic ecosystems. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 37(12), 3035-3048.
- Schmidt, A. F., & Finan, C. (2018). Linear regression and the normality assumption. *Journal of Clinical Epidemiology*, 98, 146-151.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671-675.
- Shaffer, H. B., Gidis, M., & McCartney-Melstad, E. (2011). Conservation genetics of amphibians. In *Conservation Genetics in the Age of Genomics* (pp. 185-210). Columbia University Press.
- Simmons, A. M. (2025). Amphibians. In *Exploring Animal Behavior Through Sound: Volume 2: Applications* (pp. 131-170). Cham: Springer Nature Switzerland.
- Sirami, C., Gross, N., & Baillod, A. B. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33), 16442-16447.
- Smith, M. A., & Green, D. M. (2005). Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28(1), 110-128.

- Souza Jr., C. M., Shimbo, J. Z., & Rosa, M. R. (2020). Reconstructing three decades of land use and land cover changes in Brazilian biomes with Landsat archive and Earth Engine. *Remote Sensing*, *12*(17), 2735.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M. T., & Araújo, M. B. (2006). Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, *12*(1), 49-60.
- Toledo, L. F., Becker, C. G., & Haddad, C. F. (2021). Patterns and processes of global functional diversity in amphibians. *Global Ecology and Biogeography*, *30*(10), 1976-1987.
- Tonetti, V. R., Niebuhr, B. B., & Ribeiro, M. C. (2023). Landscape heterogeneity and functional connectivity: a systematic review. *Landscape Ecology*, *38*(1), 1-18.
- Tonetti, V., Pena, J. C., Scarpelli, M. D., Sugai, L. S., Barros, F. M., Anunciação, P. R., ... & Ribeiro, M. C. (2023). Landscape heterogeneity: concepts, quantification, challenges and future perspectives. *Environmental Conservation*, *50*(2), 83-92.
- Turner, M. G., Gardner, R. H., & O'Neill, R. V. (2001). *Landscape ecology in theory and practice*. Springer.
- Van Allen, B. G., & Rudolf, V. H. (2013). Ghosts of habitats past: environmental carry-over effects drive population dynamics in novel habitat. *The American Naturalist*, *181*(5), 596-608.
- Viana, D. S., Keil, P., & Jeliakov, A. (2022). Disentangling spatial and environmental effects: Flexible methods for community ecology and macroecology. *Ecosphere*, *13*(4), e4028.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., & Kazakou, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882-892.
- Warne, R. W., & Crespi, E. J. (2015). Larval growth rate and sex determine resource allocation and stress responsiveness across life stages in juvenile frogs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *323*(3), 191-201.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- Werner, E. E., & Gilliam, J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *15*(1), 393-425.
- Whiles, M. R., Lips, K. R., & Pringle, C. M. (2006). The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *4*(1), 27-34.
- Wickham, H. et al. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.4, 2023.
- Wickham, H. et al. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, v. 4, n. 43, p. 1686, 2019.
- Wickham, H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.