



Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
Instituto de Biociências
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

**Efeitos da urbanização na variabilidade intra- e interespecífica de
atributos fenotípicos em metacomunidades de anfíbios**

Leandro Batista da Cunha Menezes



Campo Grande – MS
junho de 2025

**Efeitos da urbanização na variabilidade intra- e interespecífica de atributos
fenotípicos em metacomunidades de anfíbios**

Leandro Batista da Cunha Menezes

Dissertação apresentada como requisito para a
obtenção do título de **Mestre em Ecologia e
Conservação**, pelo Programa de Pós Graduação
em Ecologia e Conservação, Universidade Federal
de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Diogo Borges Provete

Banca avaliadora

TITULARES

Dra. Camila Chiamenti Both

Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso

Dr. Fernando Rodrigues da Silva

SUPLENTES

Dr. Maurício Almeida-Gomes

Dr. Michel Varajão Garey

Agradecimentos

Agradeço à minha família, em especial meus pais Henrique e Vera, por plantarem a semente da curiosidade em mim e sempre me ensinarem que o estudo é a maior riqueza que podemos ter. Obrigado por nunca medirem esforços para me dar suporte sempre que precisei nas minhas aventuras pelo mundo afora, como agora no mestrado. Vocês foram essenciais durante essa trajetória e me apoiaram em todos os momentos. Essa pesquisa e esse diploma tem a mão de vocês. Amo vocês.

Ao Diogo Borges Provete, meu orientador, pela parceria durante essa trajetória do mestrado. Agradeço por confiar em mim para realizar este projeto tão desafiador e importante. Tenho orgulho de dizer para todos que tenho muita sorte de ter um orientador tão preocupado com o desenvolvimento genuíno dos seus alunos. Tua presença na minha trajetória pessoal, acadêmica e profissional é impactante. Obrigado pela paciência e ensinamentos.

Aos amigos(as) do Laboratório de Síntese e Biodiversidade, Marcos Severgnini, Daiene Hokama e Matheus Moroti, pela amizade, parceria e bagunças nas tardes de laboratório, além das manhãs de reunião sempre com muitas trocas e aprendizado.

Aos professores, equipe do PDBFF-INPA e turma 2023 do EFA (Ecologia da Floresta Amazônica) pela grande formação e experiência que tivemos durante um mês na Amazônia discutindo e produzindo ciência.

À turma 2023 do Mestrado em Ecologia e Conservação e aos colegas e professores do Setor de Ecologia que deram aulas valiosas para o nosso desenvolvimento acadêmico. Em especial, às grandes amigas que fiz nesse período com a Jeane, Daiene, Marcos, Christopher, Mariana, Giulia e Alan.

Aos amigos(as) que me ajudaram nas coletas de dados em campo, sem vocês este trabalho não teria finalizado a parte mais essencial e desafiadora de todas. Um grande obrigado ao Gabriel Camargos, Rafael Silva e Yasmin Zavelinski por me acompanharem nessa loucura, e

pela eventual ajuda dos demais: Christopher Antunez, Sergi, Marcos Severgnini, Lucas Liesak e Jeane Lima.

A todos(as) donos(as) de propriedades rurais que autorizaram a minha presença para a realização da pesquisa, mesmo em períodos noturnos. Em especial, à Fazenda Esperança e Seu Pita, que sempre me receberam com muita alegria.

À Coleção Científica do Laboratório de Zoologia da Universidade de Taubaté (CCLZU/IAM UNITAU) e à Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS) por aceitarem o depósito dos espécimes coletados em São José dos Campos e Campo Grande.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (nº 87096-4) e à Comissão de Ética no Uso de Animais da UFMS (nº 23104.022764/2024-79) pela licença e autorização de pesquisa; À comissão permanente de pesquisa do Parque Natural Municipal Augusto Ruschi e à Secretaria de Urbanismo e Sustentabilidade do município de São José dos Campos-SP pela autorização de pesquisa nos parques públicos.

À minha banca de qualificação, Michel V. Garey, Maurício Almeida Gomes e Danilo Ribeiro, que tanto contribuíram para o refinamento e crescimento desse estudo.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, que por meio das agências de fomento CAPES-DS e CNPq (130170/2023-2), me disponibilizaram uma bolsa de estudos que foi essencial para a minha permanência em Campo Grande para a realização do mestrado.

Aos meus grandes amigos da vida e que sempre me acompanham nas novas fases. Obrigado por, desde sempre, tornarem a jornada mais leve e entenderem a minha ausência nesse período. Em especial, meus amigos caóticos do Falso Mundinho: João Vitor, Priscila, João Miguel, José Senra, Anderson e Nicolas; E meus queridos amigos da calma e das viagens mundo afora: Lucas Liesak, Camile e Pedro.

“Letras misturadas com metal
E a cidade crescia como um animal,
Em estruturas postiças,
Sobre areias movediças,
Sobre ossadas e carniças,
Sobre o pântano que cobre o sambaqui,
Sobre o país ancestral,
Sobre a folha do jornal”

(Lenine)

Sumário

Introdução geral.....	10
Materiais e Métodos	15
Área de estudo	15
Desenho amostral	32
Atributos fenotípicos	32
Variáveis ambientais locais e de composição da paisagem	33
Literatura citada.....	41
Efeitos da urbanização na variabilidade intra- e interespecífica de atributos fenotípicos em metacomunidades de anfíbios	46
Resumo.....	46
1. Introdução.....	49
2. Materiais e métodos	54
2.1 Autocorrelação espacial	54
2.2 Análise de dados.....	58
3. Resultados	64
3.1 Partição da variação fenotípica	65
3.2 Efeito das variáveis ambientais nos componentes de variação fenotípica	72
3. Discussão.....	76
3.1 Partição da variação fenotípica	76
3.2 Covariação e efeitos das variáveis ambientais	80
4. Conclusão	82
5. Literatura citada.....	84
MATERIAL SUPLEMENTAR	92
Contribuição relativa da ancestralidade comum e da variação fenotípica em metacomunidades	101
Resumo.....	101
1. Introdução.....	104
2. Materiais e métodos	109
2.1 Análise de dados.....	109
3. Resultados	110
4. Discussão.....	118
5. Conclusão	122
6. Literatura citada.....	124
Conclusão geral	135

Resumo geral

A conversão de paisagens naturais em novos ecossistemas urbanos altera diversos processos ecológicos e evolutivos, e conseqüentemente, a montagem de comunidades. Isso provoca não só uma mudança na identidade de espécies nas comunidades, mas também uma modificação na distribuição dos fenótipos e distância filogenética entre as espécies co-ocorrentes. No entanto, pouco se sabe sobre como a idade e tamanho da cidade impactam o fenótipo de espécies com limitação de dispersão. Nesta dissertação, testei se gradientes de urbanização restringem a variação de atributos fenotípicos em anfíbios, e o papel da evolução de atributos na montagem de comunidades. Para isso, estimamos variáveis ambientais locais e de paisagem em 20 poças em Campo Grande (MS) e outras 20 em São José dos Campos (SP). Medimos atributos fenotípicos relacionados ao nicho de impacto, como: comprimento e largura da cabeça (mm); e nicho de requerimento: comprimento rostro-cloacal, comprimento da coxa, tíbia e pé (mm) para cada espécie em cada poça. Particionamos a variação fenotípica em níveis hierárquicos e testamos o efeito das variáveis ambientais locais e de paisagem nos atributos fenotípicos. Por fim, testamos como o componente fenotípico herdado e adaptativo da variação fenotípica é influenciado pelo gradiente urbano. Houve uma homogeneização dos atributos nas populações de anuros na escala de comunidade em ambas as cidades. O efeito das variáveis ambientais locais e de paisagem e fontes de variação fenotípica diferiram entre cidades. A dissimilaridade funcional pura foi maior dentro das cidades, mas a sua magnitude mudou entre elas. Somente São José dos Campos demonstrou evidências de convergência evolutiva, como no tamanho do corpo. Nossos resultados sugerem que não só a idade, mas também o ritmo de urbanização, pode mudar a magnitude do efeito e a resposta dos anuros até mesmo entre cidades tropicais.

Palavras-chave: Montagem de comunidades; Nicho; Coexistência; Adaptação fenotípica.

General abstract

The conversion of natural landscapes into new urban ecosystems alters various ecological and evolutionary processes and, consequently, community assembly. This not only leads to a change in species identity within communities but also modifies the distribution of phenotypes and the phylogenetic distance among co-occurring species. However, little is known about how city age and size impact the phenotypes of species with limited dispersal ability. In this dissertation, I tested whether urbanization gradients constrain the variation in phenotypic traits in amphibians and the role of trait evolution in community assembly. To this end, we assessed local and landscape environmental variables in 20 ponds in Campo Grande (MS) and 20 others in São José dos Campos (SP). We measured phenotypic traits related to the impact niche, such as head length and width (mm), and to the requirement niche: snout-vent length, thigh length, tibia length, and foot length (mm) for each species in each pond. We partitioned phenotypic variation across hierarchical levels and tested the effect of local and landscape environmental variables on phenotypic traits. Finally, we tested how the inherited and adaptive components of phenotypic variation are influenced by the urban gradient. There was a homogenization of traits within anuran populations at the community scale in both cities. The effect of local and landscape environmental variables and the sources of phenotypic variation differed between cities. Pure functional dissimilarity was higher within cities, but its magnitude varied between them. Only São José dos Campos showed evidence of evolutionary convergence, such as in body size. Our results suggest that not only city age but also the pace of urbanization can alter the magnitude of the effect and the response of anurans, even among tropical cities.

Key-words: Community assembly; Niche; Coexistence; Phenotypic adaptation.

Introdução geral

Metacomunidades são comunidades locais conectadas por fluxo de espécies potencialmente interagindo entre si (Leibold et al. 2004). Inicialmente foram propostos quatro arquétipos que dão ênfase no papel da dispersão, heterogeneidade ambiental e equivalência ecológica (Logue et al. 2011) para descrever a organização das comunidades locais no espaço: Dinâmica de manchas, triagem de espécies, efeito de massa e modelo neutro (Leibold & Chase 2018). O modelo neutro assume que as espécies possuem probabilidades semelhantes de dispersão entre as comunidades e que as suas taxas demográficas são equivalentes e flutuam de maneira estocástica (Hubbel 2001). Por outro lado, outros modelos assumem que a heterogeneidade ambiental e diferenças de nicho entre as espécies determinam a sua distribuição ao longo do espaço, através de mecanismos determinísticos (Levins & Culver 1971, Shmida & Wilson 1985). Esses modelos apontam para padrões distintos de distribuição de espécies (Leibold & Chase 2018), o que conseqüentemente influencia o conjunto de espécies encontrado nas comunidades de uma dada região.

A coexistência de espécies num contexto espacial (Amarasekare 2003, Amarasekare et al. 2004) é dada pelo balanço entre mecanismos estabilizadores (diferença de nicho) e equalizadores (diferença de aptidão) (Chesson 2000). Diferenças de nicho entre espécies podem surgir por tolerâncias ambientais distintas e/ou diferentes suscetibilidades às interações bióticas (Chase & Leibold 2003). De modo complementar, diferenças de aptidão surgem através de distinções no desempenho dos organismos em extrair e utilizar recursos numa comunidade (Laughlin & Messier 2015). A base conceitual do nicho e da aptidão se desenvolveu ao longo do século passado, com os estudos relacionados aos requisitos (Grinnel 1917) e impactos (Elton 1927), nicho fundamental e realizado (Hutchinson 1957), exclusão competitiva (MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1972, Connell 1983), nicho individual (Roughgarden 1972, 1974), filtros bióticos e abióticos (Keddy 1992, Weiher & Keddy 1995)

e processos neutros (Hubbel 2001). No entanto, essas definições se concentravam em apenas uma das partes que compõe o nicho (Chase & Leibold 2003).

Atualmente, Chase & Leibold (2003) unificaram a base conceitual desenvolvida para o nicho num arcabouço analítico utilizando os modelos “consumidor-recurso” descritos por MacArthur (1972) e as extensões descritas por Tilman (1982), o que recebeu o nome de Teoria Contemporânea do Nicho. Adicionalmente, Bolnick et al. (2003) demonstrou a importância da especialização individual na estruturação de comunidades utilizando como base o conceito de nicho individual de Roughgarden (1972, 1974). Dessa forma, uma abordagem integrativa que englobe a especialização individual, Teoria Contemporânea do Nicho e a Teoria Moderna de Coexistência, aumenta o poder preditivo para revelar padrões no uso de recursos, desde organismos até metacomunidades (e.g., Xavier-Jordani et al., 2019, Dalmolin et al. 2020, Mungee & Athreya 2021, Xie et al. 2024). No entanto, é importante considerar que padrões atuais podem ser resultado de mudanças ambientais recentes e da história evolutiva das espécies (Cadotte et al. 2019).

As relações de parentesco evolutivo entre as espécies têm um importante papel na montagem de comunidades (De Bello et al. 2017, Cadotte et al. 2019). Por exemplo, comunidades com espécies que possuem maior parentesco evolutivo tendem a ter uma estrutura fenotípica mais semelhante em relação às comunidades com espécies que possuem menor parentesco (De Bello et al. 2021). Dessa forma, uma maior semelhança fenotípica se reflete em maior semelhança nas preferências ambientais e interações bióticas, já que as características fenotípicas delimitam grande parte do nicho das espécies (Chase & Leibold 2003, Cadotte & Tucker 2017). Opostamente, fenótipos distintos indicam fracas relações evolutivas entre as espécies, ou seja, uma maior diferença nas preferências ambientais e interações bióticas (De Bello et al. 2021). No entanto, a variação fenotípica pode fazer

espécies com menor parentesco evolutivo se tornarem fenotipicamente semelhantes, o que pode confundir a relação entre padrões filogenéticos e fenotípicos (Losos 2011).

Uma maior variação fenotípica permite uma adaptação mais rápida às mudanças ambientais, sendo um elemento central no estabelecimento das espécies em uma comunidade (Violle et al. 2012). O ajuste fenotípico ocorre inicialmente pela exaptação, onde os atributos fenotípicos que evoluíram sob um regime de seleção passado são ajustados a um novo ambiente. Dessa forma, os atributos fenotípicos ganham uma nova função e aumentam a aptidão dos organismos no ambiente (Winchell et al. 2023). Ao longo do tempo, essa mudança fenotípica é fixada nas espécies, alterando o nicho de indivíduos e espécies (Thompson et al. 2022, Winchell et al. 2023, Costa-Pereira & Araújo 2024). Em contraste, um atributo pode diminuir a aptidão dos organismos se fenótipos mal-adaptados forem fixados, o que prejudica a probabilidade de ocorrência no novo ambiente (Brady et al. 2019). Portanto, a capacidade de ajuste fenotípico das espécies afeta a coexistência e a montagem de comunidades, pois pode direcionar para uma alta ou baixa sobreposição de nicho nas comunidades locais (Violle et al. 2012, De Bello et al. 2021, Pastore et al. 2021).

Embora estudos com urbanização tenham avançado significativamente nas últimas décadas, ainda existem lacunas relacionadas à coexistência e montagem de comunidades (Szulkin et al. 2020, Shackleton et al. 2021, Severgnini et al. 2024). Aspectos como padrões de competição, uso de recursos, comportamento e tolerância são algumas das lacunas (Kristien et al. 2020, Langerhans & Kern 2020). Entretanto, essas potenciais lacunas podem diferir entre distintos grupos taxonômicos, já que o ciclo de vida, sobrevivência e a reprodução das espécies diferem (Langerhans & Kern 2020, Winchell et al. 2020). Por exemplo, aves e morcegos possuem ciclo de vida e reprodução terrestre, além de atributos fenotípicos que conferem o voo (Norberg 1986). Com isso, possuem maior capacidade de dispersão, o que favorece a seleção de habitats adequados às suas preferências ambientais

dentro ou fora das cidades (Winchell et al. 2020). No entanto, organismos aquáticos como os anfíbios não apresentam a mesma dinâmica dentro das cidades (Wells 2007).

Anfíbios anuros são bons modelos para testar como a montagem de comunidades ocorre em ecossistemas urbanos, especialmente por conta do seu ciclo de vida bifásico e baixa dispersão (Hamer & McDonnell 2008). Esses organismos apresentam características únicas dentre os vertebrados, já que suas comunidades se concentram majoritariamente ao redor de um mesmo ambiente aquático, ou em uma rede de ambientes próximos (Ribeiro et al. 2011). Com isso, transformações ambientais que ocorrem nas poças consequentemente afetam múltiplas espécies que potencialmente interagem (Oertli & Parris 2019, Perrelet et al. 2025). Nas últimas décadas, estudos com comunidades de anfíbios em área urbana foram realizados em diferentes cidades ao redor do mundo, o que demonstra evidências de mudanças especialmente na composição de espécies, riqueza taxonômica e atributos de história de vida (Parris 2006, Hamer & Parris 2011, Scheffers & Paszkowski 2012, Preuss et al. 2024). Dessa forma, entender a coexistência de espécies através da perspectiva fenotípica, como por meio da escala intra- e interespecífica, pode ser essencial para a compreensão da montagem de comunidades.

Utilizar a variação de atributos fenotípicos associados às diferenças de nicho pode auxiliar na compreensão de como se dá a montagem de comunidades em ecossistemas urbanos (Chase & Leibold 2003, Violle et al. 2012, Kristien et al. 2020). As diferenças de nicho podem se dar tanto pelas mudanças nos recursos tróficos, quanto pelas mudanças nos recursos de habitat ocasionados pela urbanização. Dessa forma, é esperado que potenciais mudanças nesses recursos possam afetar a variação fenotípica de atributos relacionados à captura desses recursos (Chase & Leibold 2003, Thompson et al. 2022). Para isso, a utilização da estatística *T* e dos métodos filogenéticos comparativos são boas ferramentas para compreender a expansão e/ou redução de nicho e potenciais adaptações fenotípicas nas

espécies (Violle et al. 2012, De Bello et al. 2017). Por exemplo, a estatística T descrita por Violle et al. (2012) particiona a variação fenotípica em múltiplas escalas hierárquicas, podendo sugerir padrões de coexistência, sobreposição de nicho e estratégias ecológicas. Além disso, o método descrito por De Bello et al. (2017) propõe desacoplar atributos fenotípicos da filogenia para inferir padrões evolutivos que estruturam a montagem de comunidades (e.g., Hulshof et al. 2013, Mungee & Athreya 2021). Dessa forma, uma combinação entre os dois métodos pode fornecer valiosos insights para o arcabouço teórico da ecologia evolutiva urbana.

Para um melhor entendimento dos resultados, organizamos a dissertação em dois capítulos. O primeiro deles testa os efeitos da urbanização na organização fenotípica em duas metacomunidades de anuros, enquanto o segundo analisa os modos de evolução dos atributos fenotípicos.

Capítulo I: “Ecosistemas urbanos restringem a variação de atributos fenotípicos relacionados com distintos componentes do nicho ecológico?”. Aqui, utilizo o arcabouço teórico de metacomunidades e nicho para entender a montagem de comunidades de anuros nos ecossistemas urbanos. Nossa hipótese é que a variação intraespecífica será restringida ao longo do gradiente urbano, pois esperamos que uma potencial alteração nos recursos tróficos e de habitat ocasionados pela urbanização afete o nicho ecológico das espécies. Dessa forma, temos dois objetivos principais: (1) Investigar como o gradiente de urbanização altera a contribuição da variação intraespecífica em relação à interespecífica para variação de atributos fenotípicos; (2) Testar o papel relativo das variáveis ambientais (local e paisagem) nos componentes de variação fenotípica ao longo do gradiente de urbanização.

Capítulo II: “Qual o papel relativo da ancestralidade e da variação fenotípica na montagem de comunidades?”. Aqui, utilizo o arcabouço teórico de metacomunidades e nicho para entender os padrões de evolução dos atributos fenotípicos relacionados ao nicho das

espécies nos ecossistemas urbanos. Nossa hipótese é que cidades mais antigas terão maior pressão seletiva sob as espécies, pois esperamos que nessas cidades as espécies estejam há mais tempo sob adaptação às condições ambientais. Dessa forma, temos um objetivo principal: (1) Avaliar o papel dos componentes puro e conjunto da ancestralidade comum e da variação fenotípica na montagem de comunidades de anuros.

Materiais e Métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado em duas cidades com idades e tamanhos distintos: Campo Grande (Figura 1), Mato Grosso do Sul, Centro-Oeste do Brasil; São José dos Campos (Figura 2), São Paulo, Sudeste do Brasil. São José dos Campos foi fundada há 256 anos e possui área urbana de 128,94 km², população estimada em 697.054 habitantes (634,03 habitantes/km²) (IBGE 2023) e taxa de crescimento anual da área urbana de 1,88% (MapBiomas v. 9.0). Campo Grande foi fundada há 124 anos e tem 252,63 km² de área urbana, população estimada em 898.100 (111,1 habitantes/km²) (IBGE 2023) e taxa de crescimento anual da área urbana de 1,77% (MapBiomas v. 9.0).

Em São José dos Campos, estudos anteriores registraram 38 espécies, sendo 20 delas ocorrendo no perímetro urbano (Gonçalves 2009, Alexandre 2014, Moroti et al. 2019, Menezes et al. *in prep*). Em Campo Grande, 37 espécies já foram registradas, das quais 31 ocorrem no perímetro urbano (Souza et al. 2017; Ferreira et al. 2017; Ganci et al. 2022; Severgnini et al. 2024b).

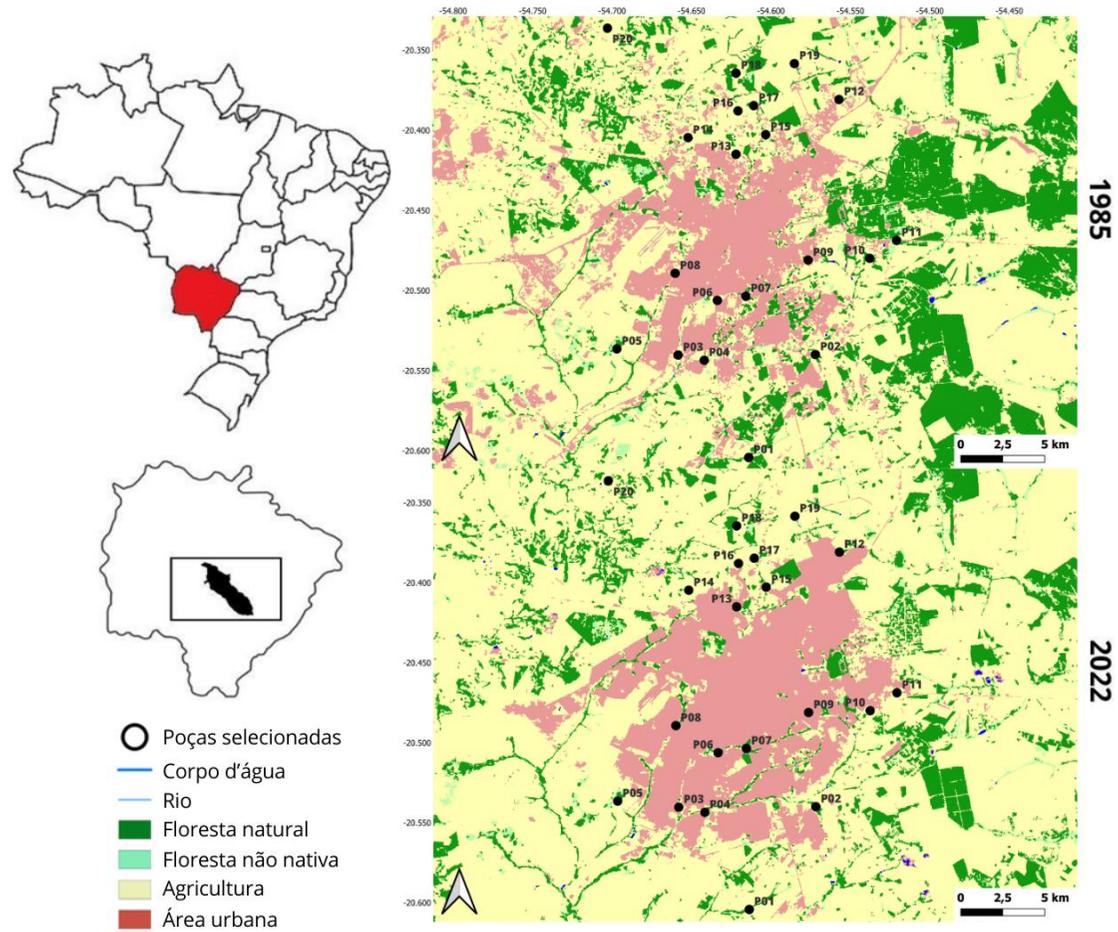


Figura 1: Mapa de mudança na cobertura da terra (1985–2022) mostrando as poças amostradas (pontos pretos) no gradiente urbano em Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil. As características do mapa foram extraídas do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) e do banco de dados MapBiomas (2023); e preparado no QGIS v. 3.22.1.

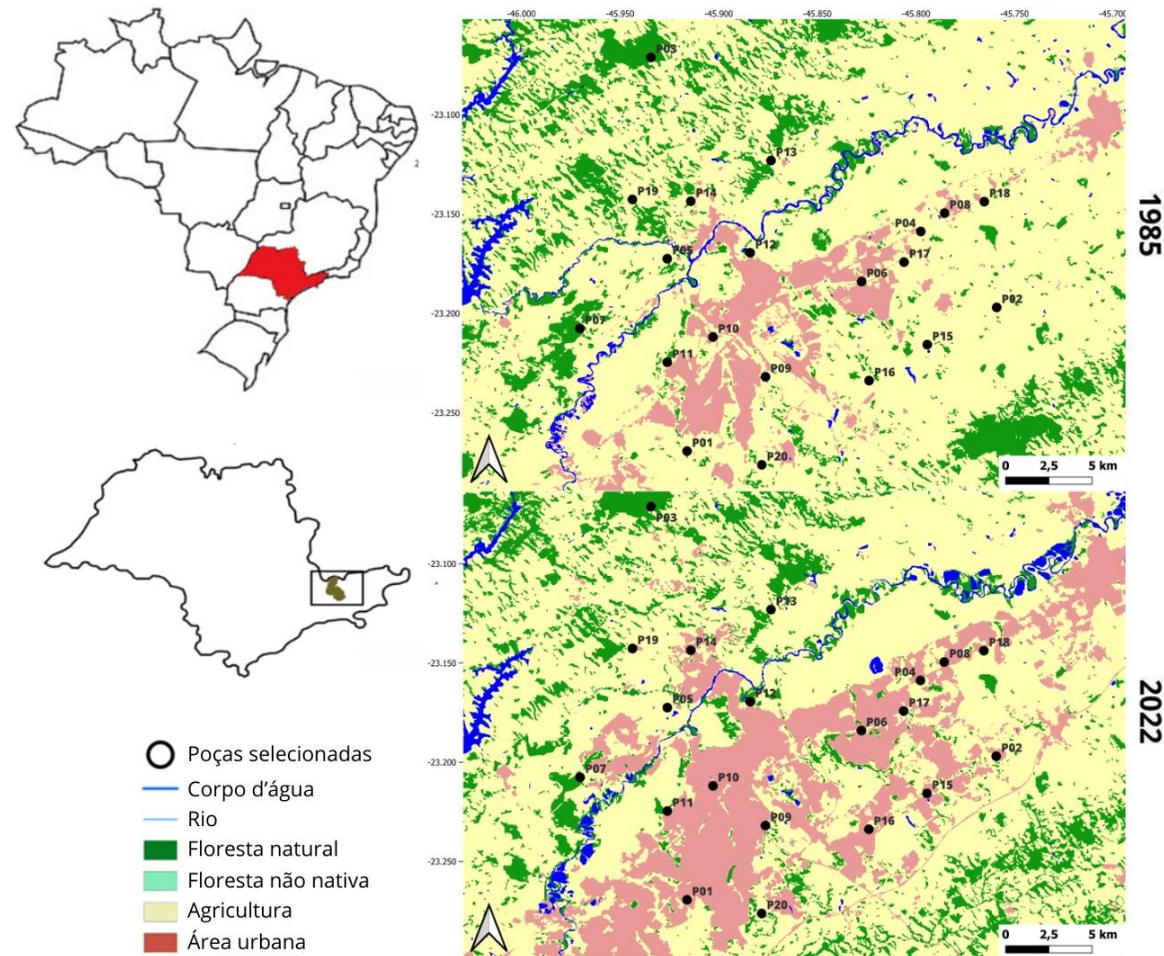


Figura 2: Mapa de mudança na cobertura da terra (1985–2022) mostrando as poças amostradas (pontos pretos) no gradiente urbano em São José dos Campos, São Paulo, Brasil.

Desenho amostral

Para selecionar as poças ao longo do gradiente urbano segui o desenho amostral de Piano et al. (2020) e utilizei o banco de dados do MapBiomias (2023). Obtive 20 poças em São José dos Campos e outras 20 poças em Campo Grande para representar o gradiente urbano, utilizando buffers de 500 m como distância mínima entre as poças. Utilizei os buffers para quantificar a heterogeneidade ambiental ao longo do gradiente urbano, e tomei medidas ambientais locais e de paisagem separadamente para cada cidade.

Amostrei machos adultos de anuros e estimei a abundância das espécies entre 18h30 à 00h00 no período reprodutivo entre outubro de 2023 e março de 2024, exceto para *Dendropsophus nanus* que compreendeu o período entre novembro de 2022 a janeiro de 2023. Utilizei levantamento em sítio de reprodução e busca por encontros visuais (Scott & Woodward 1994). Cada poça foi visitada até obtermos cinco indivíduos mensurados para cada espécie, totalizando duas visitas por poça. Para identificar os indivíduos e evitar re-amostragem, utilizei marcação com elastômero e soltei os indivíduos. Indivíduos coletados foram tombados na Coleção ZUFMS e na Coleção Científica de Anfíbios do Laboratório de Zoologia da Universidade de Taubaté. A pesquisa foi realizada mediante a autorização do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), sob nº 87096-4, e aprovação da Comissão de Ética no Uso de Animais da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CEUA/UFMS), sob nº 23104.022764/2024-79.

Atributos fenotípicos

Seguindo Watters et al. (2016), tomei medidas no lado esquerdo do corpo para os seguintes atributos fenotípicos: comprimento rostro-cloacal, comprimento da perna (pé,

tíbia e coxa), largura e comprimento da cabeça. Medi indivíduos com paquímetro digital manual (ZAAS-10016, com precisão de 0,01 mm) em cada uma das poças. Para remover a relação alométrica das medidas lineares (Klingeberg 2016), utilizei os resíduos de um modelo linear relacionando tamanho do corpo (em escala log, variável preditora) com o tamanho da perna, e comprimento e largura da cabeça (variáveis resposta). A análise foi realizada no software R (R Core Team 2024).

Selecionei esses atributos fenotípicos, pois eles potencialmente possuem relação com diferentes componentes do nicho ecológico (Winemiller et al. 2015). Por exemplo, a largura e comprimento de cabeça estão relacionadas ao nicho de impacto (Chase & Leibold 2003, Letten et al. 2017), pois em anfíbios influenciam a quantidade e a variedade de recursos alimentares capturados (Emerson 1985a, Parmelee 1999). Já o comprimento rostro-cloacal e o comprimento da perna estão relacionados ao nicho de requerimento (Chase & Leibold 2003), já que limitam o tipo de habitat ocupado (Buttimer et al. 2020), termorregulação, movimento e dispersão (Emerson 1985b, Phillips et al. 2006, Wells, 2007). Portanto, esses atributos potencialmente impactam diretamente na aptidão (*fitness*) dos organismos (McPeck 2017) ao longo do gradiente de urbanização.

Variáveis ambientais locais e de composição da paisagem

Quantifiquei variáveis ambientais em escala de paisagem utilizando os buffers (Tabela 1). Medi a urbanização em 2022 (Figura 3), estimada como a área de vias pavimentadas e edificações num buffer de 500 m ao redor das poças, e a sua taxa de mudança entre 1985 e 2022 (Figura 4 e 5). Essa variável é comumente usada para representar a urbanização em estudos de ecologia evolutiva (Moll et al. 2019, Szulkin et al. 2020). Também calculei a taxa de mudança de área verde ao longo da série histórica (1985-

2022) (e.g., Zhang et al. 2009). Essas variáveis foram quantificadas utilizando imagens do satélite *Landsat-8* (resolução de 30 m) disponibilizados pelo MapBiomas V. 8.0 (2023). Também extraí a radiância no centroide de cada poça (e.g., Callaghan et al. 2019), uma medida de luz artificial noturna, pela combinação de radiação visível, correções atmosféricas e propagação de luz, e posteriormente calculei a sua taxa de mudança (2012-2022). Os dados são do satélite *VIIRS (Visible infrared Imaging Radiometer Suiter)*, <https://www.lightpollutionmap.info/>). Obtive as taxas subtraindo o valor mais atual (2022) da mais antiga (1985 para urbanização e área verde, e 2012 para radiância) e dividindo pelo intervalo de tempo (37 anos para urbanização e área verde, e 10 anos para radiância).

Quantifiquei a densidade de construções (e.g., Amaya-Espinel et al. 2019) em 2024 pela equação: $(\text{soma da área construída}/\text{área do buffer}) * 100$. Construí polígonos para extrair e somar a área de cada construção através de imagens do satélite *Sentinel-2* (resolução de 20 m) disponibilizados no *Open Street Map* (OpenStreetMap contributors, 2015). Por fim, quantifiquei a ilha de calor urbana (2023) (Figura 6 e 7) obtida pela equação: $(\text{temperatura da superfície} - \text{temperatura média da superfície})/\text{desvio padrão}$, seguindo Coelho & Correa (2013). Utilizei imagens do satélite *Landsat-8* banda térmica 10 obtidas em setembro de 2023 do *Earth Explorer* (<https://earthexplorer.usgs.gov/>). Essas imagens contêm pixels com informações sobre luz solar, refletância e brilho, que são convertidas em temperatura da superfície da terra. Com isso, calculei a variação (mínimo e máximo) e a temperatura média, e extraí os dados utilizando o QGIS v. 3.30.1 (QGIS.org, 2023). Para o processamento de dados geoespaciais utilizei os pacotes *terra* (Hijmans et al. 2022), *landscapemetrics* (Hesselbarth et al. 2019), *dplyr* (Yarberry 2021), *devtools* (Wickham et al 2022), *raster* (Hijmans et al. 2018), *sf*

(Pebesma et al. 2018), *gtools* (Warnes et al. 2015), *tidyr* (Wickham et al. 2019) e *tmap* (Tennekes et al 2018) no R (R Core Team 2024).

Medi as seguintes variáveis ambientais locais ao início do anoitecer (18h30 às 19h00) presencialmente na margem de cada poça: temperatura da água (°C) usando um termômetro digital, área da poça (m²) com uma trena a laser (BOSCH Professional GLM 500) e pelo Google Earth Engine (versão 7.3.3), profundidade da poça com fita métrica (m), vegetação flutuante (estimativa visual, %), perfil da margem predominante (escavada/artificial, inclinada ou plana – variável categórica), temperatura (°C) e umidade do ar (%) com um Medidor Ambiental Extech EN300. Essas variáveis ambientais locais influenciam a disponibilidade de microhabitats utilizados por anuros para forrageamento, alimentação, termorregulação e atividades reprodutivas, o que consequentemente pode afetar seus atributos fenotípicos (Vasconcelos et al. 2009, Hamer & Parris 2011, Provete et al. 2014, Severgnini & Provete 2025).

Tabela 1. Variáveis ambientais locais e de composição da paisagem utilizadas para quantificar a heterogeneidade ambiental e a urbanização.

Variável ambiental	Descrição	Fonte do dado	Referência
Taxa de urbanização (%)	Subtração da porcentagem de urbanização de 2022 e 1985, dividido pelo tempo de 37 anos.	MapBiomias (2022, V. 8.0)	Szulkin et al. 2020
Taxa de radiância (watt/cm ²)	Subtração da radiância de 2022 e 2012, dividido pelo tempo de 10 anos.	Light Pollution Map (2022)	Szulkin et al. 2020, Callaghan et al. 2019
Taxa de cobertura de áreas verdes (%)	Subtração da porcentagem de cobertura de área verde de 2022 e 1985, dividido pelo tempo de 37 anos.	MapBiomias (2022, V. 8.0)	Szulkin et al. 2020, Zhang et al 2009
Densidade de construções (área construída/m ²)	Razão entre a soma da área construída e a área do buffer, multiplicado por 100.	Open Street Map (2024)	Szulkin et al. 2020, Amaya-Espinel et al 2019

Ilha de calor urbana (°C)	Subtração da temperatura de superfície e média da temperatura da superfície, dividido pelo desvio padrão.	Earth Explorer (2023)	Szulkin et al. 2020, Coelho & Correa (2013)
Umidade relativa (°C)	Média da umidade relativa mensurada em um minuto, obtido a 30 cm acima do solo.	Medidor ambiental Extech EN300 (2023/2024)	Johnson & Munshi-South 2017
Temperatura da água (°C)	Média da temperatura da água mensurada em um minuto, obtido a 30 cm abaixo da lâmina da água.	Termômetro digital TP 300 (2023/2024)	Szulkin et al. 2020, Severgnini & Provete 2025
Temperatura do ar (°C)	Média da temperatura do ar mensurado em um minuto, obtido a 30 cm acima do solo.	Medidor ambiental Extech EN300 (2023/2024)	Szulkin et al. 2020, Severgnini & Provete 2025
Vegetação flutuante (%)	Porcentagem estimada visualmente da vegetação flutuante em relação a área da poça.	Estimativa visual (2023/2024)	Hamer & Parris 2011, Severgnini & Provete 2025
Profundidade da poça (m)	Média da profundidade da poça obtida em cada margem.	Fita métrica (2023/2024)	Preuss et al. 2024, Severgnini & Provete 2025
Área da poça (m ²)	Área obtida pela medida da superfície da poça.	BOSCH Professional GLM 500 e/ou Earth Engine (2023/2024)	Hamer & Parris 2011, Severgnini & Provete 2025
Margem da poça (multiestado)	Tipo de margem predominante na poça: Escavada, inclinada ou plana.	Estimativa visual (2023/2024)	Severgnini & Provete 2025

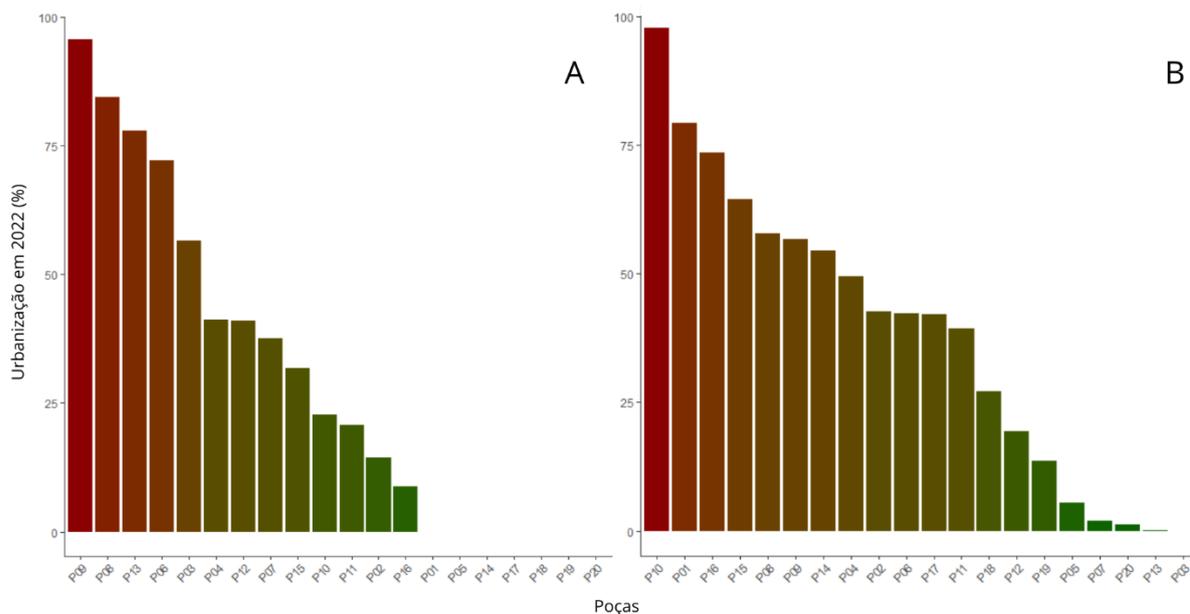


Figura 3: Gradiente de urbanização das poças (estimada como a área de pavimentações e construções num buffer de 500 m) em Campo Grande (A) e São José dos Campos (B) em 2022. Em Campo Grande há um gradiente mais abrupto, enquanto em São José dos Campos é mais linear.

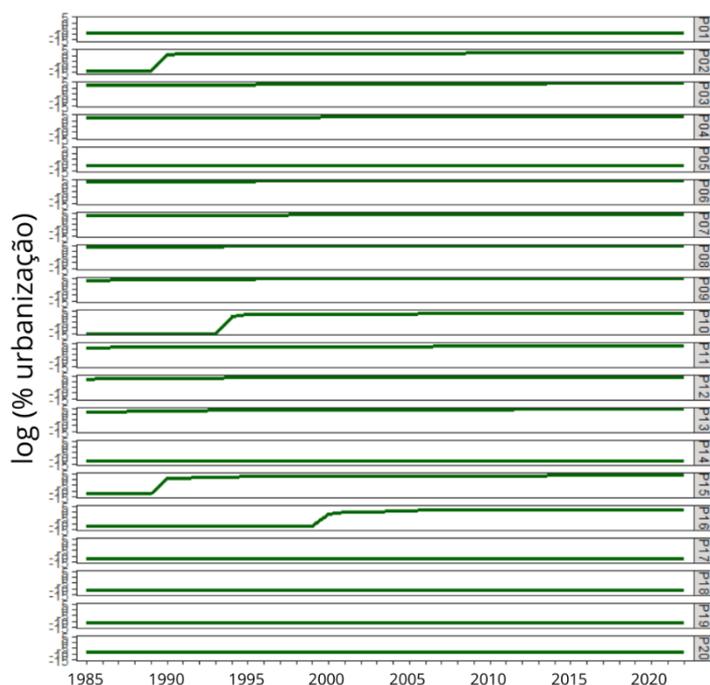


Figura 4: Log da porcentagem de urbanização (eixo Y) das 20 poças em Campo Grande (MS) entre 1985 e 2022 (eixo X). Dados do MapBiomas V. 8.0

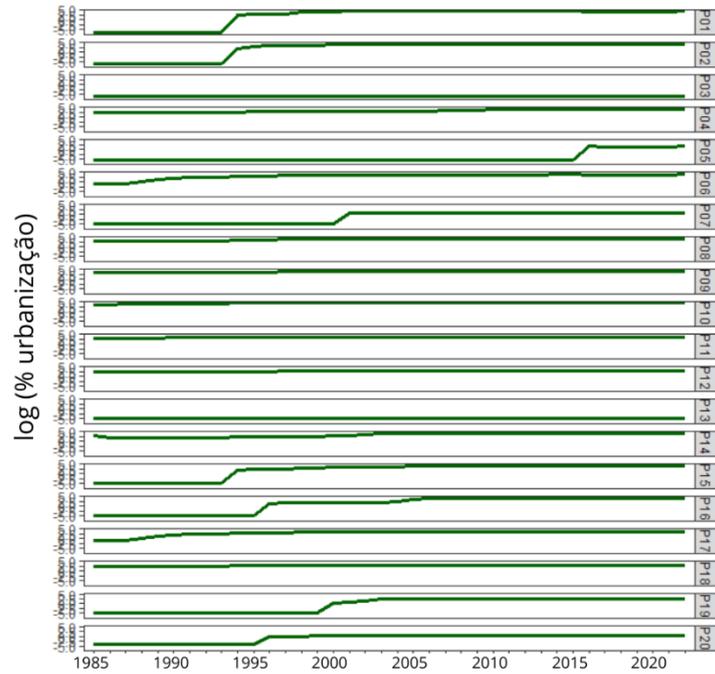


Figura 5: Log da porcentagem de urbanização (eixo Y) das 20 poças em São José dos Campos (SP) entre 1985 e 2022 (eixo X). Dados do MapBiomas V. 8.0.

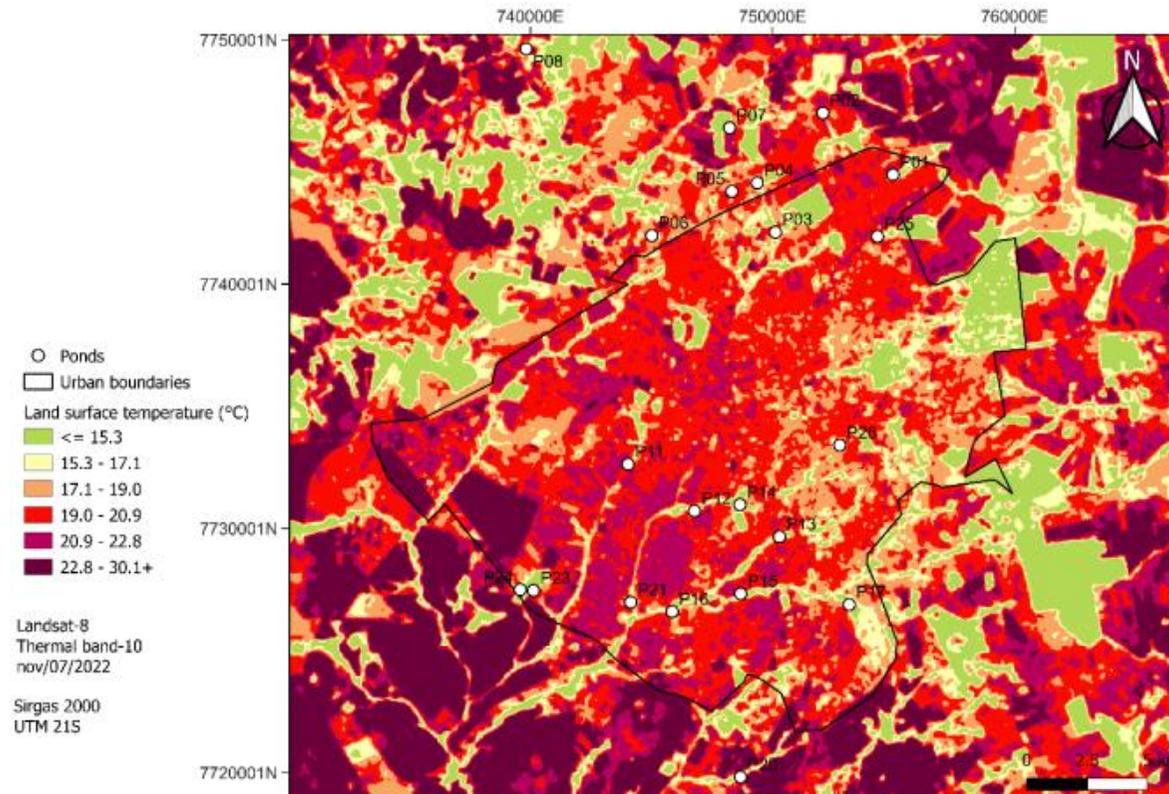


Figura 6: Mapa de temperatura da superfície terrestre/ilha de calor urbana de Campo Grande (2023), Mato Grosso do Sul, Brasil. Círculos brancos representam locais de amostragem (poças). O mapa apresenta a banda térmica 10 do LANDSAT 8 extraída do *United States Geological Survey* (USGS). A linha preta delimita o perímetro urbano extraído de <https://sisgran.campogrande.ms.gov.br/>; e preparado no QGIS v. 3.22.1.

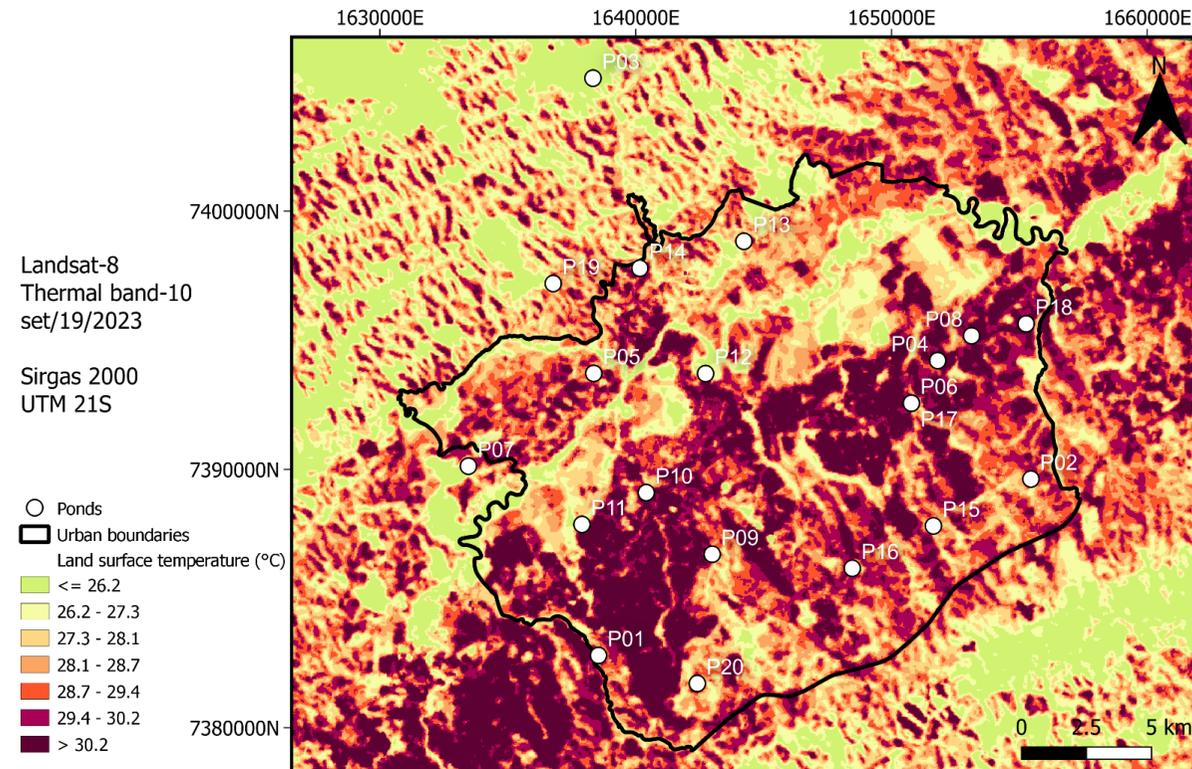


Figura 7: Mapa de temperatura da superfície terrestre/ilha de calor urbana de São José dos Campos (2023), São Paulo, Brasil. Círculos brancos representam locais de amostragem (poças). O mapa apresenta a banda térmica 10 do LANDSAT 8 extraída do *United States Geological Survey* (USGS). A linha preta delimita o perímetro urbano extraído de <https://geosanja.sjc.sp.gov.br>; e preparado no QGIS v. 3.22.1.

Literatura citada

- ALEXANDRE, C. **Elaboração de guia ilustrado de anfíbios baseado na composição da anurofauna de fragmento de Mata Atlântica da Univap**. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas) – Faculdade de Educação e Artes, Universidade do Vale do Paraíba. São José dos Campos. 2014.
- AMARASEKARE, P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. **Ecology letters**, v. 6, n. 12, p. 1109-1122, 2003.
- AMARASEKARE, P.; HOOPES, M. F.; MOUQUET, N.; HOLYOAK, M. Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. **The American Naturalist**, v. 164, n. 3, p. 310-326, 2004.
- BOLNICK, D. I.; SVANB ÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; ... FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1-28, 2003.
- BRADY, S. P.; BOLNICK, D. I.; BARRETT, R. D.; CHAPMAN, L.; CRISPO, E.; ... HENDRY, A. Understanding maladaptation by uniting ecological and evolutionary perspectives. **The American Naturalist**, v. 194, n. 4, p. 495-515, 2019.
- BUTTNER, S. M.; STEPANOVA, N.; WOMACK, M. C. Evolution of the unique anuran pelvic and hind limb skeleton in relation to microhabitat, locomotor mode, and jump performance. **Integrative and Comparative Biology**, v. 60, p. 1330-1345, 2020.
- CADOTTE, M. W.; CARBONI, M.; SI, X.; TATSUMI, S. Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2065-2077, 2019.
- CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should environmental filtering be abandoned? **Trends in ecology & evolution**, v. 32, n. 6, p. 429-437, 2017.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. **University of Chicago Press**, 2003.
- CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical population biology**, v. 58, n. 3, p. 211-237, 2000.
- CONNELL, J. H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. **The American Naturalist**, v. 122, n. 5, p. 661-696, 1983.
- COSTA-PEREIRA, R.; ARAÚJO, M. S. Individual Specialization. *In*: SCHEINER, S. M. **Encyclopedia of Biodiversity**, vol. 6, pp. 1–14, 2024.
- DALMOLIN, D. A.; TOZETTI, A. M.; PEREIRA, M. J. R. Turnover or intraspecific trait variation: explaining functional variability in a neotropical anuran metacommunity. **Aquatic Sciences**, v. 82, p. 1-15, 2020.
- DE BELLO, F.; CARMONA, C. P.; DIAS, A. T.; GÖTZENBERGER, L.; MORETTI, M.; BERG, M. P. **Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools**. Cambridge University Press, 2021.

- DE BELLO, F.; ŠMILAUER, P.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; CARMONA, C. P.; LOSOSOVÁ, Z.; ... GÖTZENBERGER, L. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 10, p. 1200-1211, 2017.
- ELTON, C. S. **Animal ecology**. University of Chicago Press, 1927.
- EMERSON, S. B. Jumping and Leaping. *In*: HILDEBRAND, M.; BRAMBLE, D. M.; LIEM, K. F.; WAKE, D. B. **Functional vertebrate morphology**. Harvard University Press, 1985b.
- EMERSON, S. B. Skull shape in frogs: correlations with diet. **Herpetologica**, p. 177-188, 1985a.
- FERREIRA, C.; RIBAS, A. A.; SOUZA, F. Species composition and richness of anurans in Cerrado urban forests from central Brazil. **Acta Herpetologica**, v. 12, n. 2, p. 157-165, 2017.
- GONÇALVES, T. M. **Anfíbios anuros na área de proteção ambiental do banhado de São José dos Campos**. 2009. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) – Universidade de Taubaté, Taubaté, 2009. 70 p.
- GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v. 34, n. 4, p. 427-433, 1917.
- HAMER, A. J.; MCDONNELL, M. J. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: a review. **Biological conservation**, v. 141, n. 10, p. 2432-2449, 2008.
- HUBBEL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. **Princeton**, 2001.
- HULSHOF, C. M.; VIOLLE, C.; SPASOJEVIC, M. J.; MCGILL, B.; DAMSCHEN, E.; ... ENQUIST, B. J. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 921-931, 2013.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol. 22:415–427.
- IBGE. “Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística”, Censo Brasileiro de 2020. Rio de Janeiro: IBGE, 2023.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of vegetation science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KLINGENBERG, C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Development genes and evolution**, v. 226, n. 3, p. 113-137, 2016.
- KRISTIEN, I.; BRANS, L. G.; DE MEESTER, L. Evolutionary Dynamics of Metacommunities in Urbanized Landscapes. *In*: SZULKIN, M., MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press, 2020.
- LANGERHANS, R. B.; KERN, E. M. A. Urbanization and Evolution in Aquatic Environments. *In*: SZULKIN, M.; MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press. 2020.
- LAUGHLIN, D. C.; MESSIER, J. Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 30, n. 8, p. 487-496, 2015.

- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPEES, M. F.; ... GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.
- LEIBOLD, M.A.; CHASE, J.M. Metacommunity ecology. **Princeton University Press**, 2018.
- LETTEN, A. D.; KE, P.; FUKAMI, T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. **Ecological Monographs**, v. 87, n. 2, p. 161-177, 2017.
- LEVINS, R.; CULVER, D. Regional coexistence of species and competition between rare species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 68, n. 6, p. 1246-1248, 1971.
- LOGUE, J. B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 9, p. 482-491, 2011.
- MACARTHUR, R. H. Geographical ecology. Princeton University Press, 1972.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The american naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967.
- MAPBIOMAS, P. Coleção [9.0] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil. Disponível em: < <https://brasil.mapbiomas.org/#> > Acesso em: 15 out. 2024.
- MCPEEK, M. A. **Evolutionary Community Ecology**. New Jersey: Princeton University Press, 2017.
- MOROTI, M. T.; PEDROZO, M.; CERON, K.; SOARES, C. P.; MACHADO, I. F. Composition of anuran species in Parque Natural Municipal Augusto Ruschi in Paraíba Valley, São Paulo, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 12, p. 291-303, 2019.
- MUNGEE, M.; ATHREYA, R. Intraspecific trait variability and community assembly in hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae) across an elevational gradient in the eastern Himalayas, India. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 6, p. 2471-2487, 2021.
- NORBERG, U. M. Evolutionary convergence in foraging niche and flight morphology in insectivorous aerial-hawking birds and bats. **Ornis Scandinavica**, p. 253-260, 1986.
- OERTLI, B.; PARRIS, K. M. Toward management of urban ponds for freshwater biodiversity. **Ecosphere**, v. 10, n. 7, p. e02810, 2019.
- PARMELEE, J. R. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. **Natural History Museum The University of Kansas**, v. 11, p. 1-59, 1999.
- PASTORE, A. I.; BARABÁS, G.; BIMLER, M. D.; MAYFIELD, M. M.; MILLER, T. E. The evolution of niche overlap and competitive differences. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, n. 3, p. 330-337, 2021.
- PERRELET, K.; COOK, L.; CHACKO, M. R.; ALTERMATT, F.; MORETTI, M. Urbanization drives the decoupling, simplification, and homogenization of aquatic and terrestrial food webs. 2025. Preprint. Authorea. Disponível em: <https://www.authorea.com/users/916014/articles/1289995-urbanization-drives-the-decoupling-simplification-and-homogenization-of-aquatic-and-terrestrial-food-webs>. Acesso em: 9 jun. 2025.
- PHILLIPS, B. L.; BROWN, G. P.; WEBB, J. K.; SHINE, R. Invasion and the evolution of speed in toads. **Nature**, v. 439, p. 803-803, 2006.

- PIANO, E.; SOUFFREAU, C.; MERCKX, T.; BAARDSEN, L. F.; BACKELIAU, T.; HENDRICKX, F. Urbanization drives cross-taxon declines in abundance and diversity at multiple spatial scales. **Global Change Biology**, v. 26, n. 3, p. 1196-1211, 2020.
- QGIS.ORG. **QGIS Geographic Information System**. Versão 3.30.1. 2023. Disponível em: <https://qgis.org/>. Acesso em: 26 set. 2023.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. 2024. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 13 out. 2024.
- RIBEIRO, R.; CARRETERO, M. A.; SILLERO, N.; ALARCOS, G.; ORTIZ-SANTALIESTRA, M.; ... LLORENTE, G. A. The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns? **Landscape Ecology**, v. 26, p. 673-682, 2011.
- ROUGHGARDEN, J. Evolution of niche width. **The American Naturalist**, v. 106, n. 952, p. 683-718, 1972.
- ROUGHGARDEN, J. Niche width: biogeographic patterns among Anolis lizard populations. **The American Naturalist**, v. 108, n. 962, p. 429-442, 1974.
- SCOTT, N.J.; WOODWARD, B.D. Surveys at breeding sites. In: HEYER, W.R.; DONNELLY, M.A.; MCDIARMID, R.W.; HAYEK, L.; FOSTER, M.S. **Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians**. Ed., Washington, Smithsonian Institution Press. 1994. p. 118-125.
- SEVERGNINI, M. R.; GANCI, C. C.; SOUZA, F. L.; ALMEIDA-GOMES, M.; ANGEOLETTO, F. H. S.; PROVETE, D. B. Ecological dynamics of frogs in tropical cities: Uncovering bias using a systematic literature review. In: ANGEOLETTO, F.; TRYJANOWSKI, P.; FELLOWES, M. **Ecology of Tropical Cities: Natural and Social Sciences Applied to the Conservation of Urban Biodiversity**. Switzerland: Springer, 2024.
- SEVERGNINI, M. R.; OLIVEIRA, M. M.; VALÉRIO, L. M.; PROVETE, D. B. Temporal Dynamics of Species Richness and Composition in a Peri-Urban Tropical Frog Community in Central Brazil. **Ecology and Evolution**, v. 14, n. 11, p. e70628, 2024b.
- SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DU TOIT, M. J.; DAVOREN, E. The need for an urban ecology of the Global South. In: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVOREN, E.; du TOIT, M. J. **Urban Ecology in the Global South**. Switzerland: Springer, 2021. p 1-27.
- SHMIDA A.; WILSON M.V. Biological determinants of species diversity. **Journal of Biogeography**, v. 12, p. 1-20, 1985.
- SOUZA, F. L.; PRADO, C.; SUGAI, J. L.; FERREIRA, V. L.; AOKI, C.; ... DULEBA, S. Diversidade de anfíbios do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 107, p. e2017152, 2017.
- SZULKIN, M.; GARROWAY, C. J.; CORSINI, M.; KOTARBA, A. Z.; DOMINONI, D. How to Quantify Urbanisation When Testing for Urban Evolution? In: SZULKIN, M.; MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press. 2020.
- THOMPSON, M. J.; CAPILLA-LASHERAS, P.; DOMINONI, D. M.; RÉALE, D.; CHARMANTIER, A. Phenotypic variation in urban environments: mechanisms and implications. **Trends in ecology & evolution**, v. 37, n. 2, p. 171-182, 2022.

- TILMAN, D. Resource competition and community structure. **Princeton University Press**, 1982.
- VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; ... MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 4, p. 244-252, 2012.
- WATTERS, J. L.; CUMMINGS, S. T.; FLANAGAN, R. L.; SILER, C. D. Review of morphometric measurements used in anuran species descriptions and recommendations for a standardized approach. **Zootaxa**, v. 4072, n. 4, p. 477-495, 2016.
- WEIHER, E.; KEDDY, P. A. The assembly of experimental wetland plant communities. **Oikos**, p. 323-335, 1995.
- WELLS, K. D. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- WINCHELL, K. M.; BATTLES, A. C.; MOORE, T. Y. Urbanization and Evolution in Aquatic Environments. *In*: SZULKIN, M.; MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press. 2020.
- WINCHELL, K. M.; LOSOS, J. B.; VERRELLI, B. C. Urban evolutionary ecology brings exaptation back into focus. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 38, n. 8, p. 719-726, 2023.
- WINEMILLER, K. O.; FITZGERALD, D. B.; BOWER, L. M.; PIANKA, E. R. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. **Ecology letters**, v. 18, n. 8, p. 737-751, 2015.
- XAVIER-JORDANI, M. X.; MOUQUET, N.; CASATTI, L.; MENIN, M.; ROSSAFERES, D. C.; ALBERT, C. H. Intraspecific and interspecific trait variability in tadpole meta communities from the Brazilian Atlantic rainforest. **Ecology and evolution**, v. 9, n. 7, p. 4025-4037, 2019.
- XIE, Z.; LUX, J.; WU, Y.; SUN, X.; CHEN, T. W.; ... SCHEU, S. Intraspecific variability and species turnover drive variations in Collembola body size along a temperate-boreal elevation gradient. **Geoderma**, v. 441, p. 116731, 2024.

Efeitos da urbanização na variabilidade intra- e interespecífica de atributos fenotípicos em metacomunidades de anfíbios

Leandro B. C. Menezes¹, Marcos R. Severgnini¹, Diogo B. Provete^{2,3,4,*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.

² Instituto de Biociências, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.

³ German Centre for Integrative Biodiversity Research, Leipzig, Germany.

⁴ Gothenburg Global Biodiversity Centre, University of Gothenburg, Göteborg, Sweden

*Autor correspondente: E-mail: diogo.provete@ufms.br

Resumo

Os ecossistemas urbanos afetam a montagem de comunidades ao modificar os padrões de coexistência das espécies. Isso altera a estrutura fenotípica das metacomunidades em diferentes níveis hierárquicos, desde populações até entre comunidades. Portanto, entender como o fenótipo de anuros muda no gradiente urbano, de indivíduos à metacomunidades, pode lançar luz sobre processos evolutivos tais como adaptação e plasticidade. Neste capítulo, teste o efeito da urbanização na variação fenotípica de atributos relacionados aos distintos componentes do nicho ecológico de anfíbios. Para isso, estimamos variáveis ambientais locais e de paisagem em 20 poças em Campo Grande (MS) e outras 20 em São José dos Campos (SP). Medimos atributos fenotípicos

relacionados ao nicho de impacto, como: comprimento e largura da cabeça (mm); e nicho de requerimento: comprimento rostro-cloacal, comprimento da coxa, tibia e pé (mm) para cada espécie em cada poça. Particionamos a variação fenotípica em níveis hierárquicos e testamos o efeito das variáveis ambientais locais e de paisagem nos atributos fenotípicos. Houve uma homogeneização dos atributos nas populações de anuros na escala de comunidade em ambas as cidades, mas não para espécies e comunidades. Somente as variáveis ambientais locais e de paisagem da cidade mais nova afetou as fontes de variação fenotípica. Processos neutros foram mais fortes nas comunidades da cidade mais nova, enquanto processos baseados no nicho prevaleceram na cidade mais antiga. Nossos resultados indicam padronizações na montagem das duas metacomunidades, já que a resposta fenotípica foi semelhante para populações, espécies e comunidades, apesar de diferenças nos processos ecológicos que moldam as metacomunidades e nos efeitos das variáveis ambientais.

Palavras-chave: Adaptação fenotípica; Montagem de comunidades; Nicho; Ecossistemas urbanos; Sul Global.

Abstract

Urban ecosystems influence community assembly by altering species coexistence patterns. This, in turn, modifies the phenotypic structure of metacommunities across different hierarchical levels, from populations to communities. Therefore, understanding how anuran phenotypes shift along the urban gradient from individuals to metacommunities can shed light on evolutionary processes such as adaptation and plasticity. In this chapter, I tested the effect of urbanization on phenotypic variation in traits related to distinct components of the ecological niche in amphibians. To this end, we assessed local and landscape-level environmental variables in 20 ponds in Campo Grande (MS) and another 20 in São José dos Campos (SP). We measured phenotypic traits related to the impact niche, such as head length and width (mm), and the requirement niche: snout-vent length, thigh length, tibia length, and foot length (mm) for each species in each pond. We partitioned phenotypic variation across hierarchical levels and tested the influence of local and landscape environmental variables on phenotypic traits. We found a homogenization of traits in anuran populations at the community scale in both cities, but not at the species or community level. Only the environmental variables in the younger city affected the sources of phenotypic variation. Neutral processes were more influential in communities of the younger city, whereas niche-based processes prevailed in the older city. Our results suggest standardized patterns in the assembly of the two metacommunities, as phenotypic responses were similar across populations, species, and communities, despite differences in the ecological processes shaping the metacommunities and the influence of environmental variables.

Key-words: Phenotypic adaptation; Community assembly; Niche; Urban ecosystems; Global South

1. Introdução

Ecossistemas urbanos afetam a montagem de comunidades ao transformar a paisagem natural em superfícies impermeáveis (Aronson et al. 2016, Alberti et al. 2020, Kristien et al. 2020, Thompson et al. 2022). Isso altera as condições ambientais (e.g., temperatura, umidade e luz), simplifica os habitats na escala local, e reduz a conectividade e a heterogeneidade ambiental na escala de paisagem (Aronson et al. 2016, Szulkin et al. 2020). Essas mudanças espaciais alteram a composição de espécies ao longo do gradiente urbano (e.g., Hamer & Parris 2011, Kruger et al. 2015, Ganci et al. 2022, Preuss et al. 2024), promovendo homogeneização biótica (McKinney 2006, Callaghan et al. 2021). Com isso, as comunidades tendem a ficar mais parecidas entre si tanto em termos da identidade das espécies, quanto em aspectos fenotípicos na escala intra- e interespecífica (McKinney 2006, Thompson et al. 2022). No entanto, os mecanismos ecológicos e evolutivos que causam homogeneização biótica em paisagens urbanizadas ainda são pouco compreendidos. Este é um problema relevante, já que a urbanização tende a se intensificar até 2050, especialmente na América Latina onde cidades podem ter um aumento na densidade humana (Sorichetta et al. 2015).

A coexistência de espécies em metacomunidades é moldada por processos ecológicos, tais como processos neutros e baseados no nicho (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011, Diniz-Filho et al. 2012). A Teoria Neutra da Biodiversidade prediz que a distribuição das espécies é influenciada por eventos estocásticos de nascimento, morte e dispersão, ou seja, as espécies são ecologicamente equivalentes (Hubbel 2001). Em contraste, processos baseados no nicho assumem que espécies são ecologicamente diferentes, como resultado da diferenciação nas preferências ambientais e nas habilidades competitivas (Chase & Leibold 2003, Ackerly e Cornwell 2007). Além disso, a variação intraespecífica, através de demandas conflitantes (*trade-offs*), assume

que as diferenças fenotípicas individuais afetam as taxas demográficas das espécies (Bolnick et al. 2003, Lepš et al. 2011). Dessa forma, se processos baseados no nicho prevalecerem no gradiente urbano, isso sugere que ecossistemas urbanos determinam a presença de espécies que tenham vantagens competitivas através de seus atributos fenotípicos (e.g., Iop et al. 2024). Adicionalmente, se a variação intraespecífica for importante, isso aponta para uma potencial adaptação local obtida pela plasticidade fenotípica das espécies ao longo do gradiente urbano (Bolnick et al. 2011). Portanto, os processos ecológicos que moldam a organização das comunidades podem fornecer contribuições sob o papel da urbanização na montagem de comunidades.

A estrutura fenotípica das metacomunidades pode ser gerada por diferentes fontes: variação fenotípica dentro de populações, mudanças fenotípicas entre espécies e variações ocasionada por substituição de espécies (Lepš et al. 2011, Violle et al. 2012). Em uma comunidade pode haver variação fenotípica dentro de populações e entre espécies, enquanto em duas ou mais comunidades pode haver variação ocasionada por substituição de espécies (Violle et al. 2012). Nesse cenário, uma alta variação dentro de populações pode aumentar a sobreposição de nicho entre espécies e conseqüentemente a competição interespecífica, pois isso reduz a variação entre espécies (Turcotte & Levine 2016, Costa-Pereira et al. 2018). Opostamente, uma baixa variação dentro de populações pode diminuir a sobreposição de nicho entre espécies e aumentar a competição intraespecífica, pois a variação entre espécies se torna maior (De Bello et al. 2021). Adicionalmente, a covariação entre essas fontes de variação determina se tamanhos dominantes entre espécies e seus indivíduos variam de forma unidirecional (covariação positiva), ou antagônica (covariação negativa) (Lepš et al. 2011). Dessa forma, considerar diferentes fontes de variação fenotípica e sua covariação pode ajudar a entender como as comunidades são fenotipicamente estruturadas.

A resposta fenotípica das espécies às mudanças ambientais associadas à urbanização pode diferir dependendo do tipo de atributo (Violle et al. 2007, Rosado et al. 2016). Nesse cenário, atributos que estão mais fortemente relacionados a aspectos como reprodução, sobrevivência e taxa de crescimento (aptidão) podem ter mais importância na resposta às mudanças ambientais (Chase & Leibold 2003, Laughlin & Messier 2015). Atributos relacionados ao nicho de requerimento ou Grinneliano (*sensu* Chase & Leibold 2003) influenciam o tipo de habitat ocupado (Emerson 1985b, Buttner et al. 2020). Já o nicho de impacto ou Eltoniano (*sensu* Chase & Leibold 2003) representa o efeito que um indivíduo exerce sobre o ambiente, tais como recursos tróficos consumidos. Portanto, atributos relacionados à procura, forrageamento e captura de recursos tróficos e de habitat, tais como comprimento do corpo e da perna, e largura e comprimento da cabeça (Emerson 1985a, Parmelee 1999), podem ser relacionados a estes componentes do nicho ecológico. Dessa forma, como o ecossistema urbano potencialmente muda a disponibilidade dos recursos alimentares e de habitat utilizados por anuros (Parris 2006, Hamer & Parris 2011, Aronson et al. 2016), o fenótipo das espécies pode ser moldado como resposta às pressões ambientais urbanas (Olden & Rooney 2006, Thompson et al. 2022). Dessa forma, considerar diferentes atributos relacionados a distintos tipos de nicho ecológico auxilia na compreensão de como múltiplas dimensões fenotípicas respondem à urbanização.

Estudos recentes têm avançado no entendimento sobre os impactos da urbanização em diferentes grupos taxonômicos (Alberti et al. 2017a, 2020, Diamond et al. 2022, Thompson et al. 2022, 2024). Nesse cenário, não só as espécies tem respostas distintas, mas também a taxa de ocupação demográfica, idade e tamanho das cidades tem sido apontado como aspectos que influenciam a magnitude do efeito da urbanização sob as espécies (Thompson et al. 2022). Dessa forma, diferenças entre as cidades do

Norte Global e do Sul Global não torna possível extrapolar os resultados de uma região para outra (Myers et al. 2021, Szulkin et al. 2020). As cidades tropicais no Sul Global possuem uma urbanização mais acelerada e recente (Shackleton et al. 2021, Follman 2022, Chakraborty et al. 2024), além de estar em uma região com história biogeográfica e clima distinto, além de uma maior taxa de diversificação de espécies (Corlett & Primack 2011, Brown, 2014). Adicionalmente, diferenças na urbanização também pode ocorrer entre cidades tropicais, já que também demonstram diferenças na idade, ocupação demográfica, tamanho, bioma, clima e conjunto de espécies (Severgnini et al. 2024). Dessa forma, uma cidade mais urbanizada e antiga pode ter espécies sob adaptação fenotípica há mais tempo em relação às cidades mais novas (Thompson et al. 2022). Conseqüentemente, o efeito da urbanização e a resposta das espécies pode não ser semelhante entre as cidades tropicais do Sul Global, assim como pode não ser entre cidades do Norte Global e Sul Global (Kristien et al. 2020). Portanto, investigar a montagem de comunidades a partir de uma comparação heurística entre cidades tropicais do Sul Global pode ajudar a construir uma nova síntese sobre os efeitos da urbanização na biodiversidade.

Anuros são particularmente afetados pela urbanização (Hamer & Parris 2011, Aronson et al. 2016, Jennete et al. 2019, Callaghan et al. 2021). Essa relação negativa se deve, primariamente, às suas características de história de vida, tais como pele permeável, baixa dispersão, dependência de umidade e ciclo de vida com fase larval aquática e fase adulta terrestre (Duellman & Trueb 1994, Wells 2007). Por outro lado, habitats aquáticos e terrestres que permanecem nos ecossistemas urbanos geralmente estão em ilhas de calor urbana e isolados por superfícies impermeáveis (Hill et al. 2016, Bókony et al. 2024, Oertli & Parris 2019). Dessa forma, anuros experienciam mudanças ambientais que se iniciam na fase larval aquática e se prolongam até a fase adulta

(Richter-Boix 2011, Scheffers & Paszkowski 2012, Pereyra et al. 2020).

Consequentemente, pode haver desde uma diminuição de micro-habitats para a reprodução ou abrigo (Parris 2006, Vasconcelos et al. 2009, Hamer & Parris 2011, Provete et al. 2014), até a redução dos recursos tróficos (Declerck et al. 2006, Thornhill et al. 2017). Portanto, utilizar organismos aquáticos com baixa dispersão e sensíveis às mudanças ambientais permite entender a magnitude do efeito da urbanização.

Aqui, testamos o efeito da urbanização na montagem de duas metacomunidades de anuros utilizando uma abordagem fenotípica, comparando heurísticamente pela primeira vez o papel da idade e tamanho das cidades tropicais na magnitude do efeito da urbanização. Nossa hipótese é que a variação intraespecífica será reduzida ao longo do gradiente urbano como resultado das modificações ambientais (e.g., Marques et al. 2019, Falvey et al. 2020). Nesse cenário, atributos do nicho de requerimento sofrerão maior efeito de variáveis ambientais de paisagem, pois são atributos relacionados à dispersão na paisagem (Emerson 1985b, Phillips et al. 2006). Por outro lado, atributos do nicho de impacto devem ser mais influenciados pelas variáveis ambientais locais, pois a diferenciação no conjunto de potenciais presas varia fortemente em escala local ao longo de gradientes ambientais (Oertli & Parris 2019). Esperamos que: (i) a principal fonte de variação fenotípica no gradiente urbano seja por substituição de espécies para todos atributos fenotípicos em ambas as cidades; e (ii) a restrição da variação intraespecífica seja mais forte na cidade mais antiga, pois as espécies estariam há mais tempo sob adaptação fenotípica às mudanças ambientais da urbanização (Thompson et al. 2022).

2. Materiais e métodos

2.1 Autocorrelação espacial

Para testar se há autocorrelação espacial, calculei o I de Moran para variáveis ambientais locais e de paisagem (Figura 12 e 13), e atributos fenotípicos (Figura 14 e 15). Essa estatística é derivada da correlação de Pearson e pode tomar valores entre -1 e 1, com valores próximos a zero representando padrões aleatórios. Para os atributos fenotípicos, ponderamos as médias fenotípicas pela abundância (CWM, *Community Weighted Mean*) de cada poça. Ao testar a autocorrelação espacial dos atributos fenotípicos podemos saber se existe algum padrão espacial, que seria uma condição necessária, mas não suficiente para adaptação local (Urban 2011). A análise foi feita nos pacotes *spdep* (Bivand et al. 2017), *spectralGP* (Paciorek 2007) e *adespatial* (Dray et al. 2018) no R (R Core Team 2024). Para obter a média ponderada dos atributos fenotípicos por poça utilizei o pacote FD (Laliberté et al. 2014).

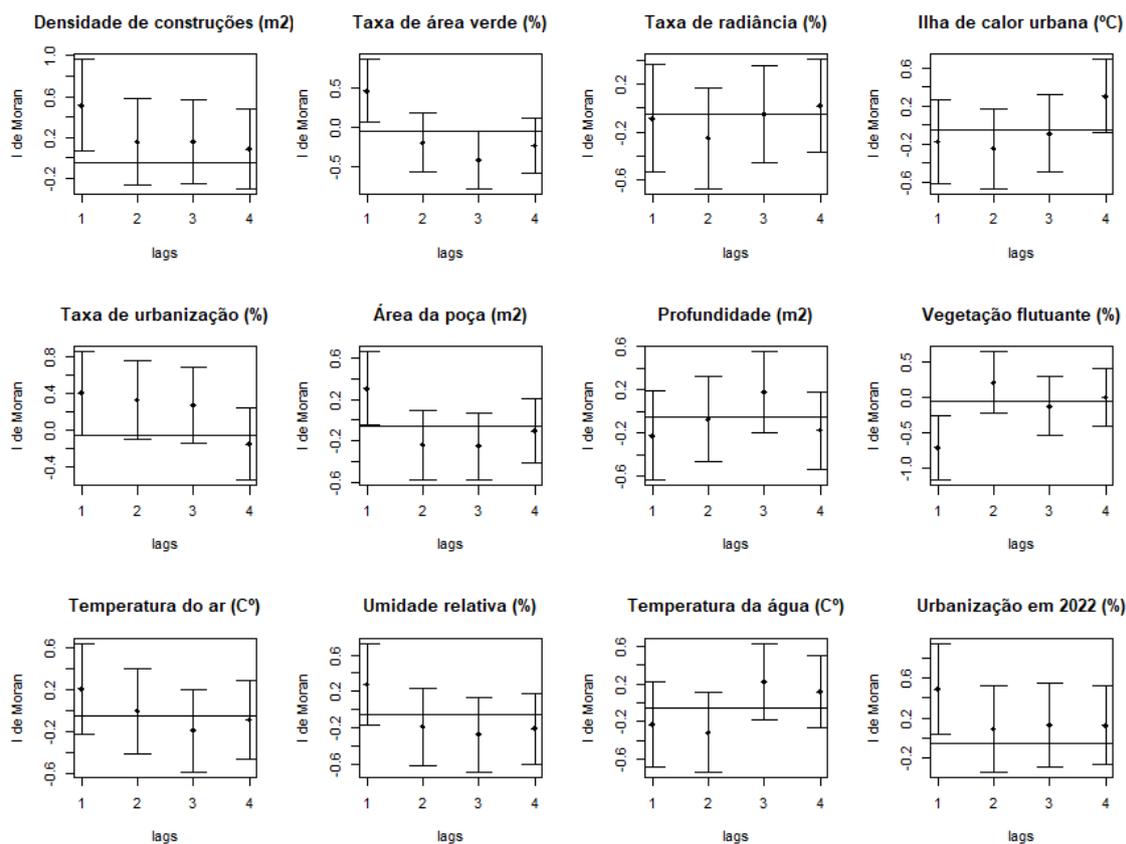


Figura 12: Correlogramas espaciais das variáveis ambientais de Campo Grande (MS). A densidade de construções (positivo), taxa de área verde (positivo), taxa de urbanização (positivo), urbanização em 2022 (positivo) e a vegetação flutuante (negativo) apresentaram autocorrelação espacial significativa (I de Moran $> 0,4 - 0,5$).

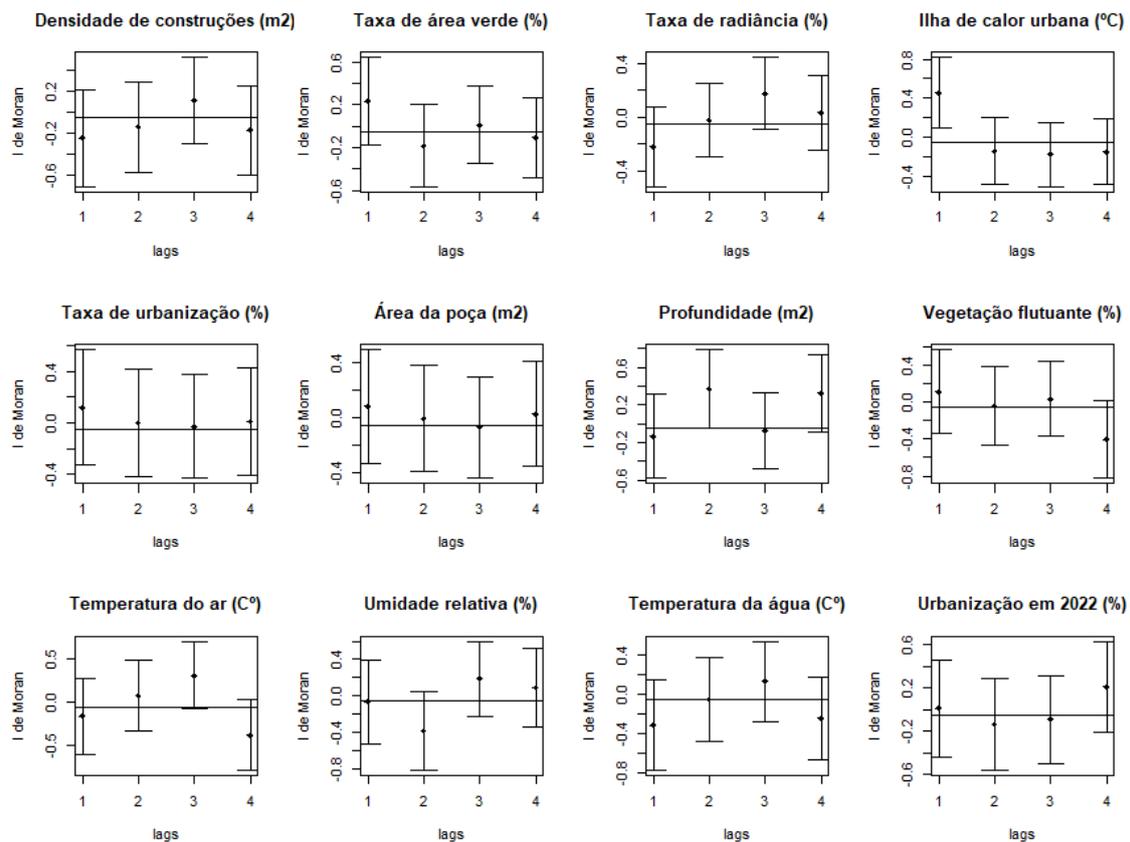


Figura 13: Correlogramas espaciais das variáveis ambientais de São José dos Campos (SP). A ilha de calor urbana (positivo) e a profundidade da poça (positivo) apresentou autocorrelação espacial significativa (I de Moran $\sim 0,4 - 0,5$).

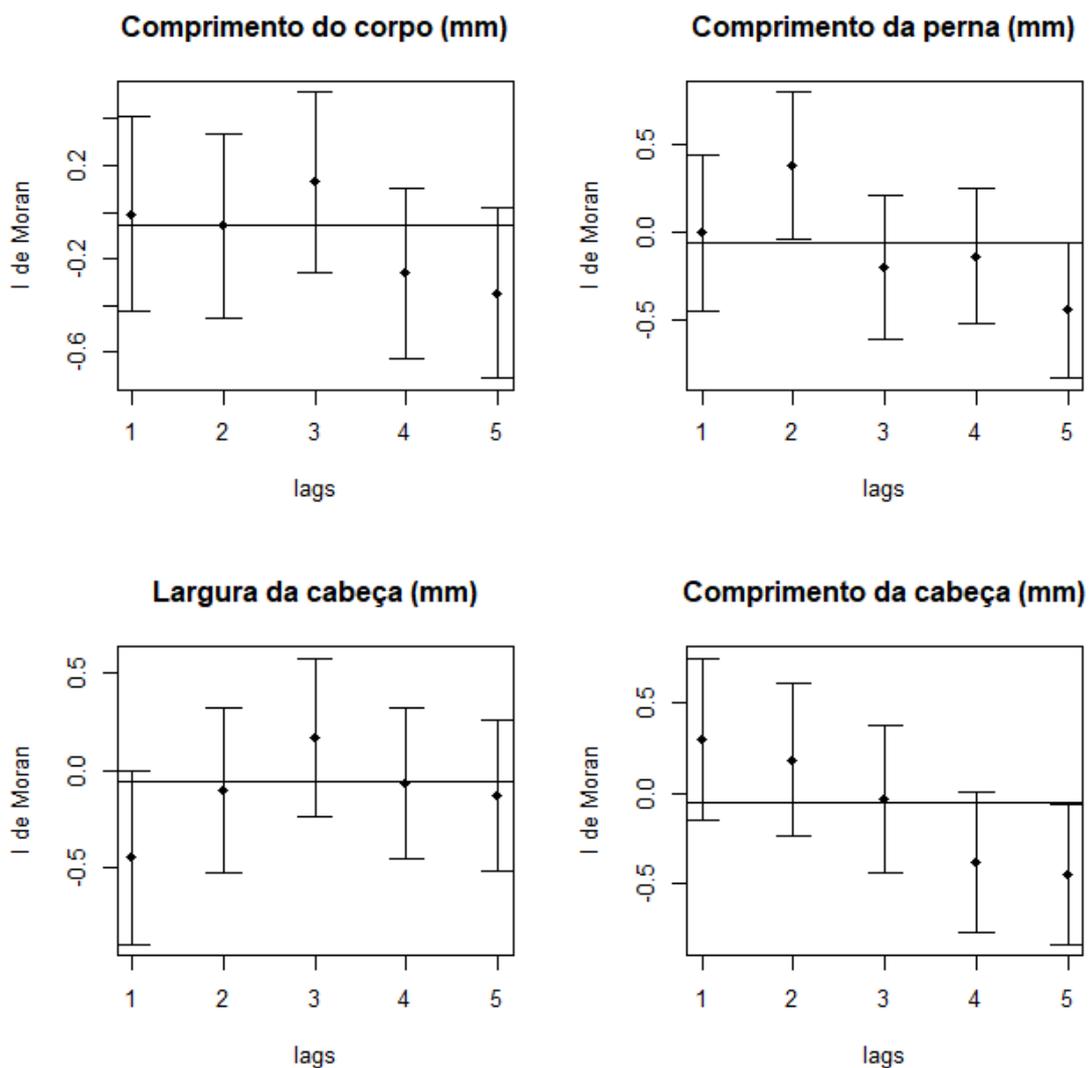


Figura 14: Correlogramas espaciais dos atributos fenotípicos médios ponderados pela abundância (CWM) de cada poça em Campo Grande (MS). O comprimento da perna (positivo) e da cabeça (negativo) apresentaram autocorrelação espacial significativa (I de Moran $\sim 0,5$).

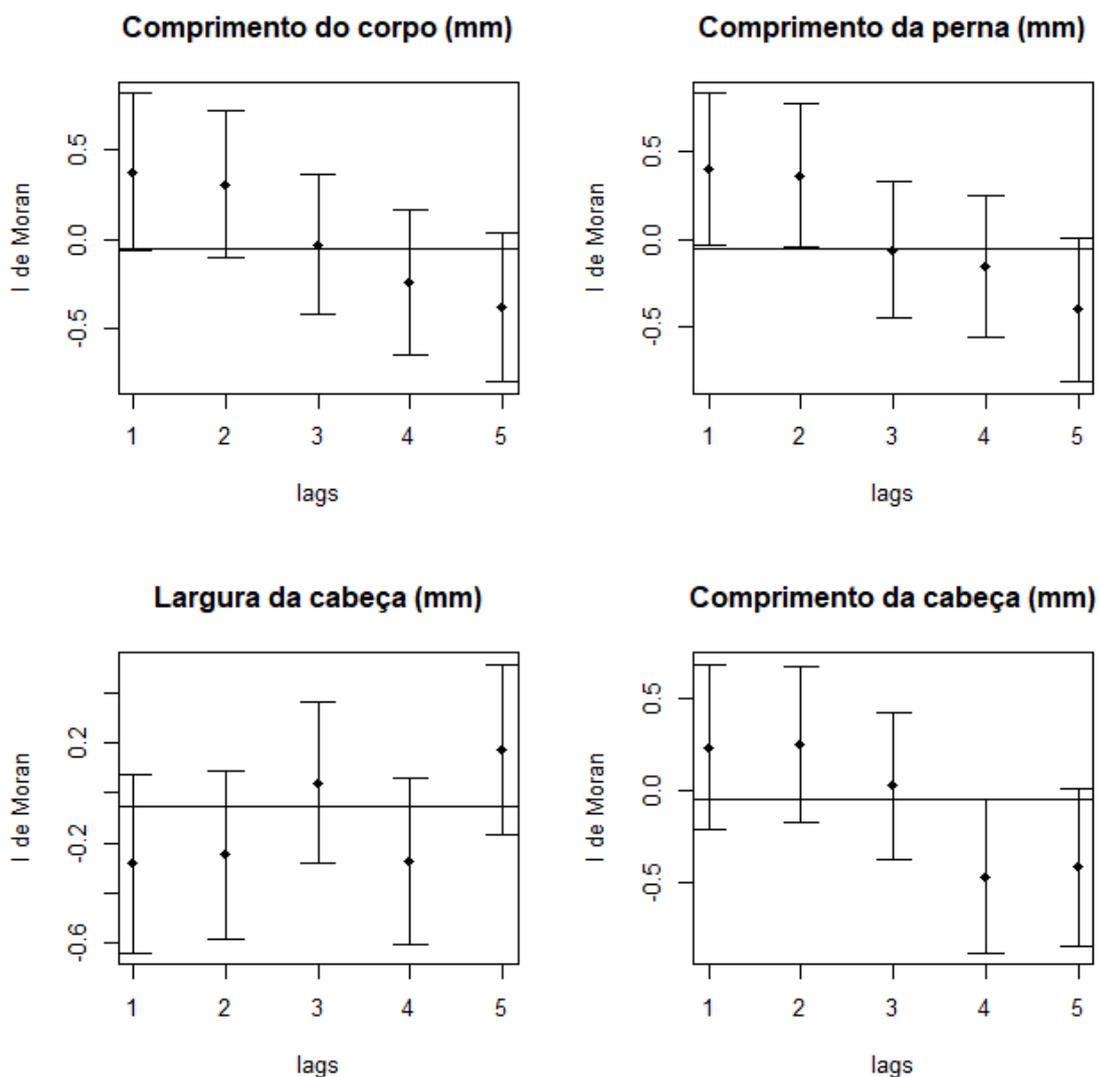


Figura 15: Correlogramas espaciais dos atributos fenotípicos médios ponderados pela abundância (CWM) de cada poça em São José dos Campos (SP). O comprimento da perna (positivo) e da cabeça (negativo) apresentaram autocorrelação espacial significativa (I de Moran $\sim 0,5$).

2.2 Análise de dados

Utilizei uma Análise de Componentes Principais de Hill-Smith para diminuir a dimensionalidade das variáveis ambientais locais (Hill & Smith, 1976), e uma Análise de Componentes Principais para reduzir a dimensionalidade das variáveis de paisagem

(Figura 8 e 9) (Legendre & Legendre 2012). A análise de Componentes Principais de Hill-Smith permite combinar variáveis contínuas e categóricas para gerar eixos de ordenação que resumem a variação de dados multivariados. Utilizei então o primeiro eixo de cada análise para representar as variáveis ambientais locais e as de paisagem separadamente para cada cidade (Figura 10 e 11; mais detalhes no Material suplementar, nas Tabela 2 e 3). A análise foi feita no pacote *ade4* (Dray & Dufour, 2007).

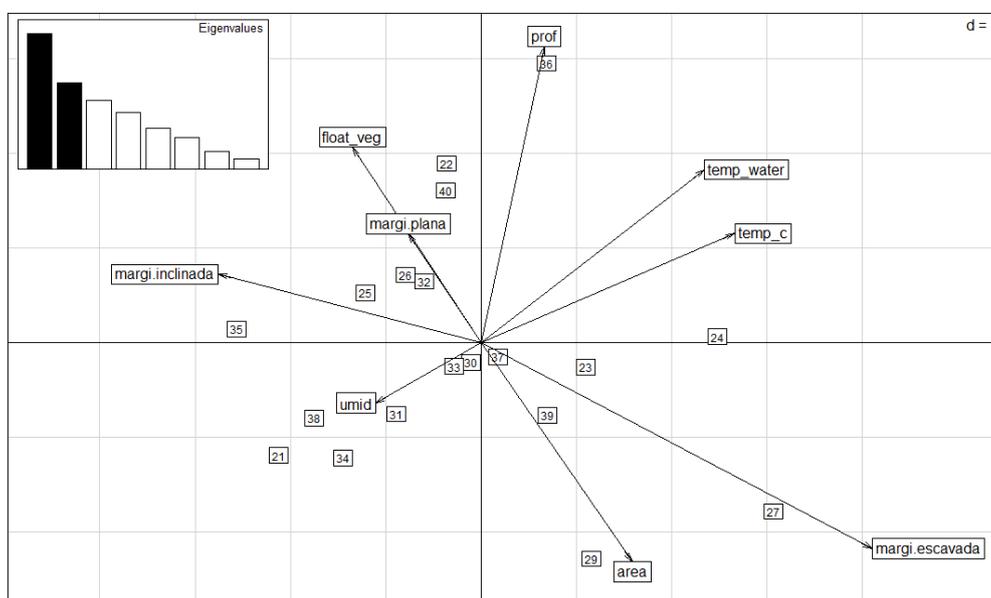


Figura 8: Diagrama de ordenação mostrando o resultado da Análise de Componentes Principais de Hill-Smith. Números em quadrados representam poças e as setas indicam as variáveis ambientais locais de Campo Grande (MS).

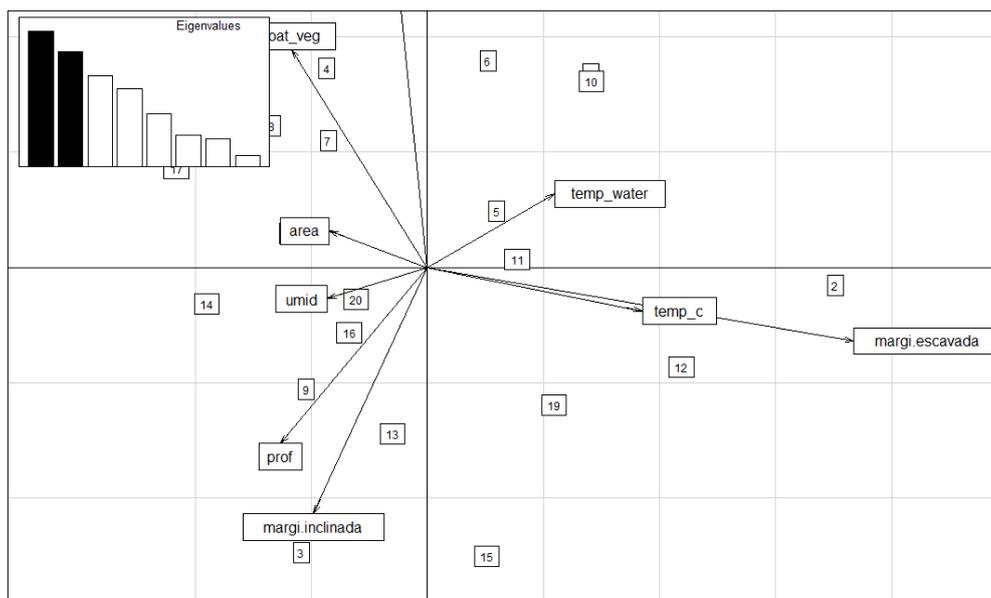


Figura 9: Diagrama de ordenação mostrando o resultado da Análise de Componentes Principais de Hill-Smith. Números em quadrados representam as poças e as setas indicam as variáveis ambientais locais de São José dos Campos (SP).

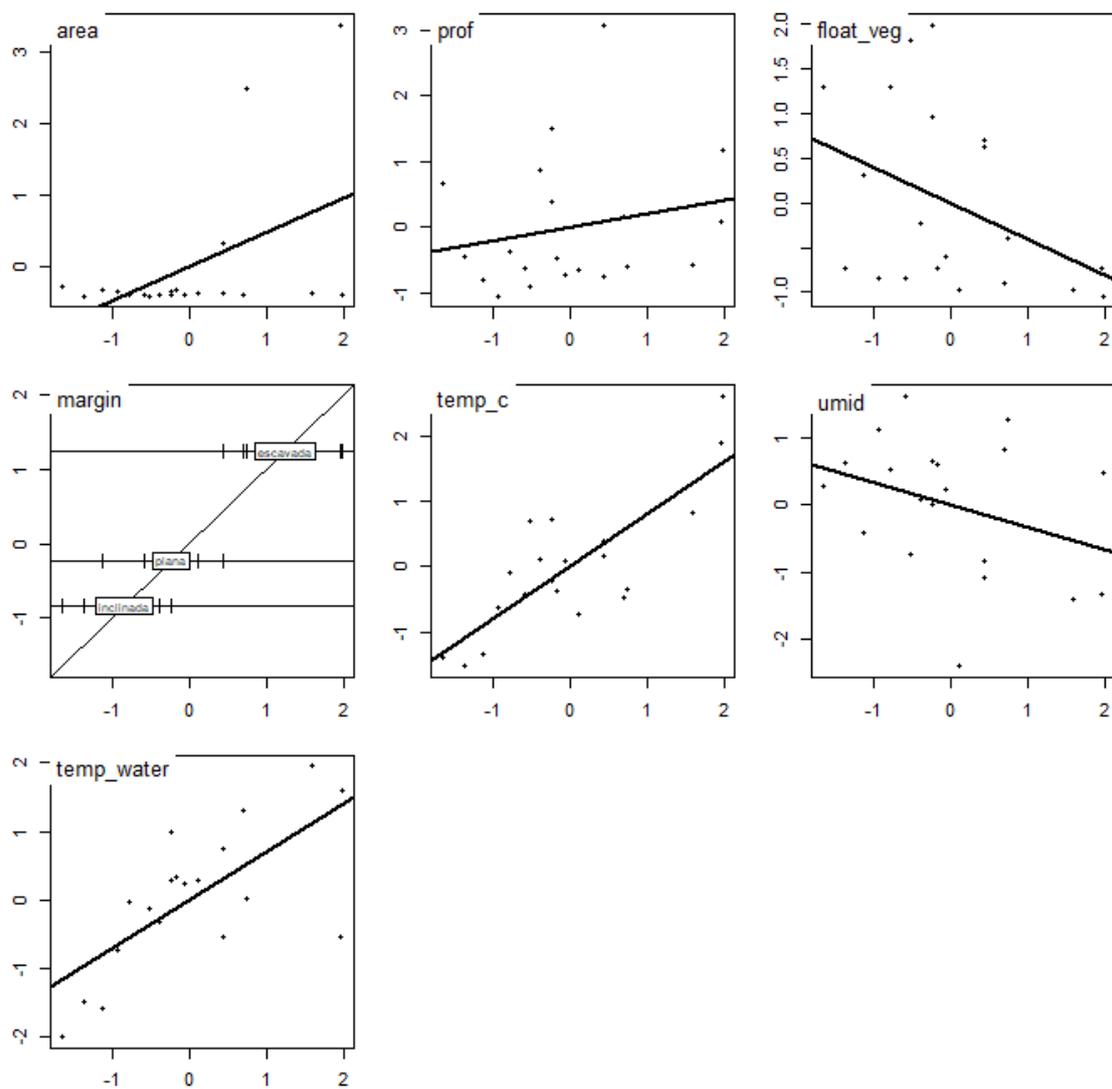


Figura 10: Correlação das variáveis ambientais de Campo Grande (MS) com o primeiro eixo da Análise de Componentes Principais de Hill-Smith.

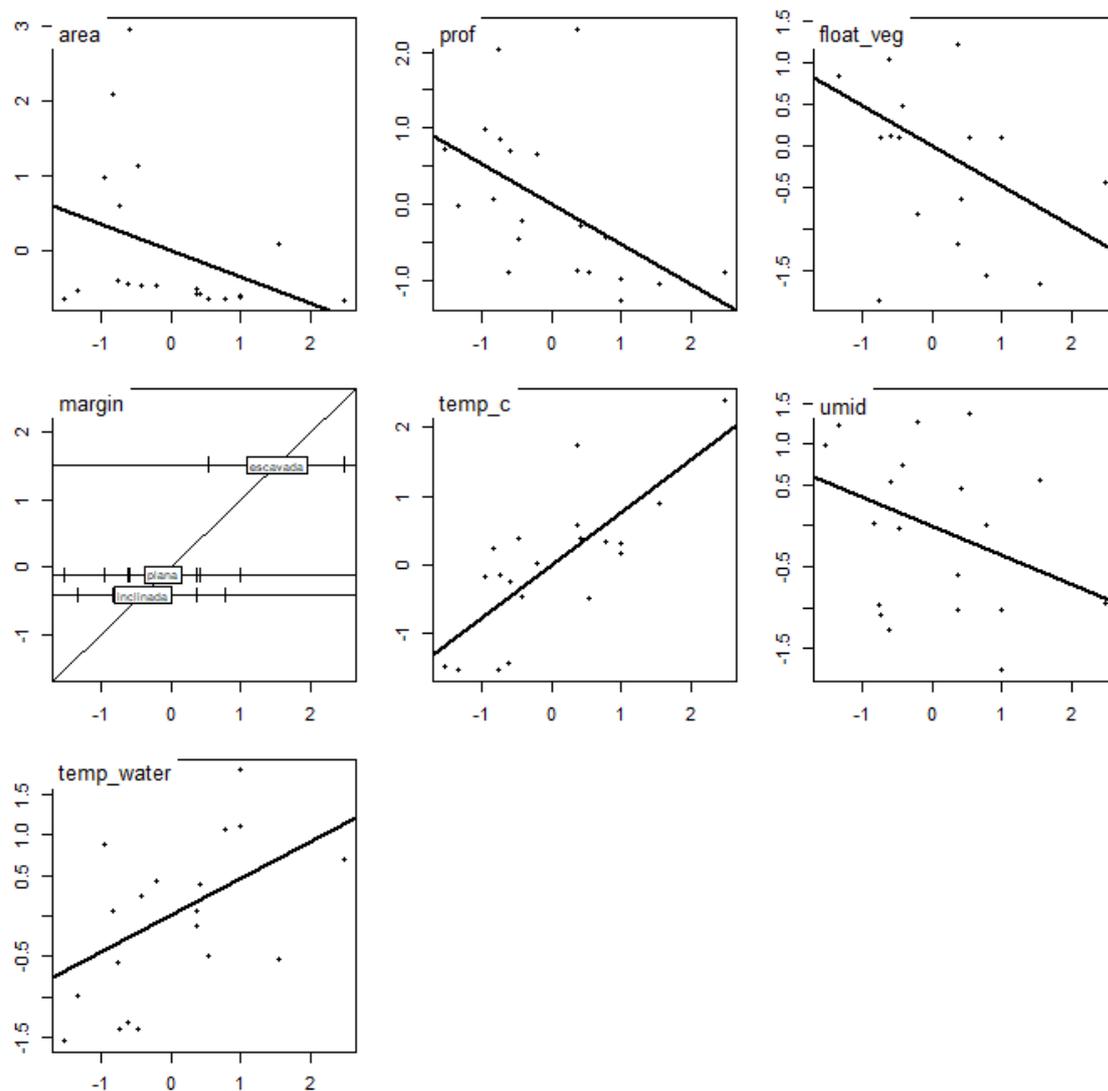


Figura 11: Correlação das variáveis ambientais de São José dos Campos (SP) com o primeiro eixo da Análise de Componentes Principais de Hill-Smith.

2.2.1 Variação intraespecífica e interespecífica

Para testar como a contribuição relativa da variação intra- vs. interespecífica dos atributos fenotípicos muda ao longo do gradiente de urbanização, segui Violle et al. (2012). Este método permite decompor a variação intraespecífica para cada atributo fenotípico por meio da estatística T em seis níveis hierárquicos: variação entre indivíduos dentro da população (σ_{IP}^2), média da população em relação à comunidade

(σ_{PC}^2), média da comunidade em relação ao *pool* regional (σ_{CR}^2), variação da média da população em relação ao *pool* regional (σ_{PR}^2), variação dos valores médios do atributo entre indivíduos dentro da comunidade (σ_{IC}^2), e variação entre indivíduos dentro do *pool* regional (σ_{IR}^2). A estatística T é similar à estatística F comumente utilizada em genética de populações, e consiste em razões das variâncias de atributos entre níveis hierárquicos. Portanto, a partir desses seis níveis hierárquicos é possível calcular três estatísticas T : $T_{IP/IC}$, $T_{IC/IR}$, $T_{PC/PR}$. Para comparar os padrões observados aos aleatórios é possível utilizar dois conjuntos de modelos nulos implementados no pacote *cati* (Taudiere & Violle 2016): um modelo nulo local (interno à comunidade) ou um dos três modelos nulos regionais (externo à comunidade). Utilizamos três modelos nulos: (1) modelo nulo “local” aleatoriza os valores dos atributos para os indivíduos dentro da comunidade independente da identidade taxonômica, e é utilizado para testar a influência do filtro interno (e.g., interações bióticas); (2) O modelo nulo “regional.ind” aleatoriza os valores dos atributos para os indivíduos nas comunidades da região, e testa a influência de processos ecológicos externos à comunidade, como a filtragem ambiental; (3) O modelo nulo “regional.pop” aleatoriza os valores médios dos atributos a nível de população nas comunidades da região, e testa a importância de considerar ou não a média da variação dentro da população ao investigar a influência da filtragem ambiental (Violle et al. 2012, Taudiere & Violle 2016).

Para calcular $T_{IP/IC}$ em São José dos Campos, retirei populações com apenas um indivíduo na poça. Consequentemente, também retirei duas comunidades que ficaram com somente uma espécie.

A razão entre $\sigma_{IP}^2/\sigma_{IC}^2$ permite inferir o grau de empacotamento de nicho de uma comunidade (Violle et al. 2012). Logo, se não houver nenhuma sobreposição de nicho, essa razão tenderá a zero. Ao contrário, se a distribuição dos atributos for máxima, essa

razão tenderá a 1. Ao plotarmos a riqueza de espécies de uma comunidade (poça) em relação à $T_{IP/IC}$, teremos uma medida da importância de processos dependentes da densidade (e.g., competição, diferença de nicho; Chesson 2000), variação individual (Bolnick et al. 2011), e processos neutros (e.g., equivalência funcional). Se a inclinação da reta for negativa, isso indicaria que processos baseados no nicho são mais importantes; se a relação for positiva, isso indicaria a relevância da variação individual. Porém, se não houver relação entre riqueza e $T_{IP/IC}$, isso indicaria a importância de processos neutros. Para essa figura, utilizei o pacote *ggplot2* (Wickham 2011) no R Software (R Core Team 2024).

2.2.2 Efeitos das variáveis ambientais na variação fenotípica

Usei a função *decompCTRE* do pacote *cati* (Taudiere & Violle 2016) para decompor a variação na composição fenotípica das duas metacomunidades, em três componentes: variabilidade intraespecífica, variabilidade fenotípica dada pela substituição de espécies (*turnover*), e a covariação destas. Em seguida, construí um modelo linear para testar o efeito das variáveis ambientais locais e de paisagem em cada uma das fontes de variação fenotípica, representados pelos eixos de ordenação.

3. Resultados

Medi 1.051 indivíduos de 44 espécies e 5 famílias, das quais 452 indivíduos de 26 espécies em São José dos Campos, e 599 indivíduos de 27 espécies em Campo Grande (mais detalhes em Material suplementar, tabela 4). As cidades tiveram oito espécies compartilhadas. As famílias mais registradas foram Hylidae e Leptodactylidae (22 e 13 espécies, respectivamente). O gênero mais registrado foi *Dendropsophus*, com 143

indivíduos em Campo Grande (total de 11 gêneros) e 116 indivíduos em São José dos Campos (total de 12 gêneros).

3.1 Partição da variação fenotípica

Em ambas as cidades, o tamanho do corpo, da perna e da cabeça tiveram médias observadas para $T_{IP/IC}$ menores do que o esperado pelo modelo nulo (Figura 16 e 17), indicando uma homogeneização na variação intraespecífica na escala das poças (comunidades). As médias e o desvio padrão observado para $T_{IC/IR}$ e $T_{PC/PR}$ não diferiram do esperado pelo modelo nulo, somente em algumas das poças mais urbanizadas (mais detalhes em Material suplementar, tabela 5 e 6).

As cidades diferiram na relação entre $T_{IP/IC}$ e riqueza de espécies (Figura 18 e 19). A metacomunidade de Campo Grande parece ser moldada por processos neutros, com exceção da largura da cabeça, que demonstrou ser moldada pela variação intraespecífica. Esses resultados também são corroborados pela sobreposição fenotípica entre as poças (Figura 20). Já em São José dos Campos, há evidência de processos baseados no nicho para todos os atributos fenotípicos, o que é corroborado pela baixa sobreposição da variação fenotípica das poças (Figura 21).

A partição hierárquica demonstrou diferentes respostas entre os atributos fenotípicos (Figura 22). O tamanho do corpo e da perna (nicho de requerimento) tiveram maior variação na escala de espécies, gênero e região (=entre cidades), apesar da perna também ter mostrado uma considerável variação na escala de população e entre poças. Já o comprimento e a largura da cabeça (nicho de impacto) tiveram maior variação na escala de população e entre poças.

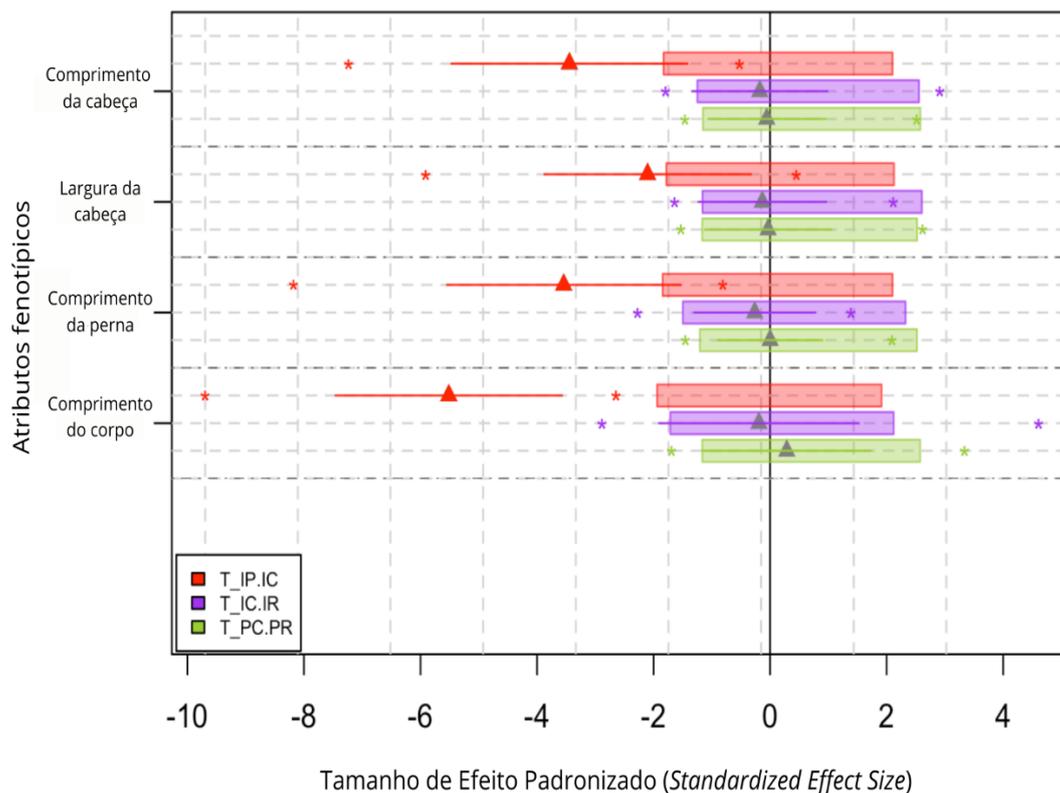


Figura 16: Tamanho de efeito padronizado (*Standardized Effect Size, SES*) das estatísticas T para os quatro atributos fenotípicos da metacomunidade de Campo Grande. As caixas representam a distribuição nula (=simulada), o triângulo é a média da estatística T observada, a linha é o desvio padrão da estatística observada, e os asteriscos são os ranges da estatística observada. O comprimento do corpo, da cabeça e da perna tiveram as menores médias observadas para $T_{IP/IC}$, sendo significativamente menor entre indivíduos. O desvio padrão do corpo e da perna são os mais distantes negativamente da distribuição nula para $T_{IP/IC}$. As médias de $T_{IC/IR}$ e $T_{PC/PR}$ não diferiram do esperado pelo modelo nulo.

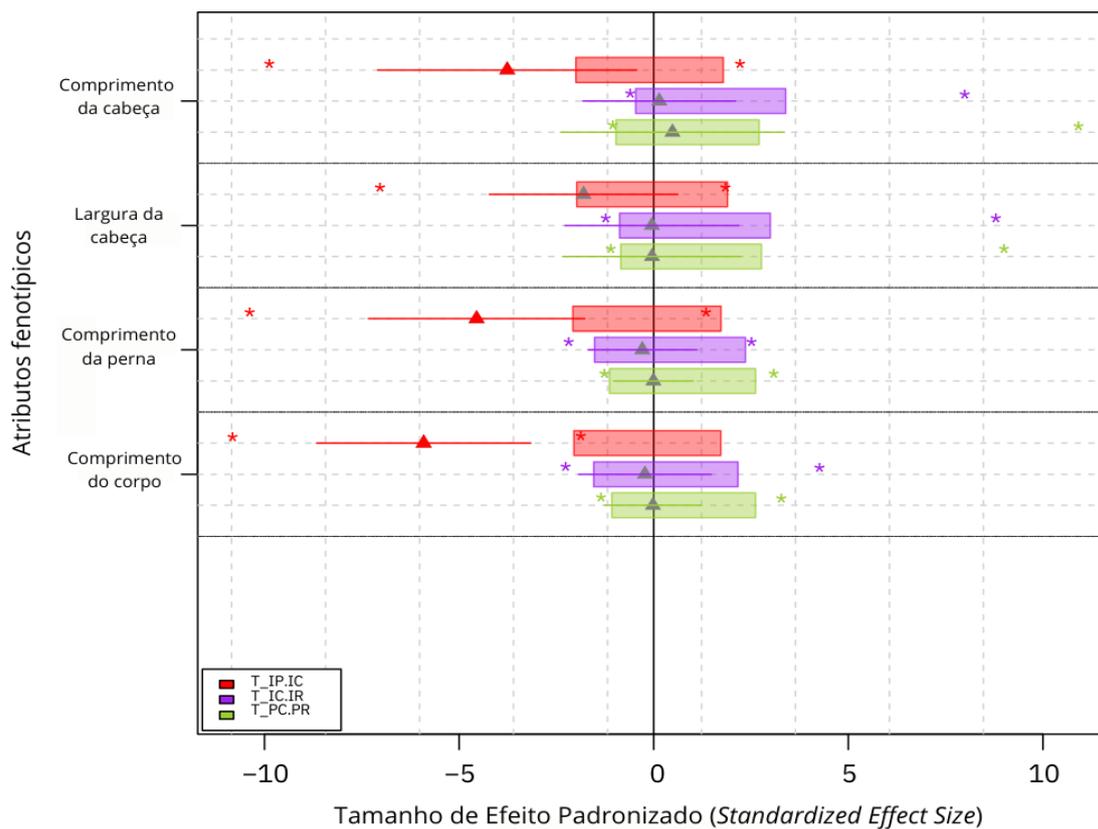


Figura 17: Tamanho de efeito padronizado (*Standardized Effect Size, SES*) das estatísticas T para os quatro atributos fenotípicos da metacomunidade de São José dos Campos. O comprimento do corpo, da cabeça e da perna tiveram as menores médias observadas para $T_{IP/IC}$, sendo significativamente menor entre indivíduos ($P = 0.05$). O desvio padrão do corpo e da perna são os mais distantes negativamente da distribuição nula para $T_{IP/IC}$. As médias de $T_{IC/IR}$ e $T_{PC/PR}$ não diferiram do esperado pelo modelo nulo.

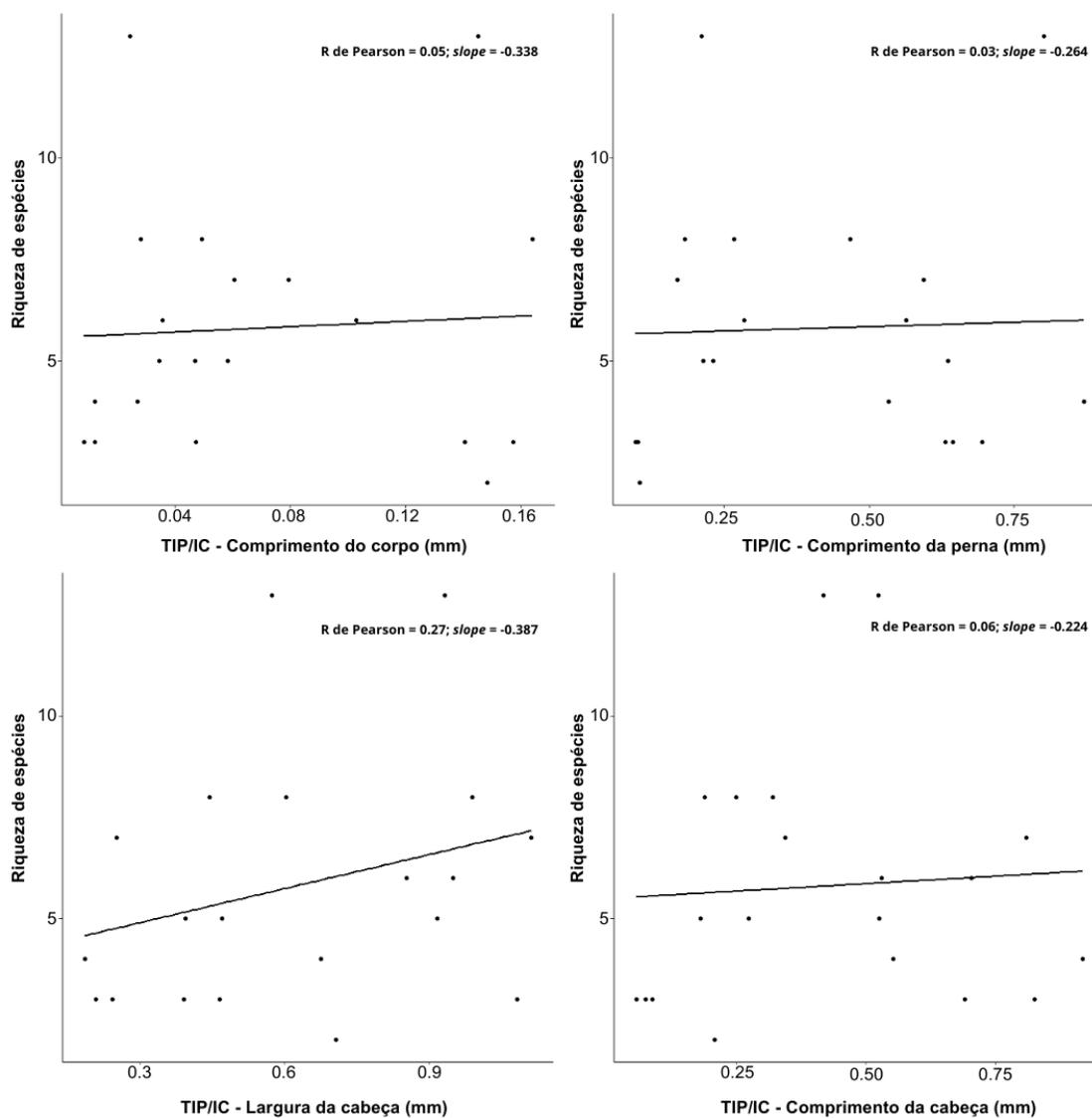


Figura 18: Correlação entre a riqueza de espécies e a estatística $T_{IP/IC}$ (razão entre variação dentro da população e a variação das médias populacionais das comunidades) para os quatro atributos fenotípicos em Campo Grande. As correlações de Pearson foram significativas somente para os atributos do nicho de requerimento ($P = 0.05$). A inclinação da reta indica que processos neutros moldam a variação na maioria dos atributos fenotípicos. A largura da cabeça demonstra uma tendência à variabilidade intraespecífica.

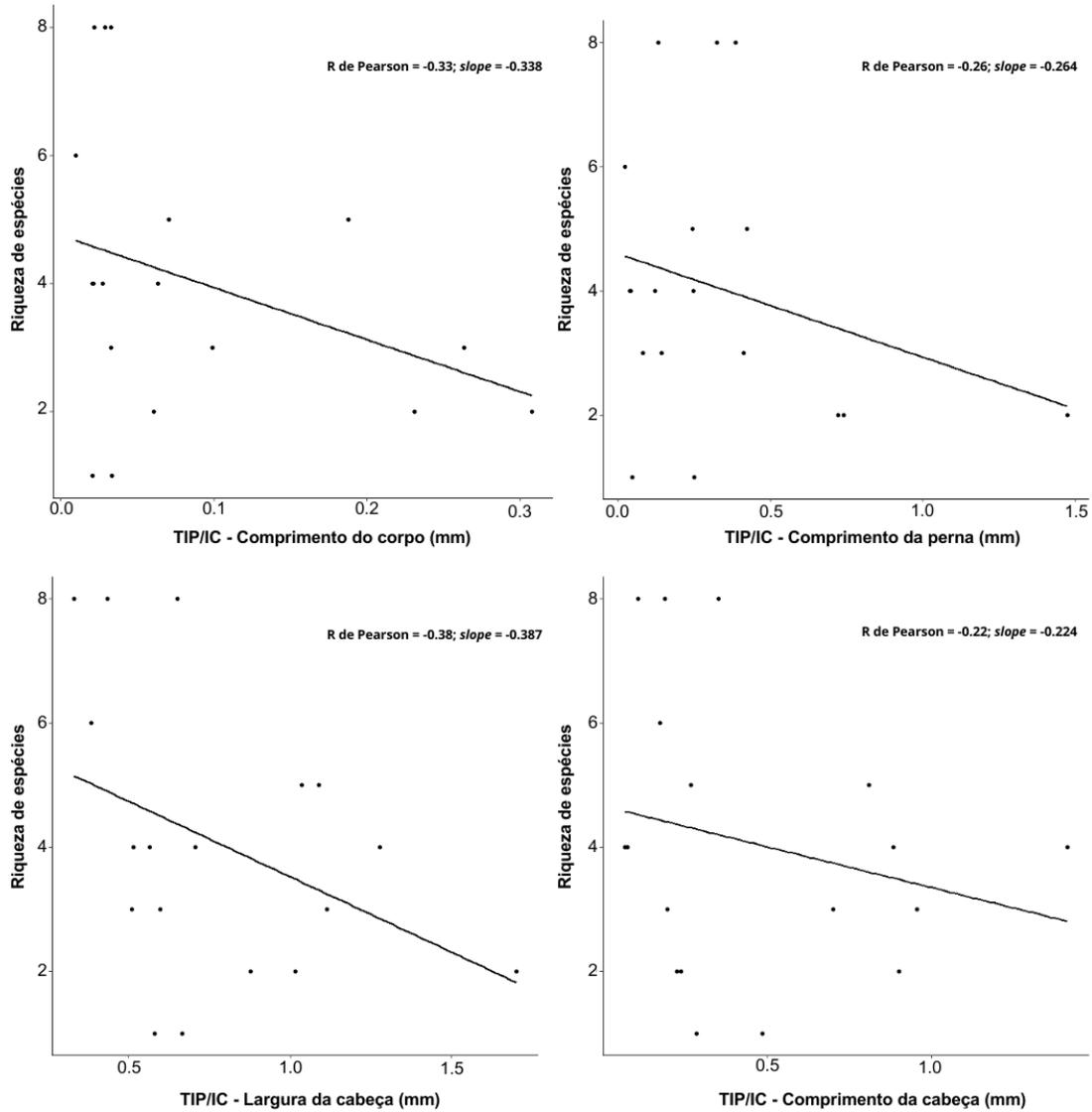


Figura 19: Correlação entre a riqueza de espécies e a estatística $T_{IP/IC}$ para os quatro atributos fenotípicos em São José dos Campos. As correlações de Pearson foram significativas ($P = 0.05$), com a inclinação da reta indicando que processos baseados no nicho moldam a variação de todos os atributos fenotípicos.

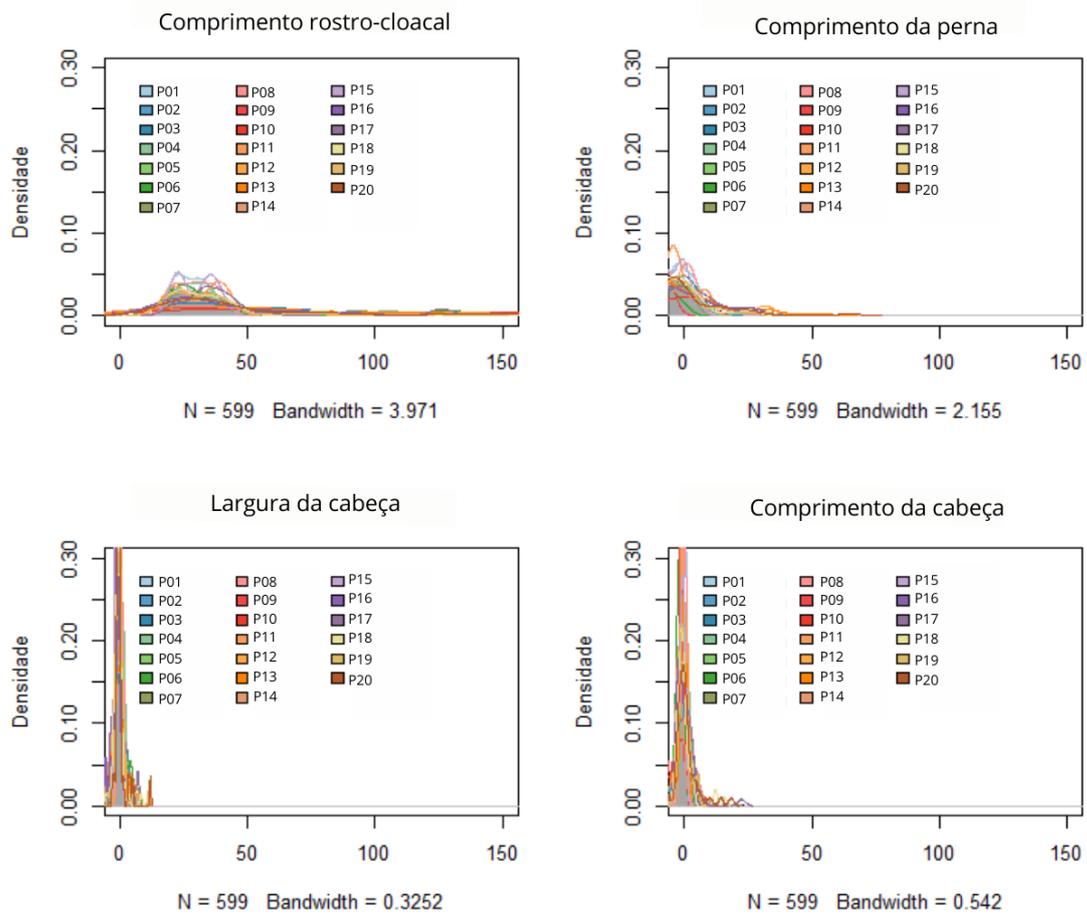


Figura 20: Distribuição da variação fenotípica em cada poça (diferentes cores) ao longo do gradiente de urbanização de Campo Grande. Há uma sobreposição da variação fenotípica no conjunto das poças, especialmente para comprimento e largura da cabeça.

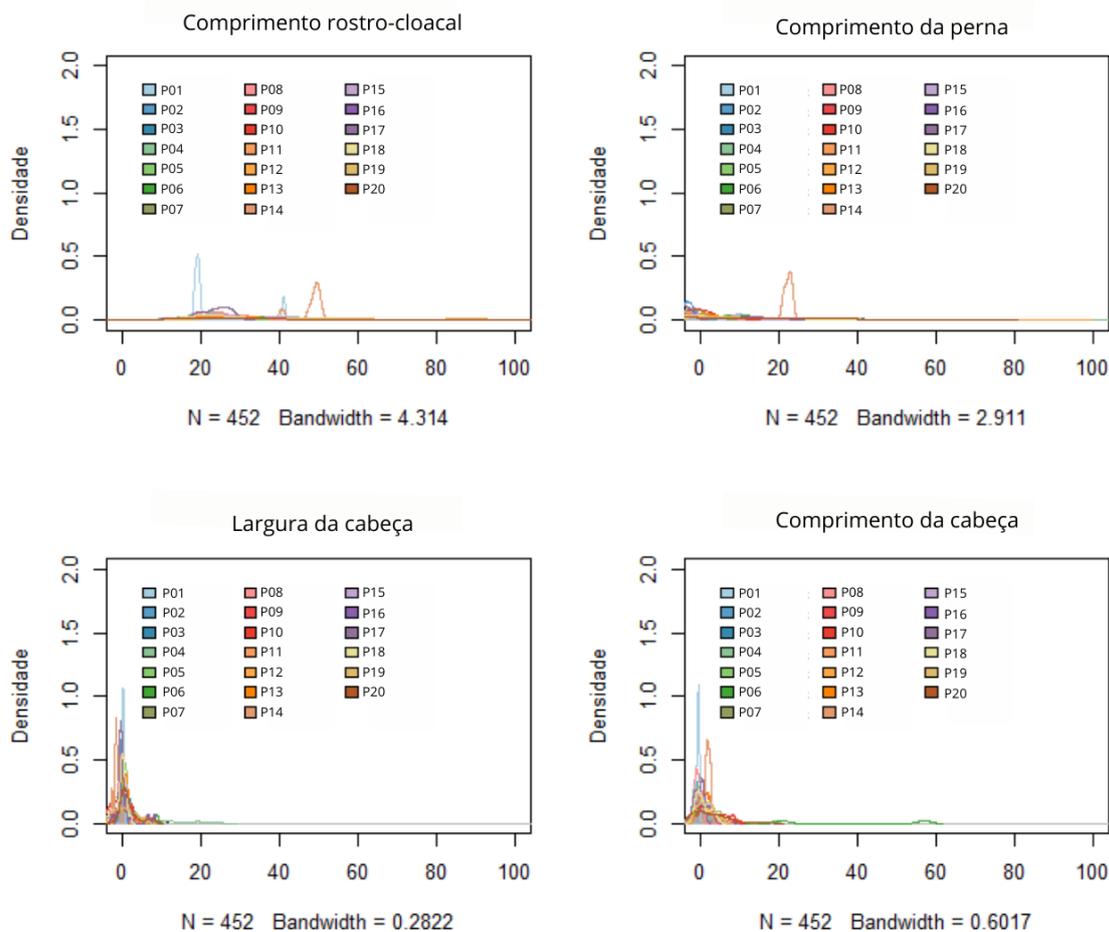


Figura 21: Distribuição da variação fenotípica em cada poça ao longo do gradiente de urbanização de São José dos Campos. Há baixa sobreposição da variação fenotípica do comprimento do corpo e da perna na maioria das poças. No entanto, a largura e o comprimento da cabeça tiveram uma maior sobreposição.

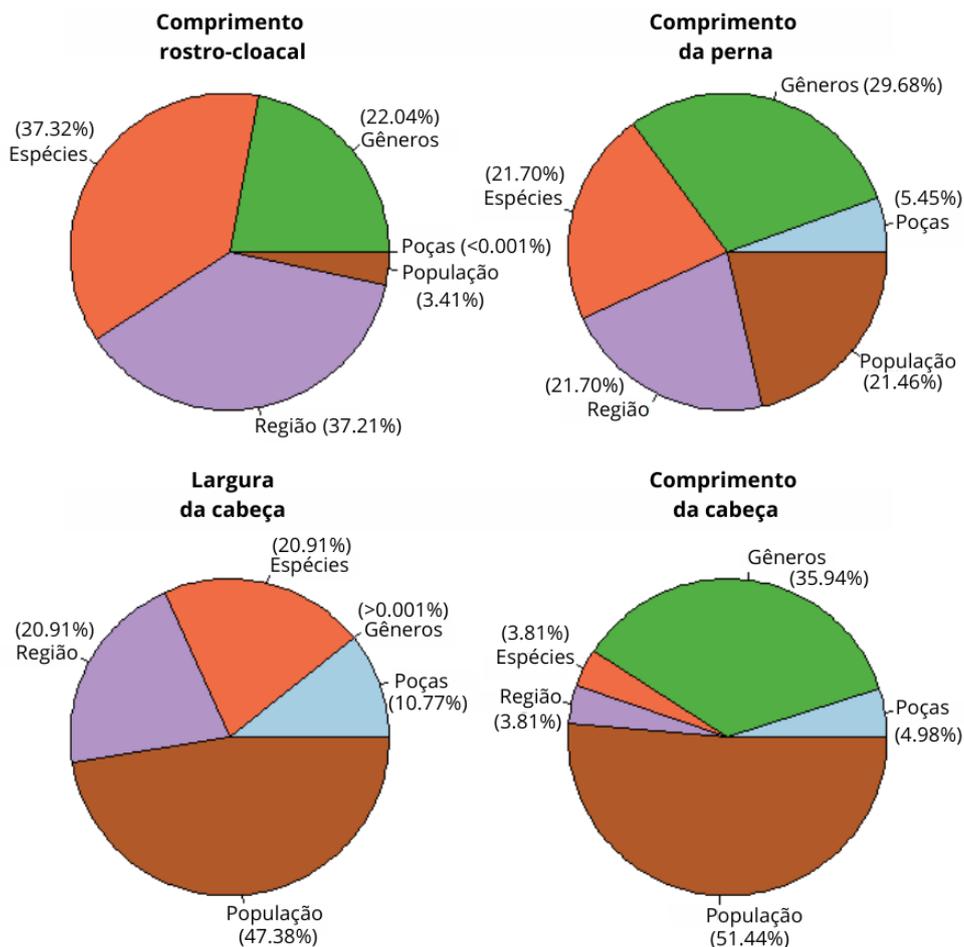


Figura 22: Partição da variação fenotípica em diferentes níveis hierárquicos: poça, população, espécie, gênero e região (=cidades). A variação fenotípica demonstrou diferentes padrões entre atributos. Todas as espécies de Campo Grande e São José dos Campos foram consideradas para esta análise.

3.2 Efeito das variáveis ambientais nos componentes de variação fenotípica

A substituição de espécies (*turnover*) foi a maior fonte de variação fenotípica para o tamanho do corpo e da perna (nicho de requerimento) em ambas as cidades (Figuras 23 e 24). Para o comprimento e a largura da cabeça (nicho de impacto), a principal fonte de variação fenotípica foi a intraespecífica. Campo Grande (cidade mais nova) demonstrou maior covariação positiva entre os atributos, especialmente para o

comprimento da perna e da cabeça. Em São José dos Campos (cidade mais antiga) encontramos uma menor covariação positiva nos atributos fenotípicos. Além disso, as duas cidades tiveram uma covariação negativa para a largura da cabeça.

Os componentes fenotípicos foram afetados pelas variáveis ambientais locais e de paisagem somente em Campo Grande (Figura 25 e 26). As variáveis ambientais locais afetaram a substituição de espécies na largura da cabeça ($P = 0.02$), enquanto as variáveis ambientais de paisagem afetaram a substituição de espécies no tamanho da perna ($P = 0.0005$) (mais detalhes em Material suplementar, tabela 7 e 8).

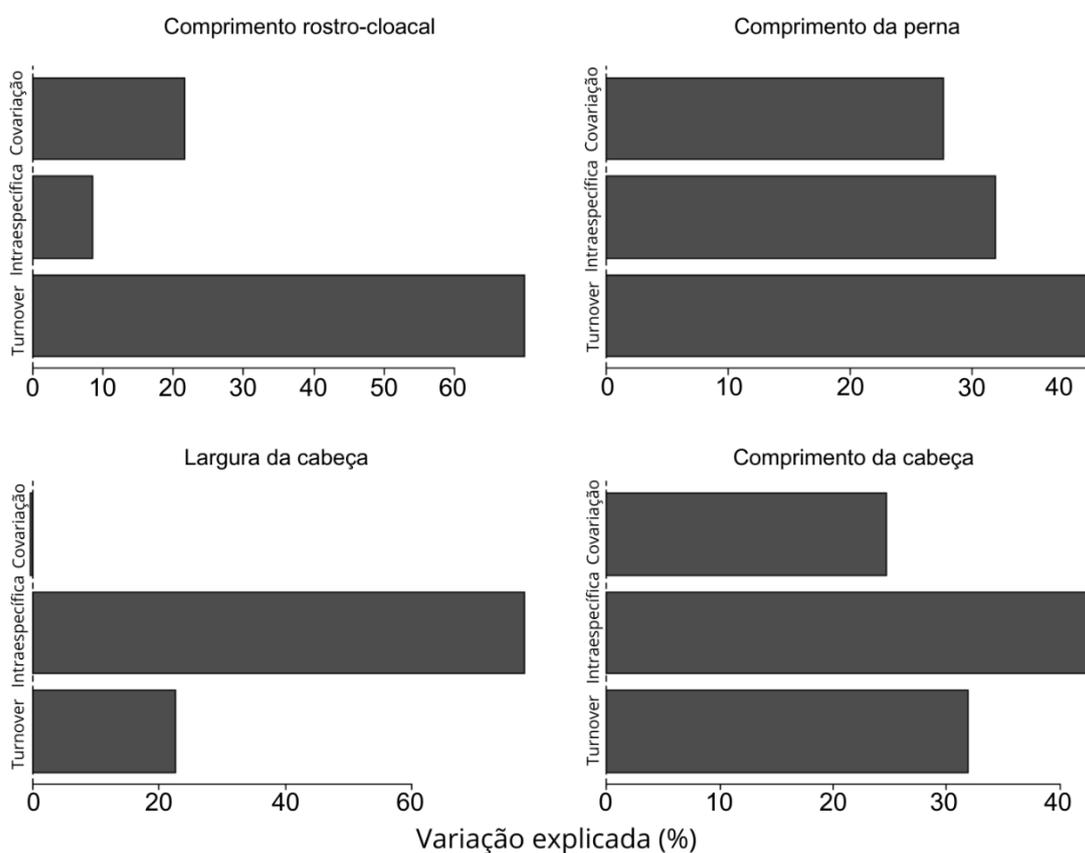


Figura 23: Decomposição da variação fenotípica das espécies de Campo Grande em três componentes: substituição de espécies entre poças (*turnover*), variação intraespecífica e covariação. A substituição de espécies foi a maior fonte de variação fenotípica no corpo e perna. Para o comprimento e largura da cabeça, a principal fonte foi variação intraespecífica.

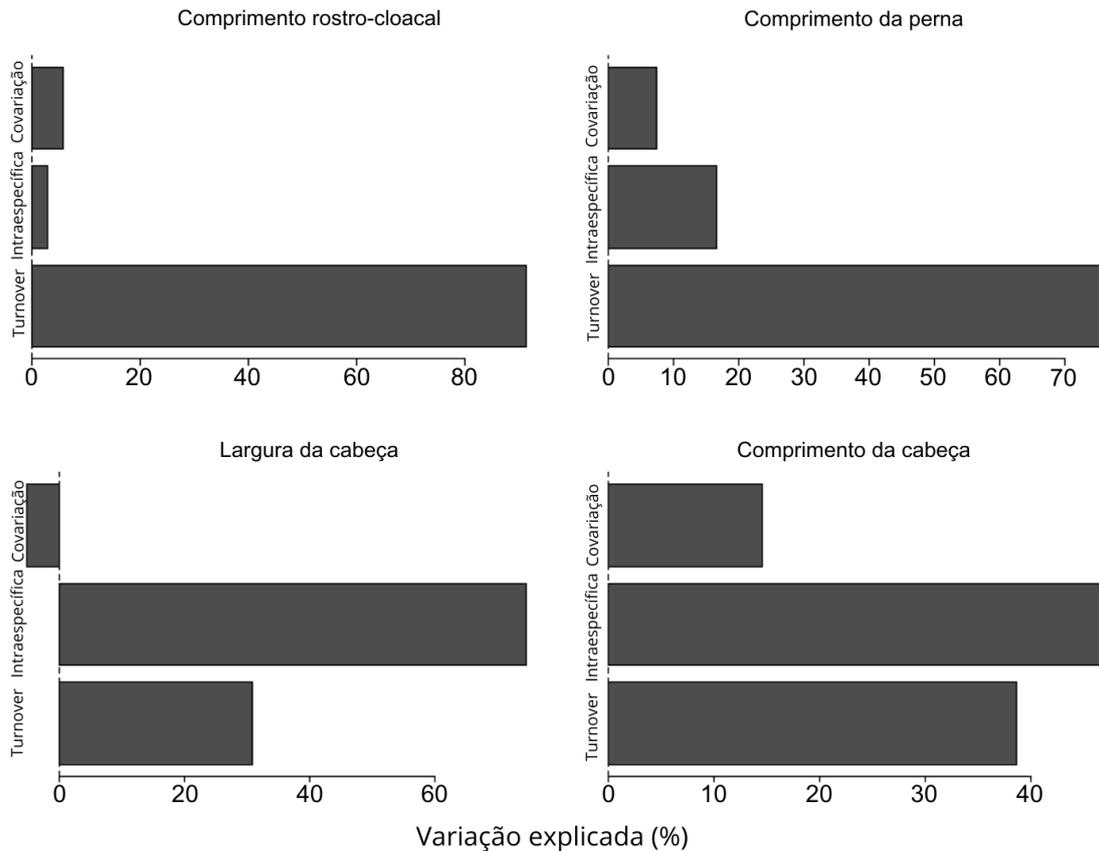


Figura 24: Decomposição da variação fenotípica das espécies de São José dos Campos em três componentes: substituição de espécies (*turnover*), variação intraespecífica e covariação. A substituição de espécies foi a maior fonte de variação fenotípica para o corpo e a perna. Para o comprimento e a largura da cabeça, a principal fonte de variação fenotípica foi a variação intraespecífica.

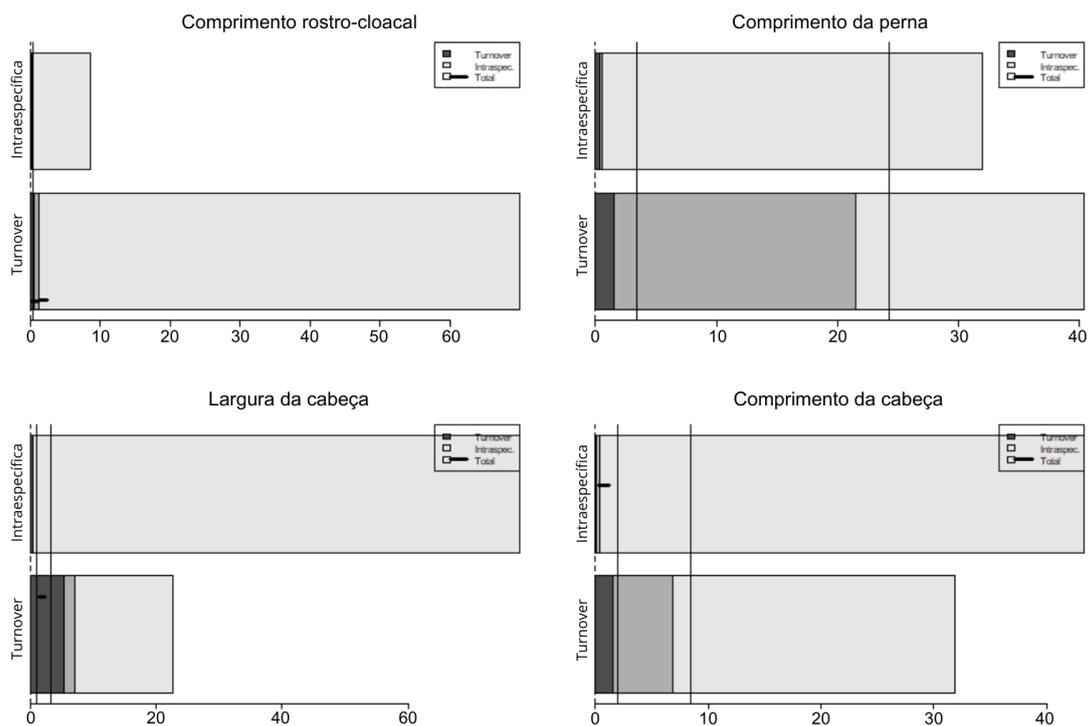


Figura 25: Contribuição relativa das variáveis ambientais para os componentes da variação fenotípica em Campo Grande (substituição de espécies – *turnover* e variação intraespecífica). Linhas pretas verticais representam o conjunto de variáveis ambientais locais: Formato da margem, temperatura do ar e da água, área da poça, profundidade, vegetação flutuante e umidade relativa do ar; e de paisagem: Taxa de urbanização, radiância e área verde, densidade de construções e ilha de calor urbana. As variáveis ambientais locais afetaram a variação interespecífica da largura da cabeça ($P = 0.02$), e as variáveis ambientais de paisagem afetaram a variação interespecífica da perna ($P = 0.0005$).

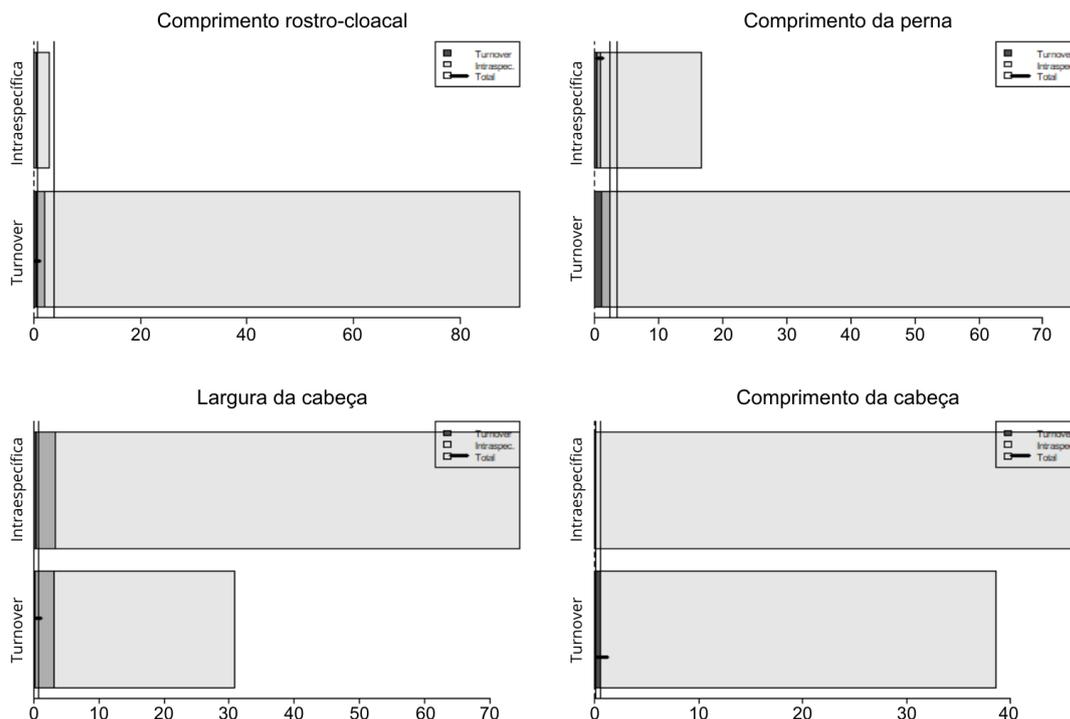


Figura 26: Contribuição relativa de variáveis ambientais para os componentes da variação fenotípica em São José dos Campos (substituição de espécies – *turnover* e variação intraespecífica). Linhas pretas verticais representam o conjunto de variáveis ambientais locais: Formato da margem, temperatura do ar e da água, área da poça, profundidade, vegetação flutuante e umidade relativa do ar; e de paisagem: Taxa de urbanização, radiância e área verde, densidade de construções e ilha de calor urbana. As variáveis ambientais não afetaram as fontes de variação fenotípica.

3. Discussão

3.1 Partição da variação fenotípica

Nossos resultados demonstram que houve uma homogeneização fenotípica em populações locais de ambas as cidades, principalmente para o comprimento do corpo, da perna e da cabeça. A largura da cabeça não mostrou respostas semelhantes entre as

idades, demonstrando uma homogeneização somente na cidade mais nova. Na escala de espécies e comunidades, não houve uma restrição significativa da variação fenotípica. No entanto, ocorreu uma homogeneização nas espécies ($T_{IC/IR}$) e comunidades ($T_{PC/PR}$) nas poças mais urbanizadas em ambas as cidades, especialmente para o tamanho do corpo e da perna. A metacomunidade de Campo Grande demonstrou ser moldada por processos neutros e teve maior sobreposição fenotípica entre as poças, enquanto a metacomunidade de São José dos Campos demonstrou ser moldada por processos baseados no nicho e teve menor sobreposição fenotípica entre as poças. Além disso, a partição ao considerar as duas metacomunidades mostrou que a variação intraespecífica é maior nos atributos do nicho de impacto, enquanto nos atributos do nicho de requerimento, a maior variação ocorre em escala de espécies, gênero e região.

Encontramos uma homogeneização dentro das populações em escala de comunidade ($T_{IP/IC}$), para o comprimento do corpo (100% das poças), da perna (~82%) e da cabeça (~71%) nas duas cidades. A urbanização é um dos principais causadores da homogeneização biótica nos anuros, pois pode mudar os requisitos e impactos exigidos para o estabelecimento das espécies no gradiente urbano (McKinney 2006, Callaghan et al. 2021). A mudança nos requisitos e impactos das espécies pode afetar o desempenho na exploração dos recursos, na interação com outras espécies e no sucesso reprodutivo, o que influencia para um aumento ou redução da aptidão nas espécies (Chase & Leibold 2003). Dessa forma, como a aptidão é a força motriz da seleção natural, sua mudança pode ter impulsionado a seleção de fenótipos mais semelhantes dentro das populações (Charmantier et al. 2024), causando uma contração dos nichos individuais (Costa-Pereira et al. 2018, Costa-Pereira & Araújo 2024). Isso resulta numa menor sobreposição dos nichos de impacto e requerimento dentro da comunidade (Mason et al. 2011), já que uma maior semelhança fenotípica dentro das populações ocasiona uma

maior diferença fenotípica entre as espécies (Violle et al. 2012, De Bello et al. 2021). A contração de nichos individuais diminui a competição interespecífica e impulsiona a variação no uso de recursos tróficos e do habitat dentro das populações, possivelmente aumentando a especialização alimentar (Costa-Pereira & Araújo 2024). Esse cenário é previsto pelo princípio da similaridade limitante, onde espécies que coexistem em meio a recursos escassos devem ser fenotipicamente mais divergentes e ter separações mais amplas no espaço de nicho, e conseqüentemente, nas estratégias ecológicas (MacArthur e Levins 1967). Portanto, adicionamos evidências de uma contração nos nichos de impacto e requerimento ocasionado pela urbanização, nas duas cidades.

Ao longo do gradiente urbano não encontramos uma homogeneização fenotípica na escala de espécies ($T_{IC/IR}$) e comunidades ($T_{PC/PR}$), somente em algumas das poças mais urbanizadas em ambas as cidades. A urbanização é responsável por diversas mudanças estruturais nos habitats (Aronson et al. 2016, Szulkin et al. 2020), mas as conseqüências dessas mudanças podem não necessariamente ser imediatas (Johnson & Munshi-South 2017). Em atributos fenotípicos, as mudanças possuem uma resposta atrasada, pois a fixação do novo fenótipo depende de mecanismos eco-evolutivos (e.g., plasticidade fenotípica, fluxo gênico e deriva genética) que atuam ao longo das gerações, até a mudança ocorrer (Johnson & Munshi-South 2017, Thompson et al. 2022, Dupont et al. 2024). Dessa forma, como as respostas fenotípicas ocorrem primariamente nos indivíduos ($T_{IP/IC}$) (Bolnick et al. 2011, Dupont et al. 2024), espécies e comunidades ($T_{IC/IR}$ e $T_{PC/PR}$) podem não responder imediatamente à mudança ambiental (efeito de legado) (Foster et al. 1998, 2003, Bürgi et al. 2016). No entanto, como as regiões intraurbanas se desenvolvem em diferentes momentos, algumas poças podem estar urbanizadas há mais tempo (Wogan & Wang 2018, Szulkin et al. 2020). Isso sugere que espécies que coexistem nas poças mais urbanizadas também estão a

mais tempo sob pressão seletiva (Wogan & Wang 2018), o que explica encontrarmos homogeneização para espécies e comunidades somente nessas poças (Johnson & Munshi-South 2017). Isso é evidenciado pela autocorrelação espacial positiva que encontramos para o comprimento da perna em ambas as cidades (Urban 2011). Além disso, como os atributos do nicho de requerimento refletem mais fortemente os ambientes e costumam mudar mais rapidamente em relação ao nicho de impacto (Chase & Leibold 2003), isso pode explicar encontrarmos uma homogeneização somente nesses atributos (Buttimer et al. 2020). Portanto, adicionamos evidências de um possível estágio inicial de homogeneização a nível de espécies e comunidades, nas duas cidades.

As cidades demonstraram diferenças no grau de sobreposição fenotípica entre as poças e nos processos ecológicos que estruturam as metacomunidades, o que é um padrão previsto para diferentes metacomunidades (Poff et al. 1997, Leibold et al. 2004, Gravel et al. 2006). Fatores como a idade, taxa de ocupação humana e o tamanho da área urbana podem mudar a força dos filtros abióticos e bióticos, e conseqüentemente, a organização espacial das comunidades locais (Aronson et al. 2016, Johnson & Munshi-South 2017, Szulkin et al. 2020). Isso foi observado em duas cidades tropicais que tiveram diferenças na dispersão funcional em comunidades de anuros (Santos et al. 2025). Aqui, processos neutros foram mais importantes na cidade mais nova, com uma importância da variação intraespecífica somente na largura da cabeça. Isso indica que, no geral, a composição fenotípica na metacomunidade pode ter mudado como resposta à flutuação estocástica na dispersão, taxas demográficas e diferenciação ecológica no uso do habitat (Hubbel 2001, Gronroos et al. 2013, Heino et al. 2015). No entanto, a variação intraespecífica na largura da cabeça sugere uma plasticidade no uso dos recursos tróficos entre populações ao longo do gradiente urbano (Violle et al. 2012). Isso pode ser resultado de diferenças nas demandas conflitantes como resultado de

pressões ambientais distintas ao longo do gradiente urbano, o que potencialmente afeta a energia consumida (Ingram et al. 2018, Costa-Pereira et al. 2019). Por outro lado, processos baseados no nicho sugerem maior efeito da urbanização na composição fenotípica da metacomunidade na cidade mais antiga (Violle et al. 2012). Isso indica que as flutuações na probabilidade de dispersão e nas taxas demográficas são afetadas pelo gradiente urbano (Leibold et al. 2004, Violle et al. 2012). Dessa forma, a diferenciação ecológica no nicho de impacto e requerimento pode ter uma contribuição no estabelecimento das espécies dentro das cidades (Leibold et al. 2004, Gravel et al. 2006). Isso foi observado para anuros em uma outra cidade tropical, onde os atributos do nicho de requerimento favoreceram a ocorrência de anuros dentro das cidades (e.g., Pereyra et al. 2020). Portanto, isso reforça a importância de considerar múltiplas escalas de variação fenotípica para compreender a estrutura funcional das metacomunidades em gradientes heterogêneos como os ecossistemas urbanos.

3.2 Covariação e efeitos das variáveis ambientais

As fontes de variação fenotípica foram explicadas pelas variáveis ambientais locais e de paisagem somente na cidade mais nova. Além disso, as duas cidades tiveram uma covariação fenotípica positiva para a maioria dos atributos fenotípicos, exceto para largura da cabeça.

A variação fenotípica por substituição de espécies na largura da cabeça e no comprimento da perna foi explicada pelas variáveis ambientais locais e de paisagem na cidade mais nova, respectivamente. Estudos anteriores demonstraram que construções na paisagem urbana afeta o fluxo de espécies entre comunidades, o que reduz os recursos ambientais potencialmente utilizáveis numa região (Hamer & Parris 2011, Aronson et al. 2016). Adicionalmente, a redução na vegetação flutuante das poças

diminui não só os recursos tróficos (Declerck et al. 2006, Thornhill et al. 2017, Merckx & Van Dyck 2019), mas também os micro-habitats disponíveis para anuros (Vasconcelos et al. 2009, Hamer & Parris 2011, Scheffers & Paszkowski 2012). Nesse cenário, como a coexistência local não é possível num cenário de convergência no uso de recursos, especialmente nos recursos tróficos (Chase & Leibold 2003), a matriz local e de paisagem podem ter promovido uma substituição de espécies na cidade mais nova (e.g., Hamer & Parris 2011, Kruger et al. 2015). No entanto, não encontramos o mesmo para a cidade mais antiga, o que pode ser devido a maior presença de florestas urbanas (PMSJC 2018) atuando como uma fonte de presas para sumidouros como as poças (Hanski 1999). Dessa forma, isso pode ter mantido uma maior divergência no uso de recursos (Chase & Leibold 2003) e evitado um forte rearranjo de espécies (MacArthur & Wilson 1967, Bilton et al. 2001, Kadmon & Allouche 2007). Portanto, a presença de áreas verdes pode mudar o efeito da urbanização na composição de espécies, mesmo em cidades antigas onde o efeito da urbanização pode ser maior.

A covariação entre as fontes de variação fenotípica foi positiva para todos os atributos fenotípicos nas duas cidades, exceto para a largura da cabeça. Atributos fenotípicos relacionados com diferentes funções comumente demonstram covariações distintas entre as fontes de variação fenotípica (e.g., Lepš et al. 2011, Kichenin et al. 2013, Siefert et al. 2014). A covariação negativa sugere que embora a abundância relativa das espécies com menor largura da cabeça possa aumentar, os indivíduos com maior largura da cabeça dentro das populações possuem maior vantagem competitiva (e.g., Lepš et al. 2011, Carlucci et al. 2015). Anuros com maior largura da cabeça são capazes de predação de presas pequenas e grandes ao mesmo tempo, o que pode aumentar a aptidão ao longo do gradiente urbano (Parmelee 1999, Costa-Pereira et al. 2019). Por outro lado, a covariação positiva indica que não só as espécies com menor tamanho de

corpo, perna e cabeça aumentam a abundância relativa, mas também os seus indivíduos apresentam um menor tamanho nesses atributos (e.g., Dahirel et al. 2017, Xie et al. 2024). Esse padrão também pode gerar vantagens no estabelecimento dentro das cidades, como um maior desempenho contra a dessecação imposta pela ilha de calor urbana, já que um menor tamanho de corpo em anuros diminui a perda de água (Preest 1992, Atkinson 1995). Um estudo anterior com uma metacomunidade de anuros em ambiente natural encontrou resultados opostos na covariação (e.g., Dalmolin et al. 2020), o que pode ser um indicio de que a montagem de comunidades difere entre ecossistemas naturais e urbanos (Rivkin et al. 2019; Thompson et al. 2022). Portanto, as covariações indicam que as fontes de variação fenotípica são essenciais na estrutura e composição fenotípica na montagem de comunidades em gradiente urbano.

4. Conclusão

Encontramos resultados que estão parcialmente de acordo com nossas hipóteses. Por um lado, e de acordo com a nossa hipótese, os atributos fenotípicos do nicho de requerimento foram afetados por variáveis ambientais de paisagem, enquanto os atributos do nicho de impacto foram impactados pelas variáveis ambientais locais. No entanto, também esperávamos que esse resultado fosse encontrado na cidade mais antiga, o que não ocorreu. Além disso, conforme hipotetizamos inicialmente, não encontramos uma restrição na variação intraespecífica ao longo do gradiente urbano, mas encontramos para dentro das comunidades nas duas cidades. Nossos resultados indicam padronizações na montagem de comunidades das duas cidades, já que a resposta fenotípica dos anuros à urbanização foi semelhante na escala de populações, espécies e comunidades. No entanto, a diferença no efeito das variáveis ambientais entre as cidades sugere que o ritmo de urbanização pode aumentar a magnitude do impacto mesmo entre cidades tropicais com idades distintas no Sul Global. Portanto,

adicionamos evidências que mostram diferenças na montagem de comunidades não só entre as cidades do Norte Global x Sul Global, mas também entre as cidades tropicais no Sul Global, apesar de uma estreita diferença.

5. Literatura citada

- ACKERLY, D. D.; CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. **Ecology letters**, v. 10, n. 2, p. 135-145, 2007.
- ALBERTI, M.; PALKOVACS, E. P.; ROCHES, S. D.; MEESTER, L. D.; BRANS, K. I.; ... VERRELLI, B. C. The complexity of urban eco-evolutionary dynamics. **BioScience**, v. 70, n. 9, p. 772-793, 2020.
- AMAYA-ESPINEL, J. D.; HOSTETLER, M.; HENRÍQUEZ, C.; BONACIC, C. The influence of building density on Neotropical bird communities found in small urban parks. **Landscape and Urban Planning**, v. 190, p. 103578, 2019.
- ARONSON, M. F. J.; NILON, C. H.; LEPCZYK, C. A.; PARKER, T. S.; WARREN, P.; ... ZIPPERER, W. Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. **Ecology**, v. 97, p. 2952–2963, 2016.
- ATKINSON, D. Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. **Journal of Thermal Biology**, v. 20, n. 1-2, p. 61-74, 1995.
- BILTON, D. T.; FREELAND, J. R.; OKAMURA, B. Dispersal in freshwater invertebrates. **Annual review of ecology and systematics**, v. 32, n. 1, p. 159-181, 2001.
- BIVAND, R.; ALTMAN, M.; ANSELIN, L.; ASSUNÇÃO, R.; BERKE, O.; ... BLANCHET, G. Package 'spdep'. **Spatial dependence: Weighting schemes, statistics**, 2017.
- BÓKONY, V.; BALOGH, E.; UJSZEGI, J.; UJHEGYI, N.; SZEDERKÉNYI, M.; HETTYEY, A. Tadpoles develop elevated heat tolerance in urban heat islands regardless of sex. **Evolutionary Biology**, v. 51, n. 1, p. 209-216, 2024.
- BOLNICK, D. I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M. S.; BÜRGER, R.; ... VASSEUR, D. A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 4, p. 183-192, 2011.
- BOLNICK, D. I.; SVANB ÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; ... FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1-28, 2003.
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of biogeography**, v. 41, n. 1, p. 8-22, 2014.
- BÜRGI, M.; ÖSTLUND, L.; MLADENOFF, D. J. Legacy effects of human land use: ecosystems as time-lagged systems. **Ecosystems**, v. 20, n. 1, p. 94-103, 2017.
- BUTTNER, S. M.; STEPANOVA, N.; WOMACK, M. C. Evolution of the unique anuran pelvic and hind limb skeleton in relation to microhabitat, locomotor mode, and jump performance. **Integrative and Comparative Biology**, v. 60, p. 1330-1345, 2020.
- CALLAGHAN, C. T.; LIU, G.; MITCHELL, B. A.; POORE, A. G.; ROWLEY, J. J. Urbanization negatively impacts frog diversity at continental, regional, and local scales. **Basic and Applied Ecology**, v. 54, p. 64-74, 2021.
- CALLAGHAN, C. T.; MAJOR, R. E.; WILSHIRE, J. H.; MARTIN, J. M.; KINGSFORD, R. T.; CORNWELL, W. K. Generalists are the most urban-

- tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. **Oikos**, v. 128, n. 6, p. 845-858, 2019.
- CAMPO GRANDE. Prefeitura Municipal. **SISGRAN – Sistema de Informações Geográficas de Campo Grande**. Disponível em: <https://sisgran.campogrande.ms.gov.br/>. Acesso em: 29 out. 2023.
- CARLUCCI, M. B.; DEBASTIANI, V. J.; PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D. Between-and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 1, p. 21-31, 2015.
- CHAKRABORTTY, R.; PRAMANIK, M.; HASAN, M. M.; HALDER, B.; ... ZHRAN, M. Mitigating Urban Heat Islands in the Global South: Data-driven Approach for Effective Cooling Strategies. **Earth Systems and Environment**, p. 1-28, 2024.
- CHARMANTIER, A.; BURKHARD, T.; GERVAIS, L.; PERRIER, C.; SCHULTE-HOSTEDDE, A. I.; ... THOMPSON, M. J. How does urbanization affect natural selection? **Functional Ecology**, v. 38, n. 12, p. 2522-2536, 2024.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. **University of Chicago Press**, 2003.
- CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical population biology**, v. 58, n. 3, p. 211-237, 2000.
- COELHO, A. L. N.; CORREA, W. S. C. Temperatura de Superfície Celsius TIRS/LANDSAT-8: Metodologia e Aplicações. **Revista Geográfica Acadêmica**, v. 7, n. 1, p. 31-45, 2013.
- CORLETT, R. T.; PRIMACK, R. B. **Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison**. John Wiley & Sons, 2011.
- COSTA-PEREIRA, R.; ARAÚJO, M. S. Individual Specialization. *In*: SCHEINER, S. M. **Encyclopedia of Biodiversity**, vol. 6, 2024.
- COSTA-PEREIRA, R.; RUDOLF, V. H.; SOUZA, F. L.; ARAÚJO, M. S. Drivers of individual niche variation in coexisting species. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1452-1464, 2018.
- COSTA-PEREIRA, R.; TOSCANO, B.; SOUZA, F. L.; INGRAM, T.; ARAÚJO, M. S. Individual niche trajectories drive fitness variation. **Functional Ecology**, v. 33, n. 9, p. 1734-1745, 2019.
- DAHIREL, M.; DIERICK, J.; DE COCK, M.; BONTE, D. Intraspecific variation shapes community-level behavioral responses to urbanization in spiders. **Ecology**, v. 98, n. 9, p. 2379-2390, 2017.
- DALMOLIN, D. A.; TOZETTI, A. M.; PEREIRA, M. J. R. Turnover or intraspecific trait variation: explaining functional variability in a neotropical anuran metacommunity. **Aquatic Sciences**, v. 82, p. 1-15, 2020.
- DE BELLO, F.; CARMONA, C. P.; DIAS, A. T.; GÖTZENBERGER, L.; MORETTI, M.; BERG, M. P. **Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools**. Cambridge University Press, 2021.
- DECLERCK, S.; DE BIE, T.; ERCKEN, D.; HAMPEL, H.; VAN WICHELEN, J.; ... MARTENS, K. Ecological characteristics of small farmland ponds: associations with land use practices at multiple spatial scales. **Biological conservation**, v. 131, n. 4, p. 523-532, 2006.

- DIAMOND, S. E.; PRILESON, E. G.; MARTIN, R. A. Adaptation to urban environments. **Current Opinion in Insect Science**, v. 51, p. 100893, 2022.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; SIQUEIRA, T.; PADIAL, A. A.; RANGEL, T. F.; LANDEIRO, V. L.; BINI, L. M. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. **Oikos**, v. 121, n. 2, p. 201-210, 2012.
- DRAY, S.; BLANCHET, G.; BORCARD, D.; GUENARD, G.; JOMBART, T.; ... DRAY, M. S. Package 'adespatial'. **R package**, v. 2018, p. 3-8, 2018.
- DRAY, S.; DUFOUR, A. B. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. **Journal of statistical software**, v. 22, p. 1-20, 2007.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. *Biology of amphibians*. JHU press, 1994.
- DUPONT, L.; THIERRY, M.; ZINGER, L.; LEGRAND, D.; JACOB, S. Beyond reaction norms: the temporal dynamics of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 39, n. 1, p. 41-51, 2024.
- EMERSON, S. B. Jumping and Leaping. *In*: HILDEBRAND, M.; BRAMBLE, D. M.; LIEM, K. F.; WAKE, D. B. **Functional vertebrate morphology**. Harvard University Press, 1985b.
- EMERSON, S. B. Skull shape in frogs: correlations with diet. **Herpetologica**, p. 177-188, 1985a.
- FALVEY, C. H.; AVILES-RODRIGUEZ, K. J.; HAGEY, T. J.; WINCHELL, K. M. The finer points of urban adaptation: intraspecific variation in lizard claw morphology. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 131, n. 2, p. 304-318, 2020.
- FOLLMANN, A. Geographies of peri-urbanization in the global south. **Geography Compass**, v. 16, n. 7, p. e12650, 2022.
- FOSTER, D. R.; MOTZKIN, G.; SLATER, B. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in central New England. **Ecosystems**, v. 1, p. 96-119, 1998.
- FOSTER, D.; SWANSON, F.; ABER, J.; BURKE, I.; BROKAW, N.; ... KNAPP, A. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. **BioScience**, v. 53, n. 1, p. 77-88, 2003.
- GANCI, C. C.; PROVETE, D. B.; PÜTTKER, T.; LINDENMAYER, D.; ALMEIDA-GOMES, M. High species turnover shapes anuran community composition in ponds along an urban-rural gradient. **Urban Ecosystems**, v. 25, n. 2, p. 633-642, 2022.
- GRAVEL, K.; LÉGARÉ, F.; GRAHAM, I. D. Barriers and facilitators to implementing shared decision-making in clinical practice: a systematic review of health professionals' perceptions. **Implementation science**, v. 1, p. 1-12, 2006.
- GRÖNROOS, M.; HEINO, J.; SIQUEIRA, T.; LANDEIRO, V. L.; KOTANEN, J.; BINI, L. M. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. **Ecology and evolution**, v. 3, n. 13, p. 4473-4487, 2013.
- HAMER, A. J.; PARRIS, K. M. Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. **Ecological Applications**, v. 21, n. 2, p. 378-390, 2011.
- HANSKI, I. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. **Oikos**, p. 209-219, 1999.

- HEINO, J.; MELO, A. S.; SIQUEIRA, T.; SOININEN, J.; VALANKO, S.; BINI, L. M. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845-869, 2015.
- HESSELBARTH, M. H. K.; SCIAINI, M.; NOWOSAD, J.; HANSS, S. landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. **Ecography**, v. 42, n. 10, p. 1648-1657, 2019.
- HIJMANS, R. J.; BIVAND, R.; FORNER, K.; OOMS, J.; PEBESMA, E.; SUMMER, M. D. Package 'terra'. **Maintainer: Vienna, Austria**, v. 384, 2022.
- HIJMANS, R. J.; VAN ETTEN, J.; CHENG, J.; MATTIUZZI, M.; SUMNER, M.; ... HIJMANS, M. R. J. **Raster**: geographic data analysis and modeling. Versão 2.8-. 2018. Disponível em: <https://cir.nii.ac.jp/crid/1370005520447936526>. Acesso em: 17 out. 2024.
- HILL, M. J.; BIGGS, J.; THORNHILL, I.; BRIERS, R. A.; GLEDHILL, D. G.; ... HASSALL, C. Urban ponds as an aquatic biodiversity resource in modified landscapes. **Global change biology**, v. 23, n. 3, p. 986-999, 2016.
- HILL, M. O.; SMITH, A. J. E. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. **Taxon**, p. 249-255, 1976.
- HUBBEL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. **Princeton**, 2001.
- INGRAM, T.; COSTA-PEREIRA, R.; ARAÚJO, M. S. The dimensionality of individual niche variation. **Ecology**, v. 99, n. 3, p. 536-549, 2018.
- IOP, S.; CALDART, V. M.; VÉLEZ-MARTIN, E.; DOS SANTOS, T. G.; CECHIND, S. Z. Niche and neutral-based processes differ in importance for common and rare species in a metacommunity of anurans in subtropical grasslands. **Hydrobiologia**, v. 851, n. 10, p. 2357-2371, 2024.
- KADMON, R.; ALLOUCHE, O. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. **The American Naturalist**, v. 170, n. 3, p. 443-454, 2007.
- KICHENIN, E.; WARDLE, D. A.; PELTZER, D. A.; MORSE, C. W.; FRESCHET, G. T. Contrasting effects of plant inter-and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. **Functional Ecology**, v. 27, n. 5, p. 1254-1261, 2013.
- KLINGENBERG, C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Development genes and evolution**, v. 226, n. 3, p. 113-137, 2016.
- KRISTIEN, I.; BRANS, L. G.; DE MEESTER, L. Evolutionary Dynamics of Metacommunities in Urbanized Landscapes. *In*: SZULKIN, M., MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press, 2020.
- KRUGER, D. J.D.; HAMER, S. J.; DU PREEZ, L. H. Urbanization affects frog communities at multiple scales in a rapidly developing African city. **Urban Ecosystems**, v. 18, p. 1333-1352, 2015.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B.; LALIBERTÉ, M. E. Package 'fd'. **Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology**, v. 1, p. 0-12, 2014.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. Elsevier, 2012.

- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPEES, M. F.; ... GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.
- LEPŠ, J.; De BELLO, F.; ŠMILAUER, P.; DOLEŽAL, J. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, v. 34, p. 856-863, 2011.
- LIGHTPOLLUTIONMAP.INFO. **Light Pollution Map – Dados de VIIRS (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite)**. Disponível em: <https://www.lightpollutionmap.info/>. Acesso em: 29 set. 2024.
- LOGUE, J. B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 9, p. 482-491, 2011.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The american naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967.
- MAPBIOMAS, P. Coleção [8.0] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil. Disponível em: < <https://brasil.mapbiomas.org/#> > Acesso em: 29 mar. 2023.
- MAPBIOMAS, P. Coleção [9.0] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil. Disponível em: < <https://brasil.mapbiomas.org/#> > Acesso em: 15 out. 2024.
- MARQUES, P. S.; MANNA, L. R.; MAZZONI, R.; EL-SABAAWI, R. Intraspecific trait variation in urban stream ecosystems: toward understanding the mechanisms shaping urban stream communities. **Freshwater Science**, v. 38, n. 1, p. 1-11, 2019.
- MASON, N. W.; DE BELLO, F.; DOLEŽAL, J.; LEPŠ, J. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 788-796, 2011.
- MCKINNEY, M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological conservation**, v. 127, n. 3, p. 247-260, 2006.
- MERCKX, T.; VAN DYCK, H. Urbanization-driven homogenization is more pronounced and happens at wider spatial scales in nocturnal and mobile flying insects. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 10, p. 1440-1455, 2019.
- MOLL, R. J.; CEPEK, J. D.; LORCH, P. D.; DENNIS, P. M.; TANS, E.; ... MONTGOMERY, R. A. What does urbanization actually mean? A framework for urban metrics in wildlife research. **Journal of Applied Ecology**, v. 56, n. 5, p. 1289-1300, 2019.
- MYERS, G. Urbanisation in the Global South. *In*: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVORE, E.; DU TOIT, M. J. **Urban ecology in the Global South**. Springer, Switzerland, p. 27-49, 2021.
- OERTLI, B.; PARRIS, K. M. Toward management of urban ponds for freshwater biodiversity. **Ecosphere**, v. 10, n. 7, p. e02810, 2019.
- OLDEN, J. D.; ROONEY, T. P. On defining and quantifying biotic homogenization. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 2, p. 113-120, 2006.

- OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS. **OpenStreetMap**. 2015. Disponível em: <https://www.openstreetmap.org/>. Acesso em: 11 out. 2024.
- PACIOREK, C. J. Bayesian smoothing with Gaussian processes using Fourier basis functions in the spectralGP package. **Journal of statistical software**, v. 19, p. 1-38, 2007.
- PARMELEE, J. R. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. **Natural History Museum The University of Kansas**, v. 11, p. 1–59, 1999.
- PARRIS, K. M. Urban amphibian assemblages as metacommunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 3, p. 757-764, 2006.
- PEBESMA, E. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. **The R Journal**, v. 10, n. 1, 2018.
- PEREYRA, L. C.; AKMENTINS, M. S.; SALICA, M. J.; QUIROGA, M. F.; MORENO, C. E.; VAIRA, M. Tolerant and avoiders in an urban landscape: anuran species richness and functional groups responses in the Yungas' Forest of NW Argentina. **Urban Ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 141-152, 2020.
- PHILLIPS, B. L.; BROWN, G. P.; WEBB, J. K.; SHINE, R. Invasion and the evolution of speed in toads. **Nature**, v. 439, p. 803-803, 2006.
- POFF, N. L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. **Journal of the north american Benthological society**, v. 16, n. 2, p. 391-409, 1997.
- PREEST, M. R.; BRUST, D. G.; WYGODA, M. L. Cutaneous water loss and the effects of temperature and hydration state on aerobic metabolism of canyon treefrogs, *Hyla arenicolor*. **Herpetologica**, p. 210-219, 1992.
- PREUSS, J.; DALMOLIN, D. A.; MOSER, C. F.; BRUM, D.; LUCAS, E. M.; VERONEZ, M. R.; ... TOZETTI, A. M. The role of artificial ponds for anuran diversity in managed areas of the Atlantic Forest. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 59, n. 3, p. 1273-1286, 2024.
- PROVETE, D. B.; GONÇALVES-SOUZA, T.; GAREY, M. V.; MARTINS, I. A.; ROSSA-FERES, D. D. C. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia**, v. 734, p. 69-79, 2014.
- QGIS.ORG. **QGIS Geographic Information System**. Versão 3.30.1. 2023. Disponível em: <https://qgis.org/>. Acesso em: 26 set. 2023.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. 2024. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 13 out. 2024.
- RICHTER-BOIX, A.; TEJEDO, M.; REZENDE, E. L. Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation. A comparative analysis. **Ecology and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 15-25, 2011.
- RIVKIN, L. R.; SANTANGELO, J. S.; ALBERTI, M.; ARONSON, M. F.; DE KEYZER, C.; ... JOHNSON, M. T. A roadmap for urban evolutionary ecology. **Evolutionary applications**, v. 12, n. 3, p. 384-398, 2019.
- ROSADO, B. H.; FIGUEIREDO, M. S.; MATTOS, E. A.; GRELE, C. E. Eltonian shortfall due to the Grinnellian view: functional ecology between the mismatch of niche concepts. **Ecography**, v. 39, n. 11, p. 1034-1041, 2016.
- SANTOS, J. C.; GORDO, M.; MENIN, M.; FERREIRA, R. F.; MELO, I. B.; ... BORGES, S. H. Faunal homogenization in tropical cities: lessons from

- anuran assemblages of two small Amazonian municipalities. **Urban Ecosystems**, v. 28, n. 2, p. 1-14, 2025.
- SÃO JOSÉ DOS CAMPOS. Prefeitura Municipal. **GeoSanja – Sistema de Informações Geográficas de São José dos Campos**. Disponível em: <https://geosanja.sjc.sp.gov.br/>. Acesso em: 29 out. 2023.
- SCHEFFERS, B. R.; PASZKOWSKI, C. A. The effects of urbanization on North American amphibian species: Identifying new directions for urban conservation. **Urban Ecosystems**, v. 15, p. 133-147, 2012.
- SCHOENER, T. W. Competition and the form of habitat shift. **Theoretical Population Biology**, v. 6, n. 3, p. 265-307, 1974.
- SEVERGNINI, M. R.; GANCI, C. C.; SOUZA, F. L.; ALMEIDA-GOMES, M.; ANGEOLETTO, F. H. S.; PROVETE, D. B. Ecological dynamics of frogs in tropical cities: Uncovering bias using a systematic literature review. *In*: ANGEOLETTO, F.; TRYJANOWSKI, P.; FELLOWES, M. **Ecology of Tropical Cities: Natural and Social Sciences Applied to the Conservation of Urban Biodiversity**. Switzerland: Springer, 2024.
- SEVERGNINI, M. R.; PROVETE, D. B. The effect of urbanisation and local environmental heterogeneity on phenotypic variability of a tropical treefrog. **bioRxiv**, p. 2024.11. 28.625871, 2025
- SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DU TOIT, M. J.; DAVOREN, E. The need for an urban ecology of the Global South. *In*: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVOREN, E.; du TOIT, M. J. **Urban Ecology in the Global South**. Switzerland: Springer, 2021.
- SIEFERT, A.; FRIDLEY, J. D.; RITCHIE, M. E. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter? **PLoS one**, v. 9, n. 10, p. e111189, 2014.
- SILVA, D. D. M.; CRUZ, A. D. D.; BASTOS, R. P.; TELLES, M. P. D. C.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Morphometric and genetic differentiation among populations of *Eupemphix nattereri* (Amphibia, Anura, Leiuperidae) from central Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 98, p. 493-500, 2008.
- SORICHTTA, A.; HOMBY, G. M.; STEVENS, F. R.; GAUGHAN, A. E.; ... TATEM, A. J. High-resolution gridded population datasets for Latin America and the Caribbean in 2010, 2015, and 2020. **Scientific data**, v. 2, n. 1, p. 1-12, 2015.
- SZULKIN, M.; GARROWAY, C. J.; CORSINI, M.; KOTARBA, A. Z.; DOMINONI, D. How to Quantify Urbanisation When Testing for Urban Evolution? *In*: SZULKIN, M.; MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press. 2020.
- TAUDIERE, A.; VIOLLE, C. *cati*: an R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. **Ecography**, v. 39, n. 7, p. 699-708, 2016.
- TENNEKES, M. *tmap*: Thematic Maps in R. **Journal of Statistical Software**, v. 84, n. 6, p. 1–39, 2018.
- THOMPSON, K. A.; RITCHIE, M. E.; KELLERMAN, V. M.; MORRIS, M. R. J.; VAN TIENDEREN, P. H.; ... PFENNIG, D. W.; SHELDON, K. S.; URBAN, M. C. Global urbanization drives adaptation in major plant and animal taxa. **Science**, v. 383, p. 207–212, 2024.
- THOMPSON, M. J.; CAPILLA-LASHERAS, P.; DOMINONI, D. M.; RÉALE, D.; CHARMANTIER, A. Phenotypic variation in urban environments:

- mechanisms and implications. **Trends in ecology & evolution**, v. 37, n. 2, p. 171-182, 2022.
- THORNHILL, I.; BATTY, L.; DEATH, R. G.; FRIBERG, N. R.; LEDGER, M. E. Local and landscape scale determinants of macroinvertebrate assemblages and their conservation value in ponds across an urban land-use gradient. **Biodiversity and conservation**, v. 26, n. 5, p. 1065-1086, 2017.
- UNITED STATES GEOLOGICAL SURVEY. **Earth Explorer**. Disponível em: <https://earthexplorer.usgs.gov/>. Acesso em: 16 set. 2023.
- URBAN, M. C. The evolution of species interactions across natural landscapes. **Ecology Letters**, v. 14, n. 7, p. 723-732, 2011.
- VASCONCELOS, T. S.; SANTOS, T. D.; ROSSA-FERES, D. D. C.; HADDAD, C. F. B. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, v. 87, n. 8, p. 699-707, 2009.
- VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; ... MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 4, p. 244-252, 2012.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- WARNES, G. R.; BOLKER, B.; LUMLEY, T.; WARNES, M. G. R. Package 'gtools'. Package 'gtools'. **R Package version**, v. 3, n. 1, 2015.
- WELLS, K. D. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- WICKHAM, H. ggplot2. **Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics**, v. 3, n. 2, p. 180-185, 2011.
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., MCGOWAN, L. D. A.; ... YUTANI, H. Welcome to the Tidyverse. **Journal of open source software**, v. 4, n. 43, p. 1686, 2019.
- WICKHAM, H.; HESTER, J.; CHANG, W. **Devtools**: tools to make developing R packages easier. 2022. Disponível em: <http://cran.uib.no/web/packages/devtools/devtools.pdf>. Acesso em: 18 out. 2024.
- WOGAN, G.; WANG, I. J. The value of space-for-time substitution for studying fine-scale microevolutionary processes. **Ecography**, v. 41, n. 9, p. 1456-1468, 2018.
- XIE, Z.; LUX, J.; WU, Y.; SUN, X.; CHEN, T. W.; ... SCHEU, S. Intraspecific variability and species turnover drive variations in Collembola body size along a temperate-boreal elevation gradient. **Geoderma**, v. 441, p. 116731, 2024.
- YARBERRY, W. DPLYR. *In: CRAN Recipes*: Dplyr, Stringr, Lubridate, and RegEx in R. Apress, Berkeley, CA, p. 1-58, 2021.
- ZHANG, J.; ZHENGIUN, L.; XIAOXIA, S. Changing landscape in the Three Gorges Reservoir Area of Yangtze River from 1977 to 2005: Land use/land cover, vegetation cover changes estimated using multi-source satellite data. **International Journal of applied earth observation and geoinformation**, v. 11, n. 6, p. 403-412, 2009.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 2: Lista de espécies de anuros em Campo Grande e São José dos Campos. 1 = presença; 0 = ausência.

Família/Espécie	Campo Grande	São José dos Campos
Bufonidae		
<i>Rhinella diptycha</i>	1	0
<i>Rhinella icterica</i>	0	1
<i>Rhinella ornata</i>	0	1
Brachycephalidae		
<i>Brachycephalus rotenbergae</i>	0	1
Craugastoridae		
<i>Haddadus binotatus</i>	0	1
Hylidae		
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	0	1
<i>Boana albopunctata</i>	1	1
<i>Boana albomarginata</i>	0	1
<i>Boana faber</i>	0	1
<i>Boana punctata</i>	1	0
<i>Boana raniceps</i>	1	0
<i>Boana semilineata</i>	0	1
<i>Bokermannohyla luctuosa</i>	0	1
<i>Dendropsophus anceps</i>	0	1
<i>Dendropsophus elegans</i>	0	1

<i>Dendropsophus elianeae</i>	1	1
<i>Dendropsophus minutus</i>	1	1
<i>Dendropsophus nanus</i>	1	0
<i>Dendropsophus sanborni</i>	0	1
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	0	1
<i>Pithecopus azureus</i>	1	0
<i>Pseudis platensis</i>	1	0
<i>Scinax crospedospilus</i>	0	1
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	1	1
<i>Scinax fuscovarius</i>	1	1
<i>Scinax imbegue</i>	0	1
<i>Scinax nasicus</i>	1	0
Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus elenae</i>	1	0
<i>Leptodactylus fuscus</i>	1	1
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1	1
<i>Leptodactylus luctator</i>	0	1
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	1	0
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	1	0
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	1	1
<i>Leptodactylus syphax</i>	1	0
<i>Physalaemus albonotatus</i>	1	0
<i>Physalaemus centralis</i>	1	0
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	1
<i>Physalaemus marmoratus</i>	1	0

<i>Physalaemus nattereri</i>	1	0
Microhylidae		
<i>Chiasmocleis mehelyi</i>	1	0
<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	0
<i>Elachistocleis cesarii</i>	0	1
<i>Dermatonotus muelleri</i>	1	0

Tabela 3: Valores (scores) obtidos pela Análise de Componentes Principais e de Hill-Smith ao longo dos primeiros eixos para Campo Grande.

Local	Paisagem	Local
P01	-1.118	-2.122
P02	-0.790	-0.357
P03	-0.746	1.103
P04	-0.028	2.480
P05	-0.957	-1.209
P06	2.820	-0.788
P07	2.149	3.067
P08	3.072	3.085
P09	2.015	1.161
P10	-0.541	-0.102
P11	-2.030	-0.890
P12	-0.484	-0.596
P13	0.281	-0.276
P14	0.087	-1.451
P15	-0.423	-2.559
P16	-1.122	0.693
P17	0.432	0.180
P18	-0.764	-1.753
P19	-1.036	0.702
P20	-0.815	-0.368

Tabela 4: Valores (*scores*) obtidos pela Análise de Componentes Principais e de Hill-Smith ao longo dos primeiros eixos para São José dos Campos.

Local	Paisagem	Local
P01	-0.638	1.406
P02	-0.129	3.515
P03	2.920	-1.087
P04	-0.874	-0.867
P05	1.411	0.598
P06	-0.621	0.519
P07	2.460	-0.854
P08	-1.543	-1.336
P09	-1.044	-1.044
P10	-2.644	1.412
P11	-0.729	0.772
P12	0.332	2.187
P13	2.685	-0.302
P14	-0.708	-1.904
P15	-0.006	0.511
P16	-1.302	-0.675
P17	-0.621	-2.163
P18	0.112	-1.167
P19	1.396	1.092
P20	-0.452	-0.614

Tabela 5: Valor de *P* das estatísticas *T* para as poças em Campo Grande. As estatísticas representam a decomposição da variação de atributos fenotípicos em diferentes níveis hierárquicos, $T_{IP/IC}$, $T_{IC/IR}$ e $T_{PC/PR}$. EST = Estatística T, CRC = comprimento rostro-cloacal, CP = comprimento da perna, LC = largura da

cabeça, CC = comprimento da cabeça, Urb = urbanização em 2022, Negrito = valor de P significativo (<0.05).

EST	Local	CRC	CP	LC	CC	Urb
T _{IC/IR.inf}	P01	0.001	0.001	0.011	0.001	0.001
T _{IC/IR.inf}	P02	0.001	0.001	0.001	0.001	14.42
T _{IC/IR.inf}	P03	0.001	0.081	0.001	0.072	56.54
T _{IC/IR.inf}	P04	0.001	0.001	0.292	0.002	41.07
T _{IC/IR.inf}	P05	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002
T _{IC/IR.inf}	P06	0.001	0.201	0.001	0.287	72.14
T _{IC/IR.inf}	P07	0.001	0.034	0.733	0.119	37.47
T _{IC/IR.inf}	P08	0.001	0.001	0.001	0.001	83.64
T _{IC/IR.inf}	P09	0.001	0.004	0.021	0.003	95.59
T _{IC/IR.inf}	P10	0.001	0.001	0.005	0.001	22.80
T _{IC/IR.inf}	P11	0.001	0.113	0.013	0.001	20.66
T _{IC/IR.inf}	P12	0.001	0.001	0.439	0.001	41.06
T _{IC/IR.inf}	P13	0.001	0.001	0.001	0.001	77.86
T _{IC/IR.inf}	P14	0.001	0.008	0.235	0.001	0.003
T _{IC/IR.inf}	P15	0.001	0.001	0.001	0.001	31.72
T _{IC/IR.inf}	P16	0.001	0.002	0.197	0.002	8.76
T _{IC/IR.inf}	P17	0.001	0.011	0.753	0.184	0.004
T _{IC/IR.inf}	P18	0.001	0.098	0.001	0.001	0.005
T _{IC/IR.inf}	P19	0.001	0.001	0.194	0.001	0.006
T _{IC/IR.inf}	P20	0.001	0.001	0.195	0.035	0.007
T _{IC/IR.inf}	P01	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001
T _{IC/IR.inf}	P08	0.005	0.022	0.055	0.019	83.64
T _{IC/IR.inf}	P11	0.040	0.050	0.030	0.003	20.66
T _{IC/IR.inf}	P15	0.001	0.004	0.002	0.005	31.72
T _{IC/IR.inf}	P10	0.007	0.122	0.466	0.140	22.80
T _{IC/IR.inf}	P14	0.001	0.082	0.049	0.333	0.003
T _{IC/IR.inf}	P17	0.284	0.123	0.054	0.017	0.004
T _{PC/PR.inf}	P01	0.001	0.006	0.007	0.004	0.001
T _{PC/PR.inf}	P15	0.017	0.113	0.133	0.160	31.72

T _{PC/PR.inf}	P17	0.630	0.606	0.034	0.625	0.004
T _{PC/PR.sup}	P09	0.040	0.196	0.492	0.490	95.59
T _{PC/PR.sup}	P10	0.014	0.034	0.215	0.027	22.80
T _{PC/PR.sup}	P12	0.041	0.180	0.253	0.087	41.06
T _{PC/PR.sup}	P13	0.436	0.201	0.026	0.639	77.86
T _{PC/PR.sup}	P14	0.014	0.468	0.653	0.443	0.003
T _{PC/PR.sup}	P18	0.493	0.805	0.076	0.044	0.005

Tabela 6: Valor de P das estatísticas T para as poças em São José dos Campos. As estatísticas representam a decomposição da variação de atributos fenotípicos em diferentes níveis hierárquicos, $T_{IP/IC}$, $T_{IC/IR}$ e $T_{PC/PR}$. EST = Estatística T , CRC = comprimento rostro-cloacal, CP = comprimento da perna, LC = largura da cabeça, CC = comprimento da cabeça, Urb = urbanização em 2022, Negrito = valor de P significativo (<0.05).

EST	Local	CRC	CP	LC	CC	Urb
T _{IP/IC.inf}	P02	0.001	0.001	0.007	0.974	42.71
T _{IP/IC.inf}	P03	0.001	0.001	0.003	0.001	0.001
T _{IP/IC.inf}	P04	0.001	0.002	0.008	0.039	49.44
T _{IP/IC.inf}	P05	0.001	0.001	0.484	0.001	5.49
T _{IP/IC.inf}	P06	0.002	0.003	0.787	0.256	42.22
T _{IP/IC.inf}	P07	0.001	0.001	0.002	0.001	1.86
T _{IP/IC.inf}	P08	0.001	0.001	0.742	0.044	57.86
T _{IP/IC.inf}	P09	0.002	0.135	0.343	0.397	56.65
T _{IP/IC.inf}	P10	0.001	0.064	0.422	0.001	97.80
T _{IP/IC.inf}	P11	0.001	0.001	0.042	0.001	39.25
T _{IP/IC.inf}	P12	0.001	0.001	0.001	0.001	19.36
T _{IP/IC.inf}	P13	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002
T _{IP/IC.inf}	P15	0.001	0.001	0.037	0.001	64.58
T _{IP/IC.inf}	P16	0.006	0.006	0.767	0.438	73.63

T _{IP/IC.inf}	P17	0.881	0.881	0.943	0.003	42.20
T _{IP/IC.inf}	P18	0.001	0.001	0.001	0.001	27.20
T _{IP/IC.inf}	P19	0.025	0.025	0.127	0.103	13.64
T _{IP/IC.inf}	P20	0.001	0.001	0.003	0.001	1.21
T _{IP/IC.sup}	P02	1.000	1.000	0.994	0.027	42.71
T _{IP/IC.sup}	P02	0.993	0.008	0.138	0.032	42.71
T _{IC/IR.inf}	P05	0.024	0.014	0.178	0.412	5.49
T _{IC/IR.inf}	P08	0.001	0.002	0.082	0.285	57.86
T _{IC/IR.inf}	P10	0.267	0.021	0.333	0.711	97.80
T _{IC/IR.inf}	P13	0.236	0.644	0.025	0.055	0.002
T _{IC/IR.inf}	P15	0.019	0.045	0.089	0.178	64.58
T _{IC/IR.inf}	P17	0.001	0.001	0.017	0.024	42.20
T _{IC/IR.inf}	P18	0.001	0.087	0.002	0.103	27.20
T _{IC/IR.inf}	P02	0.008	0.993	0.863	0.969	42.71
T _{IC/IR.inf}	P04	0.895	0.712	0.001	0.533	49.44
T _{IC/IR.inf}	P06	0.902	0.837	0.933	0.008	42.22
T _{IC/IR.inf}	P20	0.001	0.025	0.286	0.084	1.21
T _{PC/PR.inf}	P02	0.983	0.091	0.269	0.012	42.71
T _{PC/PR.inf}	P08	0.008	0.016	0.008	0.136	57.86
T _{PC/PR.inf}	P17	0.021	0.020	0.067	0.165	42.20
T _{PC/PR.inf}	P18	0.035	0.547	0.010	0.337	27.20
T _{PC/PR.sup}	P02	0.018	0.910	0.732	0.989	42.71
T _{PC/PR.sup}	P04	0.750	0.528	0.001	0.580	49.44
T _{PC/PR.sup}	P06	0.561	0.351	0.941	0.002	42.22
T _{PC/PR.sup}	P20	0.009	0.013	0.278	0.007	1.21

Tabela 7: Resultado do modelo linear obtido através do efeito das variáveis ambientais locais e de paisagem nos componentes fenotípicos, nas duas cidades. CRC = comprimento rostro-cloacal, CP = comprimento da perna, LC = largura da cabeça, CC = comprimento da cabeça, Var = variáveis ambientais, Sub = substituição de espécies, Intra = variação intraespecífica, negrito = valor de P significativo (<0.05).

Atributo	Cidade	Var	Sub	Intra	Total
CRC	Campo Grande	Local	0.718	0.766	0.830
		Paisagem	0.672	0.647	0.827
	São José dos Campos	Local	0.607	0.064	0.426
		Paisagem	0.749	0.931	0.747
CP	Campo Grande	Local	0.253	0.669	0.386
		Paisagem	<0.001	0.741	0.028
	São José dos Campos	Local	0.582	0.481	0.439
		Paisagem	0.636	0.591	0.524
LC	Campo Grande	Local	0.026	0.797	0.465
		Paisagem	0.192	0.893	0.675
	São José dos Campos	Local	0.186	0.415	0.985
		Paisagem	0.790	0.790	0.715
CC	Campo Grande	Local	0.313	0.930	0.548
		Paisagem	0.077	0.699	0.221
	São José dos Campos	Local	0.880	0.928	0.974
		Paisagem	0.636	0.981	0.781

Tabela 8: Contribuição relativa das variáveis ambientais locais e de paisagem na variação de atributos fenotípicos em três fontes: (a) substituição de espécies, (b) variação intraespecífica, (c) covariação. CRC = comprimento rostro-cloacal, CP = comprimento da perna, LC = largura da cabeça, CC = comprimento da cabeça, Res = resíduos, VarAmb = variáveis ambientais, Sub = substituição de espécies, Intra = variação intraespecífica, Cov = covariação. Em negrito estão os maiores valores das contribuições das variáveis

ambientais em cada cidade. A contribuição relativa somada aos resíduos totaliza um.

Atributo	Cidade	VarAmb	Sub	Intra	Cov	Total
CRC	Campo Grande	Paisagem	0.007	0.001	<0.001	0.002
		Local	0.005	<0.001	<0.001	0.002
		Res	0.685	0.084	0.224	0.994
		Total	0.698	0.085	0.215	1.000
	São José dos Campos	Paisagem	0.005	<0.001	<0.001	0.006
		Local	0.014	0.005	0.017	0.037
		Res	0.891	0.023	0.041	0.956
		Total	0.911	0.028	0.059	1.00
CP	Campo Grande	Paisagem	0.199	0.002	0.040	0.242
		Local	0.015	0.003	0.014	0.033
		Res	0.188	0.313	0.221	0.724
		Total	0.403	0.319	0.276	1.00
	São José dos Campos	Paisagem	0.010	0.002	0.010	0.023
		Local	0.013	0.004	0.016	0.034
		Res	0.735	0.158	0.047	0.941
		Total	0.759	0.166	0.073	1.00
LC	Campo Grande	Paisagem	0.016	<0.001	<0.001	0.010
		Local	0.054	0.003	<0.001	0.031
		Res	0.155	0.773	0.029	0.958
		Total	0.227	0.777	<0.001	1.00
	São José dos Campos	Paisagem	0.001	0.003	0.003	0.008
		Local	0.030	0.029	<0.001	<0.001
		Res	0.275	0.713	0.002	0.992
		Total	0.307	0.745	<0.001	1.00
CC	Campo Grande	Paisagem	0.052	0.003	0.028	0.084
		Local	0.015	<0.001	0.003	0.019
		Res	0.250	0.429	0.215	0.895
		Total	0.319	0.433	0.247	1.00
	São José dos Campos	Paisagem	0.005	<0.001	<0.001	0.004
		Local	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
		Res	0.380	0.467	0.147	0.995
		Total	0.386	0.467	0.145	1.00

Contribuição relativa da ancestralidade comum e da variação fenotípica em metacomunidades

Leandro B. C. Menezes¹, Marcos R. Severgnini¹, Diogo B. Provete^{2, 3, 4}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.

² Instituto de Biociências, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.

³ German Centre for Integrative Biodiversity Research, Leipzig, Germany

⁴ Gothenburg Global Biodiversity Centre, University of Gothenburg, Göteborg, Sweden

*Autor correspondente: E-mail: diogo.provete@ufms.br

Resumo

A urbanização tem criado novos ecossistemas que alteram os padrões de montagem de comunidades. As pressões seletivas urbanas diferem dos ambientes naturais, o que altera os padrões de evolução fenotípica. Portanto, utilizar a variação fenotípica e a ancestralidade comum pode fornecer informações complementares sobre a evolução no gradiente urbano. Aqui, testei o papel isolado e conjunto da ancestralidade comum e da variação fenotípica na montagem de comunidades de anuros. Para isso, medimos variáveis ambientais de paisagem em 20 poças em Campo Grande (MS) e outras 20 em São José dos Campos (SP), como: densidade de construções (2024), urbanização (2022), ilha de calor urbana (2023), taxa de urbanização e área verde (1985-2022) e taxa

de radiância (2012-2022). Medimos atributos fenotípicos relacionados ao nicho de impacto, como: comprimento e largura da cabeça (mm); e nicho de requerimento: comprimento rostro-cloacal, comprimento da coxa, tíbia e pé (mm) para cada espécie em cada poça. Testamos como o componente fenotípico herdado e adaptativo da variação fenotípica é influenciado pelo gradiente urbano. Calculamos um Índice de Tolerância à Urbanização para cada espécie e utilizamos um espaço de formas filogenético para a visualização do índice. A dissimilaridade funcional pura foi maior dentro das cidades, mas a sua magnitude mudou entre cidades. Somente São José dos Campos demonstrou evidências de convergência evolutiva, como no tamanho do corpo. Não houve clara divisão de grupos de espécies tolerantes e não tolerantes à urbanização no espaço de formas filogenético. Nossos resultados mostram que dinâmicas eco-evolutivas em cidades tropicais dependem da idade e do tamanho da cidade, e que esse efeito varia de acordo com o componente do nicho.

Palavras-chave: Adaptação fenotípica; Evolução; Nicho; Ecossistemas urbanos

Abstract

Urbanization has created new ecosystems that alter community assembly patterns. Urban selective pressures differ from those in natural environments, which modifies patterns of phenotypic evolution. Therefore, using phenotypic variation alongside shared ancestry can provide complementary insights into evolution across the urban gradient. Here, I tested the isolated and combined roles of shared ancestry and phenotypic variation in the assembly of anuran communities. To do this, we measured landscape-level environmental variables in 20 ponds in Campo Grande (MS) and another 20 in São José dos Campos (SP), including: building density (2024), urbanization (2022), urban heat island intensity (2023), urbanization rate and green area (1985–2022), and radiance rate (2012–2022). We measured phenotypic traits related to the impact niche, such as head length and width (mm), and to the requirement niche: snout-vent length, thigh length, tibia length, and foot length (mm) for each species in each pond. We tested how the inherited and adaptive components of phenotypic variation are influenced by the urban gradient. We calculated an Urban Tolerance Index for each species and used a phylogenetic morphospace to visualize the index. Pure functional dissimilarity was higher within cities, although its magnitude varied between them. Only São José dos Campos showed evidence of evolutionary convergence, such as in body size. There was no clear separation between urban-tolerant and non-tolerant species groups in the phylogenetic morphospace. Our results show that eco-evolutionary dynamics in tropical cities depend on city age and size, and that this effect varies according to the niche component.

Key-words: Phenotypic adaptation; Evolution; Niche; Urban ecosystems

1. Introdução

A urbanização tem criado novos ecossistemas que alteram os padrões de montagem de comunidades, especialmente através de mudanças nos processos eco-evolutivos (Alberti 2015, Alberti et al. 2020, Diamond & Martin 2021, Charmantier et al. 2024). Esse ‘novo ecossistema’ (veja Teixeira & Fernandes 2020) geralmente possui altas temperaturas, baixa umidade, luz artificial e habitats menos complexos (Paul & Meyer 2001, McDonald et al. 2011, Dethier 2017). Isso induz mudanças em mecanismos evolutivos como a plasticidade fenotípica, fluxo gênico e deriva genética, e mecanismos ecológicos como a competição e a dispersão (Kristien et al. 2020). Conseqüentemente, atributos fenotípicos alterados podem se fixar por seleção natural (Alberti et al. 2017, Thompson et al. 2022, Winchell et al. 2023). Essas mudanças podem ser intensificadas no futuro, já que nas próximas décadas é esperado um aumento no tamanho das cidades em diferentes regiões do mundo (Zhou et al. 2019, Chen et al. 2020), incluindo a América Latina (Sorichetta et al. 2015).

As mudanças ambientais associadas à urbanização possuem papel central em como espécies colonizam, permanecem e interagem em ecossistemas urbanos (Aronson et al. 2016). Nesse cenário, uma espécie somente se estabelece numa comunidade se mantiver um crescimento populacional positivo dadas as condições ambientais, disponibilidade de recursos e interações bióticas (Chase & Leibold 2003). Adicionalmente, a coexistência ocorre se o conjunto de espécies tiverem diferenças ecológicas suficientes para manterem o crescimento populacional positivo, o que é dado por mecanismos estabilizadores (diferença de nicho) e equalizadores (diferença de aptidão) (Chesson 2000). Os atributos fenotípicos das espécies são importantes para as diferenças de nicho e aptidão, pois afetam o desempenho das espécies em relação aos filtros abióticos e bióticos, o que pode influenciar a probabilidade de ocupação e

coexistência no ecossistema urbano (Violle et al. 2007). Por exemplo, uma revisão mostrou que 110 cidades perderam em média 92% das aves previstas de ocorrerem (Aronson et al. 2014), mas atributos relacionados ao voo podem manter a presença desses organismos na cidade em determinadas épocas (Callaghan et al. 2019). No entanto, uma revisão com 90 espécies de anfíbios mostrou que a maioria não possui um bom desempenho para dispersar em distâncias acima de 400 metros (Smith & Green 2005), podendo gerar um padrão distinto das aves. Portanto, anuros são bons modelos para estudos eco-evolutivos em cidades, pois o isolamento de hábitat gerado pela urbanização pode acelerar a resposta das espécies à urbanização (Levis et al. 2018).

A variação dos atributos fenotípicos e a ancestralidade comum são dois componentes que ajudam a entender os processos geradores de padrões nas comunidades, pois dão informações complementares sobre as diferenças ecológicas das espécies (Webb et al. 2002, McGill et al. 2006, Cadotte et al. 2013; 2019; Gerhold et al. 2015, De Bello et al. 2017). Enquanto a ancestralidade comum informa sobre as mudanças nas espécies ao longo do tempo evolutivo, a variação dos atributos fenotípicos reflete as adaptações fenotípicas recentes (De Bello et al. 2017, 2021). Diferentes padrões na estruturação das comunidades podem surgir da mudança desses componentes, pois estes são constantemente influenciados pelos modos de evolução fenotípica (Swenson & Enquist 2009, Pavoine et al. 2011). Por exemplo, o Movimento Browniano descreve a mudança fenotípica acumulada ao longo do tempo que pode ser gerada por deriva genética, ou seja, não é determinada por pressão ambiental (Freckleton & Harvey 2006). Por outro lado, a seleção direcional, divergente e estabilizadora pode gerar outros modos de evolução fenotípica em escala macroevolutiva (Rivkin et al. 2019, Thompson et al. 2022). Além disso, pode ocorrer uma seleção relaxada, onde as espécies não respondem às pressões atuais do ambiente

atual, mas às passadas (Thompson et al. 2022, Sanderson et al. 2023). Em anuros, há evidências de mudanças fenotípicas nos ecossistemas urbanos (e.g., Pereyra et al. 2020, Santos et al. 2025, Severgnini & Provete 2024), no entanto, é desconhecido se essa mudança é fruto de evolução em resposta à urbanização, especialmente nas cidades tropicais (Severgnini et al. 2024a). Além disso, suas mudanças fenotípicas podem ser observáveis em menos tempo comparado a outros grupos, pois o ciclo de vida é menor (Stark & Meiri 2018). Portanto, combinar esses diferentes componentes pode auxiliar a entender a evolução fenotípica nos ecossistemas urbanos.

As dimensões fenotípicas possuem diferentes funções nas espécies, e, portanto, podem variar no grau de importância para a sobrevivência nos ecossistemas urbanos (Laughlin & Messier 2015, Leavey et al. 2023, Pérez-Ben et al. 2023). Por exemplo, atributos com funções que não conferem vantagens adaptativas no ambiente urbano podem ser menos importantes do que os atributos que conferem uma vantagem para a sobrevivência (Crespi 2000, Chase & Leibold 2003, Brady et al. 2019). Atributos fenotípicos podem ser relacionados aos dois componentes do nicho: ao nicho de impacto, tais como largura e comprimento da cabeça; e nicho de requerimento, tais como comprimento do corpo e perna (Chase & Leibold 2003). O nicho de impacto define a capacidade das espécies competirem por recursos alimentares (Emerson 1985a, Parmelee 1999), enquanto o nicho de requerimento limita o tipo de habitat (Butimer et al. 2020), movimento e dispersão (Emerson 1985b, Phillips et al. 2006). Dessa forma, a urbanização pode induzir uma adaptação fenotípica por alteração nos habitats (e.g., Jennette et al. 2019, Komine et al. 2022) e nos recursos tróficos (e.g., McKinney 2006, Santana et al. 2019, Aranda et al. 2021, Martínez-Núñez et al. 2024, Cabon et al. 2024). Nesse cenário, é essencial investigar as respostas evolutivas através de múltiplas

dimensões fenotípicas relacionadas ao nicho de anuros em cidades tropicais (Severgnini et al. 2024a).

A urbanização afeta negativamente múltiplas espécies em todo o mundo, mas a tolerância das espécies à urbanização geralmente difere (Fischer et al. 2015, Adler & Tanner 2015, Callaghan et al. 2019). Estudos anteriores utilizaram grupos para classificar a tolerância das espécies, usando como critério a presença ou ausência dentro das cidades (e.g., Blair 1996, Croci et al. 2008, Sol et al. 2014). Por exemplo, espécies ausentes em ecossistemas urbanos podem ser agrupadas como evitadores, enquanto espécies que ocorrem em cidades podem ser classificadas como adaptadas ou oportunistas (McKinney 2006, Fischer et al. 2015, Callaghan et al. 2019). As adaptadas englobam as espécies que exploram cidades em períodos específicos, enquanto as oportunistas se estabelecem de forma fixa (Adler & Tanner 2015, Callaghan et al. 2021). No entanto, utilizar variáveis ambientais das cidades, como a luz artificial ou densidade de construções pode ser útil para entender de forma quantitativa a tolerância das espécies à urbanização (Callaghan et al. 2019). Anuros podem ser bons modelos para essa abordagem, pois são associados majoritariamente a um tipo de ambiente, como as poças (Smith & Green 2005). Com isso, espécies com ocorrência em poças com maior densidade de construções ao redor pode indicar maior tolerância à urbanização, enquanto a ausência indica menor tolerância (Wells 2007, Adler & Tanner 2015).

Embora estudos com abordagens evolutivas nas cidades tenham aumentado nas últimas décadas, a maioria foi realizada em países do Norte Global (e.g., Alberti et al. 2017, 2020, De Meester et al. 2019, Szulkin et al., 2020, Des Roches et al. 2021). No entanto, fatores históricos e socioeconômicos como a taxa de crescimento demográfico, idade e tamanho das cidades variam do Norte Global em relação ao Sul Global (Szulkin

et al. 2020). No Sul Global, o histórico de urbanização é mais recente, intenso (Sorichetta et al. 2015, Myers 2021) e com clima tropical (Corlett & Primack 2011), o que facilita a formação da ilha de calor urbana (Chakraborty et al. 2024). Além disso, a taxa de diversificação de espécies é maior nas regiões tropicais (Brown, 2014, Raven et al. 2020). Nesse cenário, a heterogeneidade ambiental das cidades tropicais pode alterar o impacto e também a resposta das espécies, mesmo entre cidades de uma mesma região (du Toit et al. 2021, Thompson et al. 2022). Consequentemente, comparar diferentes cidades tropicais ajuda a entender o real efeito da urbanização em múltiplos aspectos da biodiversidade (Cilliers et al. 2021, Shackleton et al. 2021). Por exemplo, estudos com urbanização no Sul Global mostram que os efeitos não são padronizados, podendo ter efeito negativo na composição (Rodríguez-Aguilar et al. 2016, Ganci et al. 2022, Preuss et al. 2024), tamanho médio ou variação fenotípica (Komine et al., 2022, Severgnini & Provete 2024), mas não na distinção taxonômica (Santos et al. 2025) ou atributos reprodutivos (Santos et al. 2024). Portanto, compreender a adaptação fenotípica das espécies em ecossistemas urbanos no Sul Global pode auxiliar a identificar particularidades nos efeitos da urbanização e na resposta das espécies.

Aqui, testamos o papel relativo da ancestralidade comum e da variação fenotípica na montagem de metacomunidades de anfíbios, comparando heurísticamente pela primeira vez o papel da idade e tamanho das cidades tropicais nos padrões evolutivos dos atributos fenotípicos. Nossa hipótese é que os anfíbios estão sob maior pressão seletiva na cidade mais antiga, pois os organismos estão há mais tempo experienciando adaptação à urbanização. Esperamos que: (i) a dissimilaridade funcional seja maior nas comunidades mais urbanizadas; (ii) atributos fenotípicos estejam sob maior pressão seletiva na cidade mais antiga; (iii) poucas espécies sejam tolerantes à urbanização.

2. Materiais e métodos

2.1 Análise de dados

Para encontrar dois grupos de poças que representem os extremos do gradiente urbano usei a técnica de agrupamento não-hierárquico *kmeans* (Legendre & Legendre 2012) nos pacotes *vegan* (Oksanen et al. 2019) e *cluster* (Maechler et al. 2018). Nesta análise utilizei as cinco variáveis de composição da paisagem, tais como: densidade de construções (2024), ilha de calor urbana (2023), taxa de irradiância (2012-2022), taxa de urbanização e área verde (1985-2022) (Figura 8 e 9). As variáveis foram padronizadas com média zero e desvio padrão 1 no pacote *vegan*.

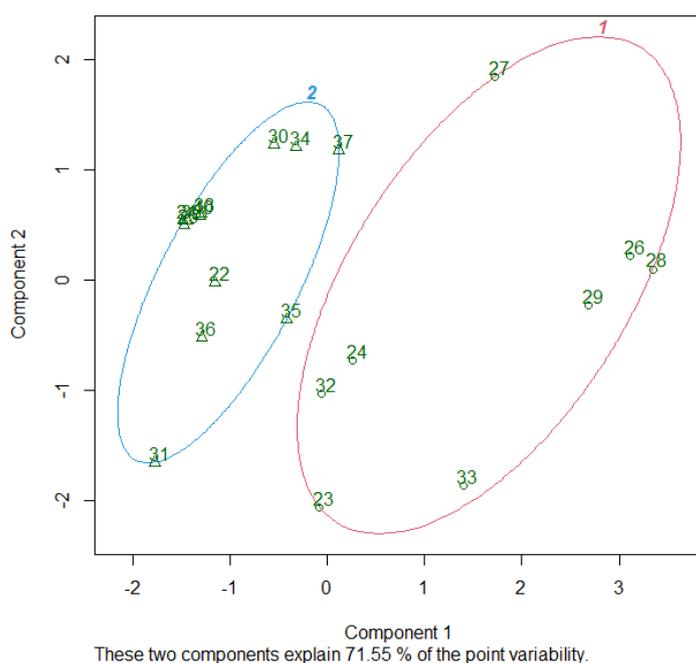


Figura 8: Agrupamento não-hierárquico das poças no gradiente urbano de Campo Grande realizado pelo *kmeans*, formando dois grupos: rural (azul) e urbano (vermelho). As variáveis ambientais utilizadas foram: taxa de radiância (2012-2022), taxa de urbanização (1985-2022), taxa de área verde (1985-2022), ilha de calor urbana (2023) e densidade de construções (2024).

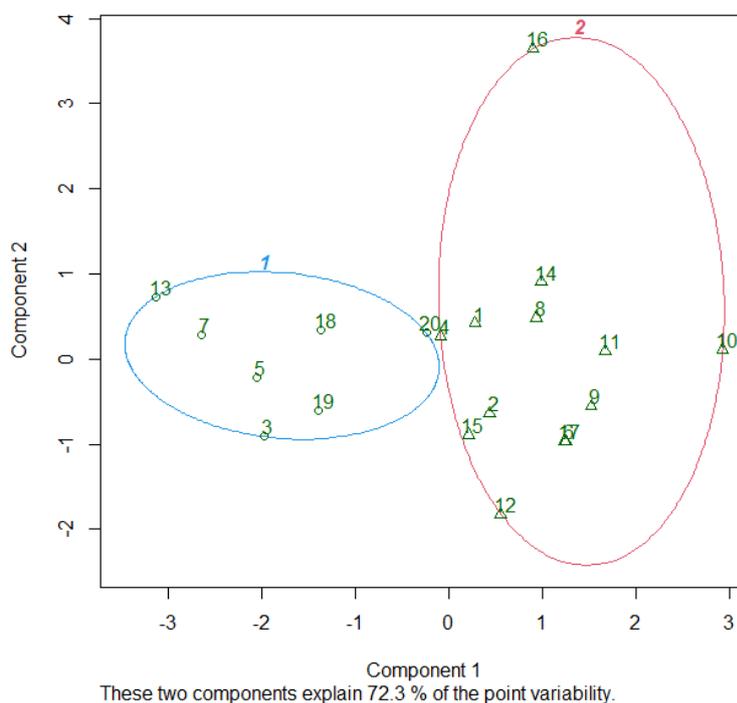


Figura 9: Agrupamento não-hierárquico das poças no gradiente urbano de São José dos Campos realizado pelo *kmeans*, formando dois grupos: rural (azul) e urbano (vermelho). As variáveis ambientais utilizadas foram: taxa de radiância (2012-2022), taxa de urbanização (1985-2022), taxa de área verde (1985-2022), ilha de calor urbana (2023) e densidade de construções (2024).

3. Resultados

A média da dissimilaridade funcional desacoplada (*dcFdist*) foi maior nas comunidades urbanas para a maioria dos atributos fenotípicos em ambas as cidades, apesar de ser mais pronunciada em São José dos Campos, cidade mais antiga (Figura 10 e 11). O comprimento relativo da perna foi o atributo fenotípico que mais diferiu entre locais rurais e urbanos nas duas cidades, enquanto a cabeça não teve resposta padronizada entre cidades.

O gradiente urbano mostrou ser um fraco filtro ambiental sobre o fenótipo das espécies. Em Campo Grande, a dissimilaridade filogenética foi negativamente relacionada com a média da dissimilaridade funcional pura, para todos os atributos fenotípicos, separadamente e em conjunto (Figura 12). Em São José dos Campos, com exceção do comprimento do corpo, os atributos fenotípicos também apresentaram relação negativa e significativa com a dissimilaridade filogenética (Figura 13). Isso demonstra um padrão intermediário entre a convergência e o Movimento Browniano para a maioria dos atributos fenotípicos, nas duas cidades. No entanto, houve uma convergência evolutiva ocasionada pelo gradiente urbano para o comprimento do corpo.

Por fim, não houve clara divisão de grupos de espécies tolerantes e não tolerantes à urbanização no espaço de formas filogenético (Figura 14 e 15), nas duas cidades. Somente as espécies do gênero *Leptodactylus* tiveram maior tolerância à urbanização, em ambas as cidades.

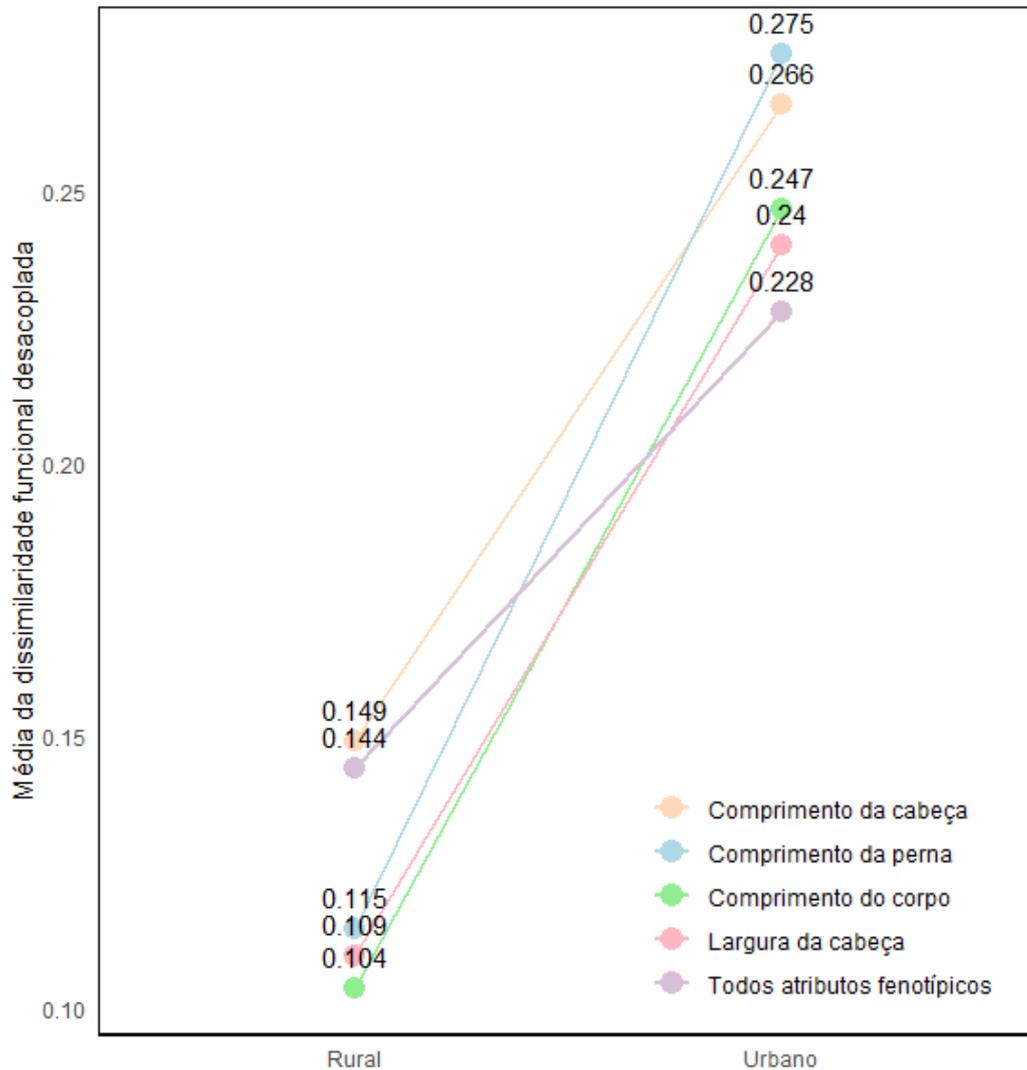


Figura 10: Média da dissimilaridade fenotípica desacoplada ($dcFdist$) para cada atributo fenotípico em poças nos extremos do gradiente de urbanização de Campo Grande. Dentro da cidade, a dissimilaridade funcional é maior para todos os atributos fenotípicos. Espécies tendem a ser ligeiramente mais parecidas entre si no ambiente urbano.

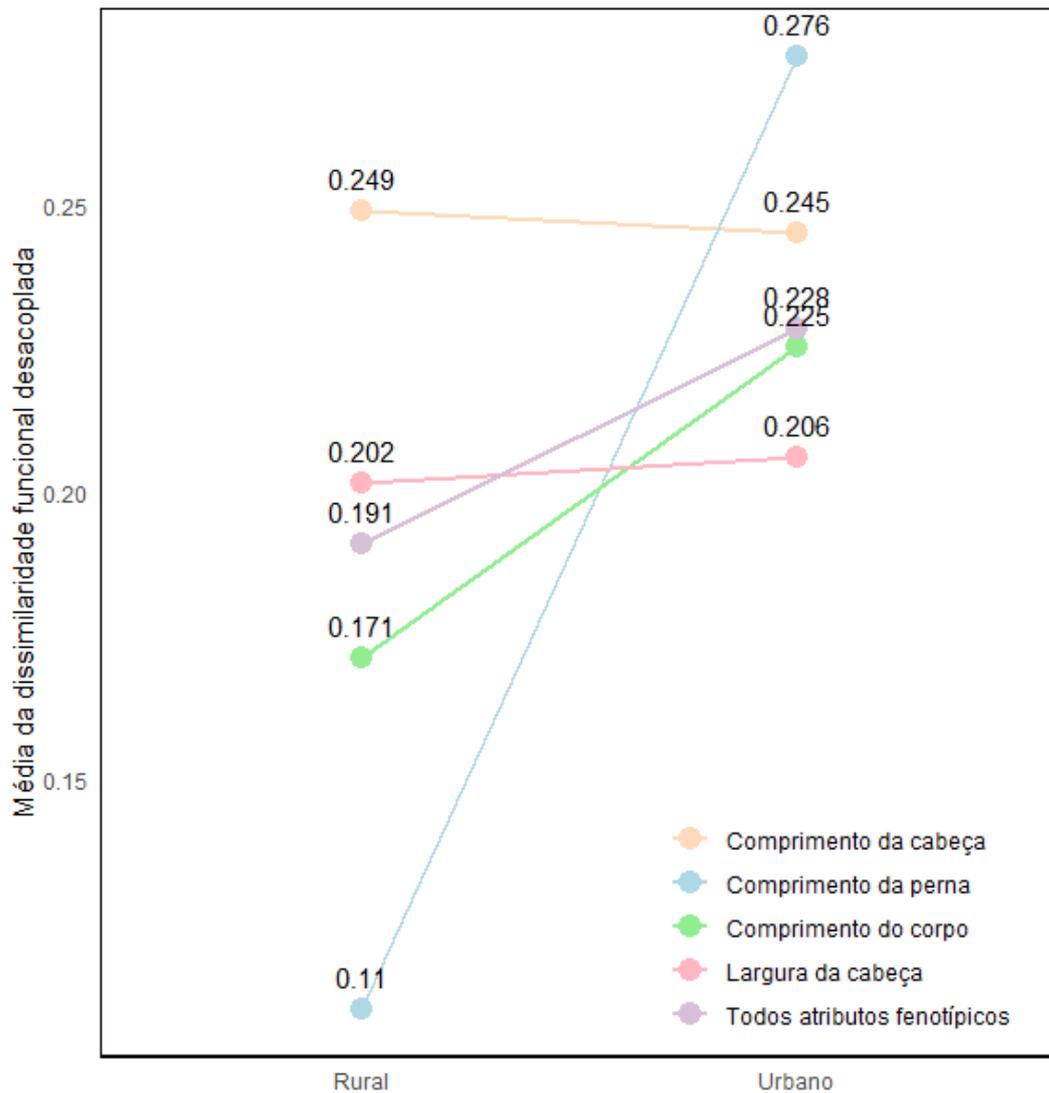


Figura 11: Média da dissimilaridade fenotípica desacoplada ($dcFdist$) para cada atributo fenotípico em poças nos extremos do gradiente de urbanização de São José dos Campos. Dentro da cidade, a dissimilaridade funcional é maior somente para o comprimento rostro-cloacal e perna. Espécies tendem a ser mais parecidas entre si no ambiente urbano.

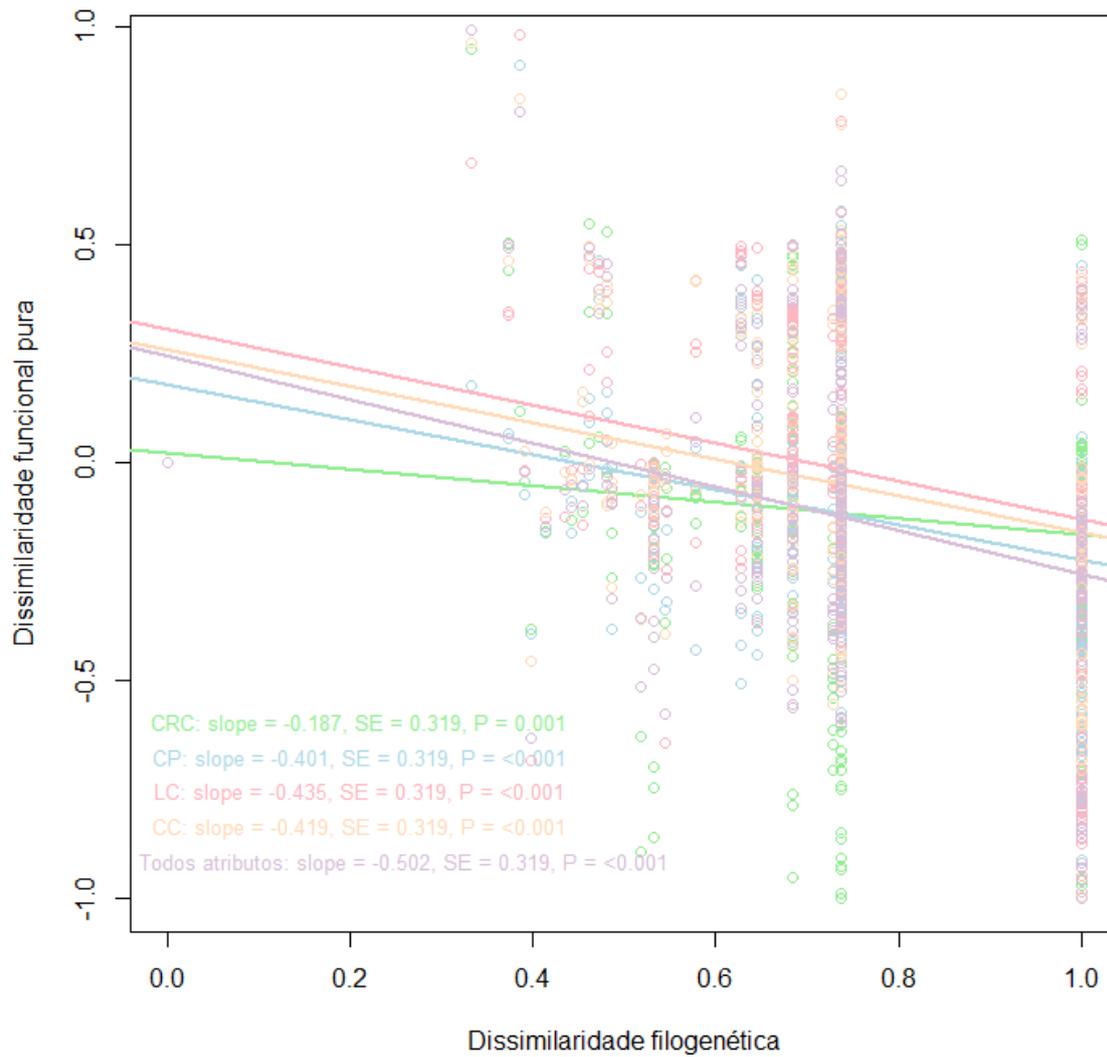


Figura 12: Padrão de evolução dos atributos fenotípicos obtido ao desacoplar a dissimilaridade funcional pura ($Fdist - dcFdist$) do parentesco evolutivo ($Pdist$) no gradiente urbano de Campo Grande. Todos os atributos fenotípicos parecem evoluir seguindo o Movimento Browniano, sugerindo uma fraca pressão seletiva no gradiente urbano. Slope = inclinação; SE = erro padrão.

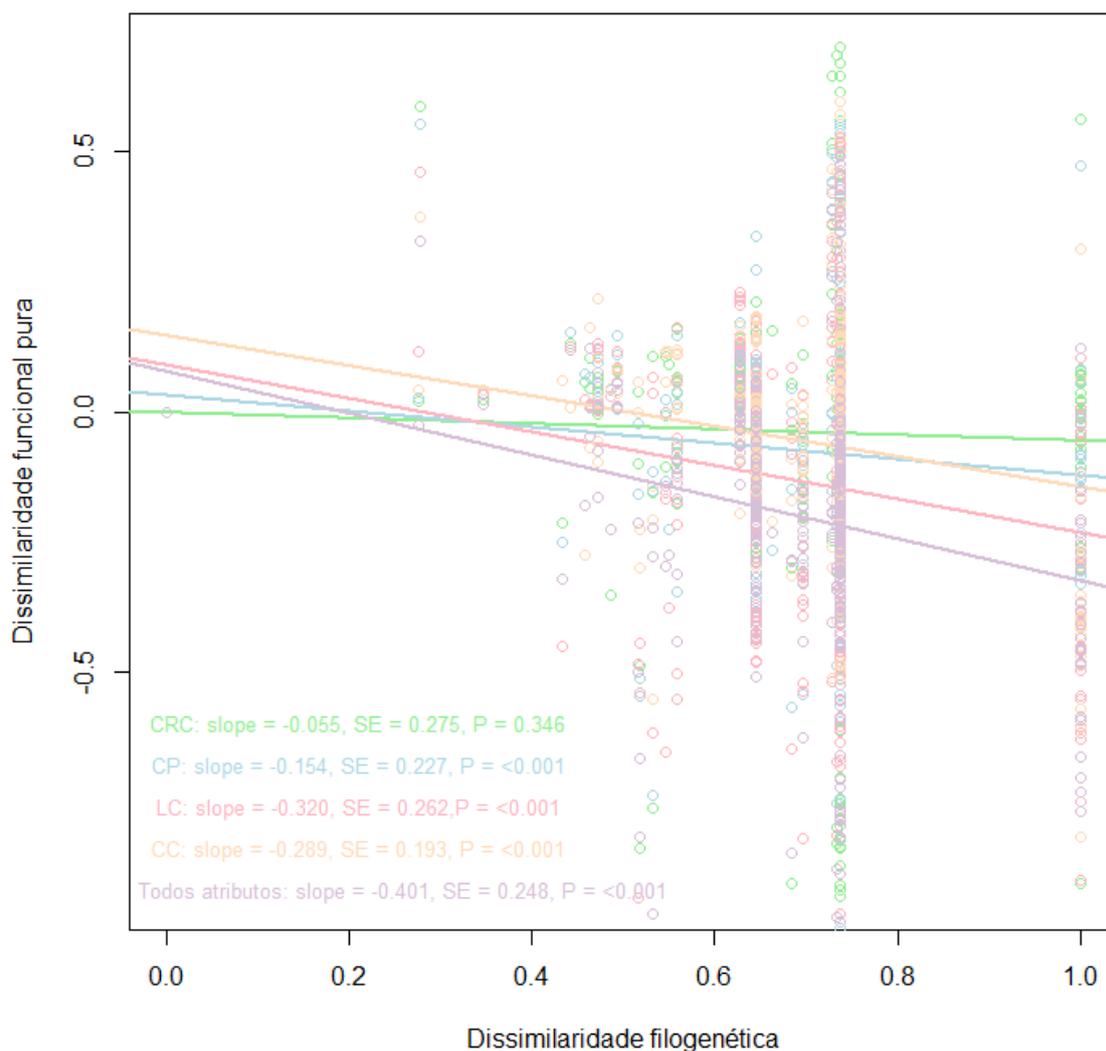


Figura 13: Padrão de evolução dos atributos fenotípicos obtido ao desacoplar a dissimilaridade funcional pura ($Fdist - dcFdist$) do parentesco evolutivo ($Pdist$) ao longo do gradiente urbano São José dos Campos. Com exceção do comprimento rostro-cloacal (CRC) que tendeu à convergência, todos os outros atributos fenotípicos tiveram inclinação negativa ($P < 0.05$). Isso sugere um padrão evolutivo intermediário entre o Movimento Browniano e aleatório. Este resultado sugere que o gradiente urbano está homogeneizando o comprimento rostro-cloacal das espécies, mas não necessariamente os outros atributos fenotípicos. Slope = inclinação; SE = erro padrão.

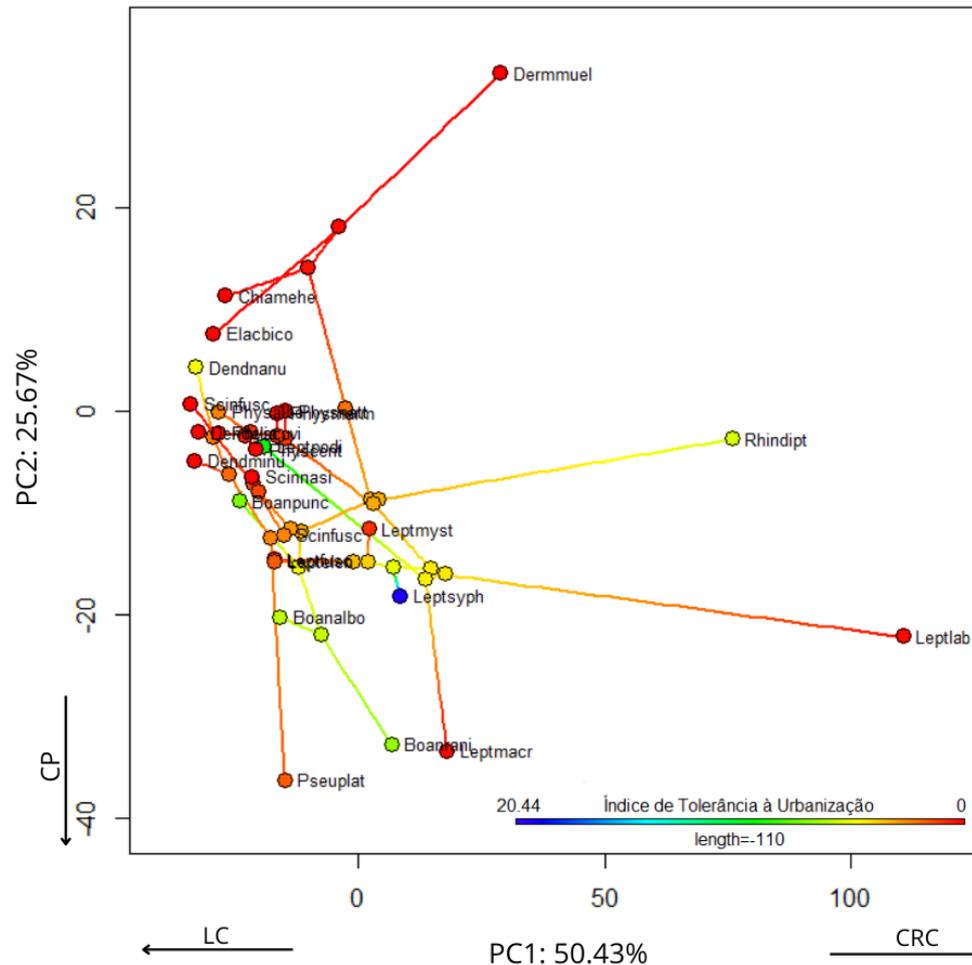


Figura 14: Espaço de formas filogenético mostrando o Índice de Tolerância à Urbanização para as espécies de Campo Grande. Observe que poucas espécies demonstraram tolerância a urbanização. Não houve clara divisão entre espécies tolerantes e não tolerantes, e sim sobreposição em termos fenotípicos. Por exemplo, *Boana raniceps* está próxima de *Leptodactylus macrosternum* no espaço de ordenação, apesar de ser mais tolerante. CRC (comprimento rostro-cloacal), LC (largura da cabeça), CP (comprimento da perna). Espécies: Leptsyph (*Leptodactylus syphax*), Leptodi (*Leptodactylus podicipinus*), Boanpunc (*Boana punctata*), Boanrani (*Boana raniceps*), Boanalbo (*Boana albopunctata*), Rhindypt (*Rhinella dypticha*), Dendnanu (*Dendropsophus nanus*), Physalbo (*Physalaemus albonotatus*), Scinfusc (*Scinax fuscovarius*), Pseuplad

(*Pseudis platensis*), Leptelen (*Leptodactylus elenae*), Leptmacr (*Leptodactylus macrosternum*), Leptlaby (*Leptodactylus labyrinthicus*), Dendminu (*Dendropsophus minutus*), Elacbico (*Elachistocleis bicolor*), Physnatt (*Physalaemus nattereri*), Physcuvi (*Physalaemus cuvieri*), Leptfusc (*Leptodactylus fuscus*), Scinfusc (*Scinax fuscomarginatus*), Dermmuel (*Dermatonotus muelleri*), Chiamehe (*Chiasmocleis mehelyi*), Scinnasi (*Scinax nasicus*), Dendelia (*Dendropsophus elianae*), Physmarm (*Physalaemus marmoratus*), Physcent (*Physalaemus centralis*).

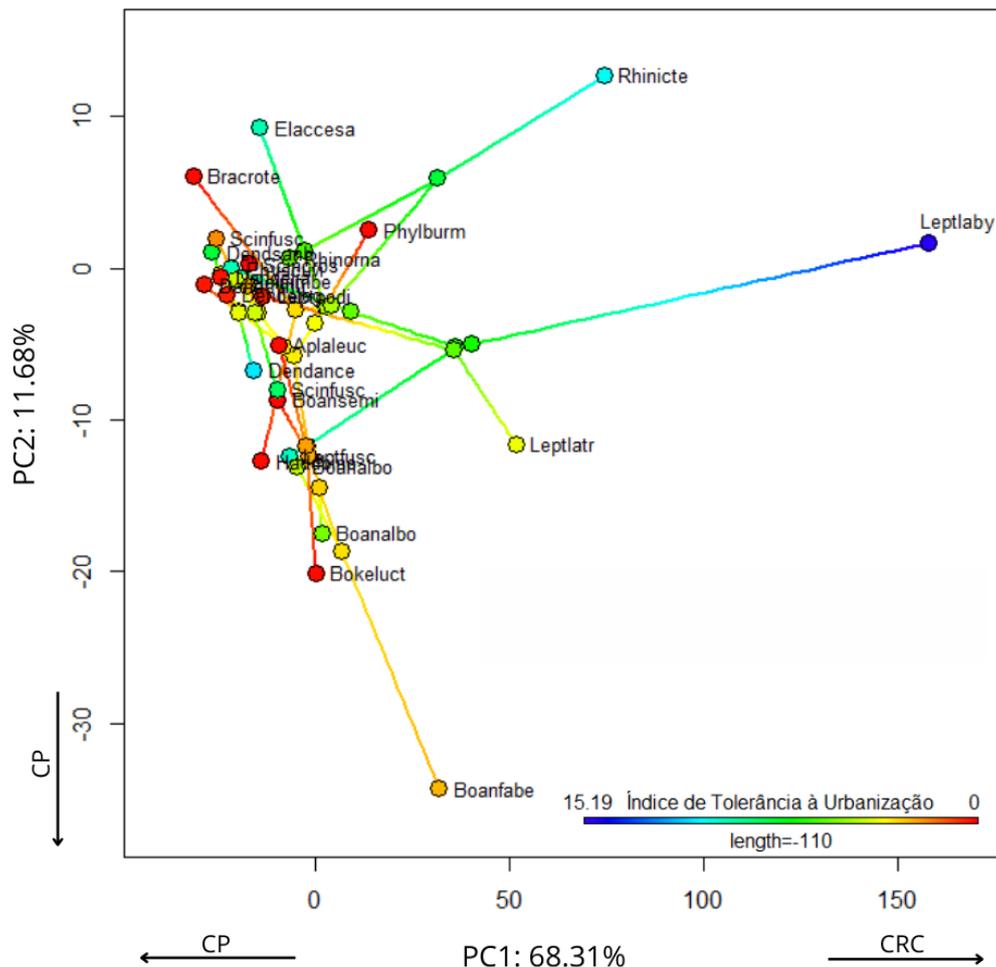


Figura 15: Espaço de formas filogenético mostrando o Índice de Tolerância à Urbanização para espécies que ocorrem em São José dos Campos. Observe

que poucas espécies demonstraram tolerância à urbanização. Não teve clara divisão entre espécies tolerantes e não tolerantes, e sim uma sobreposição no espaço de ordenação. Por exemplo, *Elachistocleis cesarii* está próximo de *Brachycephalus rotenbergae* e *Phyllomedusa burmeisteri*, apesar de ser mais tolerante à urbanização. CRC (comprimento rostro-cloacal), CP (comprimento da perna). Espécies: Leptlaby (*Leptodactylus labyrinthicus*), Dendance (*Dendropsophus anceps*), Rhinicte (*Rhinella icterica*), Leptfusc (*Leptodactylus fuscus*), Phiscuvi (*Physalaemus cuvieri*), Elaccesa (*Elachistocleis cesarii*), Scinfusco (*Scinax fuscovarius*), Dendsanb (*Dendropsophus sanborni*), Boanalbo (*Boana albopunctata*), Rhinorna (*Rhinella ornata*), Boanalbo (*Boana albomarginata*), Scinimbe (*Scinax imbegue*), Leptlatr (*Leptodactylus latrans*), Boanfabe (*Boana faber*), Scinfusc (*Scinax fuscomarginatus*), Leptpodi (*Leptodactylus podicipinus*), Dendeleg (*Dendropsophus elegans*), Dendminu (*Dendropsophus minutus*), Bracrote (*Brachycephalus rotenbergae*), Haddbino (*Haddadus binotatus*), Phylburm (*Phyllomedusa burmeisteri*), Aplaleuc (*Aplastodiscus leucopygius*), Bokeluct (*Bokermannohyla luctuosa*), Boansemi (*Boana semilineata*), Scincros (*Scinax crospedospilus*), Dendelia (*Dendropsophus elianeae*).

4. Discussão

Nossos resultados mostram que o gradiente urbano foi um fraco filtro ambiental na montagem de comunidades, mas o efeito variou de acordo com o atributo fenotípico e com a idade da cidade. Corroboramos a nossa hipótese de que a dissimilaridade funcional seria maior em poças com maior pressão seletiva, como os localizados dentro da cidade. Nas duas cidades, a dissimilaridade funcional foi maior dentro da cidade, mas

a magnitude da diferença entre rural e urbano foi diferente entre as cidades. Somente na cidade mais antiga encontramos um atributo sob convergência evolutiva no gradiente urbano (comprimento do corpo). No entanto, contrário à nossa hipótese, a maioria dos atributos não demonstraram estar sob seleção evolutiva em resposta à urbanização. Além disso, a cabeça não demonstrou uma resposta padronizada na dissimilaridade funcional entre as cidades. Por fim, não houve clara divisão de grupos de espécies tolerantes e não tolerantes à urbanização no espaço de formas filogenético.

Encontramos para ambas as cidades que o tamanho do corpo e da perna tiveram uma dissimilaridade funcional maior dentro da cidade. A diferença fenotípica entre populações rurais e urbanas é um padrão comumente encontrado (Donihue & Lamber 2015, Johnson & Munshi-South 2017, Rivkin et al. 2019, Thompson et al. 2022). Isso possivelmente se deve às distintas trajetórias evolutivas que os anuros experienciam (Urban et al. 2011), já que a identidade de espécies, estrutura de habitat e o conjunto de restrições ambientais pode diferir entre rural e urbano (Parris 2006, Hamer & Parris 2011, Aronson et al. 2016). No estudo de Navas et al. (1999), por exemplo, foi demonstrado que o desempenho locomotor é reduzido em anuros que estão sob altas temperaturas, característica ambiental comum nas cidades. Além disso, ectotérmicos como os anuros demonstram uma forte relação entre o tamanho do corpo e a desidratação, que pode intensificar sob altas temperaturas (Preest et al. 1992, Rogowitz et al. 1999). Isso possivelmente altera o balanço entre os custos e benefícios da plasticidade fenotípica e da aptidão relativa nas estratégias de uso do habitat (Chase & Leibold 2003). Com isso, diferenças na aptidão pode induzir uma adaptação fenotípica, o que direciona para uma maior dissimilaridade funcional nas comunidades urbanas (Miles et al. 2019, Thompson et al. 2022, Winchell et al. 2023). Portanto, ambas as

idades demonstram semelhanças na montagem de comunidades entre rural e urbano, influenciando o nicho de requerimento para padrões semelhantes.

Encontramos que a dissimilaridade funcional na cabeça dos anfíbios foi maior nas comunidades urbanas da cidade mais nova, mas não na mais antiga. É amplamente conhecido que as presas de anuros estão passando por uma redução na riqueza, abundância e tamanho nos ecossistemas urbanos (e.g. Knop 2015, Merckx & Van Dyck 2019). Com isso, grupos com baixa dispersão, como os anuros, pode experimentar uma mudança na taxa de oferta de recursos tróficos entre ambientes rurais e urbanos (Da Rosa et al. 2002, Hunter 2007, Santana et al. 2019), o que muda as diferenças de aptidão dentro da comunidade (Chase & Leibold 2003). Consequentemente, isso pode resultar não somente na extinção local de anuros com dietas especialistas e/ou menos competitivos (Tilman 1982, Gámez et al. 2022), mas também afeta as diferenças de nicho de impacto em quem permanece (Chase & Leibold 2003). Consequentemente, a espécie com o fenótipo que exerce um impacto mais distinto ao da espécie competidora tende a explorar uma gama mais ampla de recursos tróficos, o que pode ser essencial em ambientes com recursos escassos (Chase & Leibold 2003). Dessa forma, pode haver maior diferença nas taxas de consumo, especialização alimentar e competição entre as espécies (Grant & Grant 2006, Costa-Pereira et al 2018). Por outro lado, a presença de maior área florestal dentro da área urbana na cidade mais antiga (PMSJC 2018) pode ter mantido a abundância e a diversidade de presas de anuros dentro das cidades (e.g. Aranda et al. 2021). Isso possivelmente impactou em menor intensidade a taxa de oferta de recursos tróficos, e com isso, os fenótipos tiveram menor divergência entre rural e urbano, já que a adaptação fenotípica pode ter sido fraca ou inexistente (Charmantier et al. 2024). Portanto, as diferenças intraurbanas mudam a montagem de comunidades entre as cidades, influenciando o nicho de impacto para padrões distintos.

Encontramos que o tamanho do corpo, mas não os outros atributos, está sob convergência somente na cidade mais antiga. A simplificação do tamanho do corpo é uma das principais respostas ecológicas de animais no mundo todo, principalmente em relação ao aumento da temperatura (Sheridan & Bickford 2011, Baudron et al. 2014, Wei Zhu et al. 2023). Além disso, geralmente os atributos do nicho de requerimento mudam mais rapidamente em relação aos atributos do nicho de impacto, especialmente em situações de altas temperaturas (Chase & Leibold 2003, Vucic-Pestic et al. 2011, Dell et al. 2011). Isso pode ser mais frequente em cidades mais antigas e urbanizadas, já que geralmente estas formam a ilha de calor urbana (Li & Bou-Zeid 2013). Dessa forma, os anuros na cidade mais antiga podem estar há mais tempo sob adaptação fenotípica como resposta à ilha de calor urbana (Jhonson & Munshi-South 2017, Thompson et al. 2022). Em ectotérmicos como os anuros, uma convergência no tamanho pode ser uma resposta adaptativa às altas temperaturas urbanas, já que o desempenho térmico e a conservação de água estão fortemente relacionados ao tamanho desses organismos (Atkinson et al. 1995, Rogowitz et al. 1999, Wells 2007). A alocação diferencial de recursos pode ter um papel nisso, com espécies possivelmente alocando mais recursos na tolerância à temperatura ao invés do tamanho do corpo (Chase & Leibold 2003, Franco-Belussi et al. 2024). Isso é previsto pela filtragem ambiental, onde as espécies que coexistem numa região devem ser mais semelhantes nos seus requisitos ambientais (Zobel 1997, Chase & Leibold 2003, Kraft et al. 2014). Portanto, a adaptação fenotípica nos atributos do nicho de requerimento de múltiplas espécies demonstra ter mais importância no estabelecimento em gradiente urbano.

Em ambas as cidades não houve clara divisão de grupos de espécies tolerantes e não tolerantes no espaço de formas filogenético, mas algumas espécies do gênero *Leptodactylus* demonstraram tolerância à urbanização. Da mesma forma que a variação

interespecífica é comumente observada em atributos fisiológicos (Cocciardi & Ohmer 2024), fenotípicos (Violle et al. 2012) e genéticos (Babik et al. 2023), é comum que isso também ocorra na tolerância à urbanização (Callaghan et al 2019). A variação na tolerância à urbanização pode ser ocasionada por diversos fatores que variam entre as espécies, como a fisiologia térmica, especificidade de habitat e dieta (Richter-Boix et al. 2015, Villasenor et al. 2017, Yang et al. 2021). Geralmente, a maioria das espécies são classificadas como evitadores dos ecossistemas urbanos, enquanto poucas são consideradas adaptadas ou oportunistas (Conole & Kirkpatrick 2011, Adler & Tanner 2015). O estudo de Pereyra et al. (2020) demonstraram que a ocorrência dos anuros nas cidades pode ser facilitada para os anuros com modo reprodutivo de ninho de espuma, pois a espuma pode manter a umidade e acelerar o desenvolvimento das larvas (Kusano et al. 2006, Londoño et al. 2015). Esse modo reprodutivo está presente em anuros dos gêneros *Physalaemus* e *Leptodactylus* (Haddad & Prado 2005). Em especial, o gênero *Leptodactylus* demonstra ser generalista conforme estudos anteriores com populações urbanas de duas rãs tropicais, indicando que são resistentes na tolerância à urbanização e oportunistas em relação aos outros anuros (Adler & Tanner 2015, Santana et al. 2019, Franco-Belussi et al. 2024). Portanto, demonstramos que a tolerância à urbanização possui respostas espécie-específica e pode não ser preditivo categorizar as espécies em grupos de tolerância.

5. Conclusão

Nossos resultados estão parcialmente de acordo com a nossa hipótese. Por um lado, e de acordo com a nossa hipótese, a dissimilaridade funcional nas comunidades dentro da cidade foi maior e o comprimento do corpo demonstrou estar sob convergência evolutiva, em escala de metacomunidade. Por outro lado, a maioria dos atributos

fenotípicos não demonstrou estar sob seleção como um resultado dos efeitos da urbanização, e a dissimilaridade funcional da cabeça não demonstrou uma diferença entre rural e urbano na cidade mais antiga. Nossos resultados sugerem uma seleção fraca, apesar das comunidades terem diferenças funcionais entre rural e urbano, nas duas cidades. A idade da cidade teve influência na magnitude do efeito da urbanização, pois somente a cidade antiga teve um atributo fenotípico sob convergência evolutiva. Isso indica que as regras de montagem de comunidades no gradiente urbano podem distinguir até mesmo entre as cidades tropicais, e não só entre o Norte Global e Sul Global. Portanto, adicionamos novas evidências mostrando que as dinâmicas eco-evolutivas em cidades tropicais dependem da idade e o tamanho da cidade, e que esse efeito varia de acordo com o componente do nicho.

6. Literatura citada

- ADAMS, D. C.; COLLYER, M. L. Phylogenetic comparative methods and the evolution of multivariate phenotypes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, n. 1, p. 405-425, 2019.
- ADLER, F. R.; TANNER, C. J. Ecosistemas urbanos. **São Paulo: Oficina de Textos**, 2015.
- ALBERTI, M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 2, p. 114-126, 2015.
- ALBERTI, M.; CORREA, C.; MARZLUFF, J. M.; HENDRY, A. P.; PALKOVACS, E. P.; ... ZHOU, Y. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 34, p. 8951-8956, 2017.
- ALBERTI, M.; PALKOVACS, E. P.; ROCHES, S. D.; MEESTER, L. D.; BRANS, K. I.; ... VERRELLI, B. C. The complexity of urban eco-evolutionary dynamics. **BioScience**, v. 70, n. 9, p. 772-793, 2020.
- AMAYA-ESPINEL, J. D.; HOSTETLER, M.; HENRÍQUEZ, C.; BONACIC, C. The influence of building density on Neotropical bird communities found in small urban parks. **Landscape and Urban Planning**, v. 190, p. 103578, 2019.
- ARANDA, R.; PEIL, A.; REBELLO, N.; BORDIN, R. O.; DE SOUZA, T. M. M. R.; ... DE OLIVEIRA, V. T. N. Abundance and seasonality of insects in urban fragments of the Brazilian Cerrado. **EntomoBrasilis**, v. 14, p. e933-e933, 2021.
- ARONSON, M. F. J.; NILON, C. H.; LEPCZYK, C. A.; PARKER, T. S.; WARREN, P.; ... ZIPPERER, W. Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. **Ecology**, v. 97, p. 2952–2963, 2016.
- ATKINSON, D. Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. **Journal of Thermal Biology**, v. 20, n. 1-2, p. 61-74, 1995.
- BABIK, W.; DUDEK, K.; MARSZAŁEK, M.; PALOMAR, G.; ANTUNES, B.; SNIEGULA, S. The genomic response to urbanization in the damselfly *Ischnura elegans*. **Evolutionary Applications**, v. 16, n. 11, p. 1805-1818, 2023.
- BAUDRON, A. R.; NEEDLE, C. L.; RIJNSDORP, A. D.; TARA MARSHALL, C. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. **Global change biology**, v. 20, n. 4, p. 1023-1031, 2014.
- BIVAND, R.; ALTMAN, M.; ANSELIN, L.; ASSUNÇÃO, R.; BERKE, O.; ... BLANCHET, G. Package 'spdep'. **Spatial dependence: Weighting schemes, statistics**, 2017.
- BLAIR, R. B. Land use and avian species diversity along an urban gradient. **Ecological applications**, v. 6, n. 2, p. 506-519, 1996.
- BRADY, S. P.; BOLNICK, D. I.; BARRETT, R. D.; CHAPMAN, L.; CRISPO, E.; ... HENDRY, A. Understanding maladaptation by uniting ecological and evolutionary perspectives. **The American Naturalist**, v. 194, n. 4, p. 495-515, 2019.
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of biogeography**, v. 41, n. 1, p. 8-22, 2014.

- CABON, V.; LAURENT, Y.; GEORGES, R.; QUÉNOL, H.; DUBREUIL, V.; BERGEROT, B. Microhabitat Structure Affects Ground-Dwelling Beetle Communities More than Temperature along an Urbanization Gradient. **Diversity**, v. 16, n. 8, p. 504, 2024.
- CADOTTE, M. W.; CARBONI, M.; SI, X.; TATSUMI, S. Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2065-2077, 2019.
- CADOTTE, M.; ALBERT, C. H.; WALKER, S. C. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. **Ecology letters**, v. 16, n. 10, p. 1234-1244, 2013.
- CALLAGHAN, C. T.; LIU, G.; MITCHELL, B. A.; POORE, A. G.; ROWLEY, J. J. Urbanization negatively impacts frog diversity at continental, regional, and local scales. **Basic and Applied Ecology**, v. 54, p. 64-74, 2021.
- CALLAGHAN, C. T.; MAJOR, R. E.; WILSHIRE, J. H.; MARTIN, J. M.; KINGSFORD, R. T.; CORNWELL, W. K. Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. **Oikos**, v. 128, n. 6, p. 845-858, 2019.
- CAMPO GRANDE. Prefeitura Municipal. **SISGRAN – Sistema de Informações Geográficas de Campo Grande**. Disponível em: <https://sisgran.campogrande.ms.gov.br/>. Acesso em: 29 out. 2023.
- CGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.
- CHAKRABORTTY, R.; PRAMANIK, M.; HASAN, M. M.; HALDER, B.; ... ZHRAN, M. Mitigating Urban Heat Islands in the Global South: Data-driven Approach for Effective Cooling Strategies. **Earth Systems and Environment**, p. 1-28, 2024.
- CHARMANTIER, A.; BURKHARD, T.; GERVAIS, L.; PERRIER, C.; SCHULTE-HOSTEDDE, A. I.; ... THOMPSON, M. J. How does urbanization affect natural selection? **Functional Ecology**, v. 38, n. 12, p. 2522-2536, 2024.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. **University of Chicago Press**, 2003.
- CHEN, M.; VERNOM, C. R.; GRAHAM, N. T.; HEJAZI, M.; HUANG, M.; ... CALVING, K. Global land use for 2015–2100 at 0.05 resolution under diverse socioeconomic and climate scenarios. **Scientific Data**, v. 7, n. 1, p. 320, 2020.
- CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical population biology**, v. 58, n. 3, p. 211-237, 2000.
- CILLIERS, S. S.; BREED, C. A.; CILLIERS, E. J.; LATEGAN, L. G. Urban ecological planning and design in the Global South. In: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVORE, E.; DU TOIT, M. J. **Urban ecology in the Global South**. Springer, Switzerland, p. 365-401, 2021.
- COCCIARDI, J. M.; OHMER, M. E. B. Drivers of Intraspecific Variation in Thermal Traits and Their Importance for Resilience to Global Change in Amphibians. **Integrative and Comparative Biology**, v. 64, n. 3, p. 882-899, 2024.

- COELHO, A. L. N.; CORREA, W. S. C. Temperatura de Superfície Celsius TIRS/LANDSAT-8: Metodologia e Aplicações. **Revista Geográfica Acadêmica**, v. 7, n. 1, p. 31-45, 2013.
- CONOLE, L. E.; KIRKPATRICK, J. B. Functional and spatial differentiation of urban bird assemblages at the landscape scale. **Landscape and Urban Planning**, v. 100, n. 1-2, p. 11-23, 2011.
- CORLETT, R. T.; PRIMACK, R. B. **Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison**. John Wiley & Sons, 2011.
- COSTA-PEREIRA, R.; ARAÚJO, M. S. Individual Specialization. *In*: SCHEINER, S. M. **Encyclopedia of Biodiversity**, vol. 6, pp. 1–14, 2024.
- CRESPI, B. J. The evolution of maladaptation. **Heredity**, v. 84, n. 6, p. 623-629, 2000.
- CROCI, S.; BUTET, A.; CLERGEAU, P. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits. **The Condor**, v. 110, n. 2, p. 223-240, 2008.
- DA ROSA, I.; CANAVERO, A.; MANEYRO, R.; NAYA, D. E.; CAMARGO, A. Diet of four sympatric anuran species in a temperate environment. **Boletín de la Sociedad zoológica del Uruguay**, v. 13, p. 12-20, 2002.
- DE BELLO, F.; CARMONA, C. P.; DIAS, A. T.; GÖTZENBERGER, L.; MORETTI, M.; BERG, M. P. **Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools**. Cambridge University Press, 2021.
- DE BELLO, F.; SMILAUER, P.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; CARMONA, C. P., LOSOSOVÁ, Z.; ... GOTZENBERGER, L. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 10, p. 1200-1211, 2017.
- DE MEESTER, L.; BRANS, K. I.; GOVAERT, L.; SOUFFREAU, C.; MUKHERJEE, S.; VANVELK, H., ... URBAN, M. C. Analysing eco-evolutionary dynamics —The challenging complexity of the real world. **Functional Ecology**, v. 33, n. 1, p. 43-59, 2019.
- DELL, A. I.; PAWAR, S.; SAVAGE, V. M. Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 26, p. 10591-10596, 2011.
- DES ROCHES, S.; BRANS, K. I.; LAMBERT, M. R.; RIVKIN, L. R.; SAVAGE, A. M.; SCHELL, C. J.; ... ALBERTI, M. Socio-eco-evolutionary dynamics in cities. **Evolutionary Applications**, v. 14, n. 1, p. 248-267, 2021.
- DIAMOND, S. E.; MARTIN, R. A. Evolution in cities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 52, n. 1, p. 519-540, 2021.
- DOBKIN, D. S.; GETTINGER, R. D. Thermal aspects of anuran foam nests. **Journal of Herpetology**, p. 271-275, 1985.
- DONIHUE, C. M.; LAMBERT, M. R. Adaptive evolution in urban ecosystems. **Ambio**, v. 44, n. 3, p. 194-203, 2015.
- DRAY, S.; BLANCHET, G.; BORCARD, D.; GUENARD, G.; JOMBART, T.; ... DRAY, M. S. Package 'adespatial'. **R package**, v. 2018, p. 3-8, 2018.
- DRAY, S.; DUFOUR, A. B. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. **Journal of statistical software**, v. 22, p. 1-20, 2007.
- DU TOIT, M. J.; SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVOREN, E. Advancing Urban Ecology in the Global South: Emerging Themes and Future Research Directions. *In*: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.;

- DAVORE, E.; DU TOIT, M. J. **Urban ecology in the Global South**. Springer, Switzerland, p. 365-401, 2020.
- EMERSON, S. B. Jumping and Leaping. *In*: HILDEBRAND, M.; BRAMBLE, D. M.; LIEM, K. F.; WAKE, D. B. **Functional vertebrate morphology**. Harvard University Press, 1985b.
- EMERSON, S. B. Skull shape in frogs: correlations with diet. **Herpetologica**, p. 177-188, 1985a.
- FISCHER, J. D., SCHNEIDER, S. C., AHLERS, A. A., & MILLER, J. R. Categorizing wildlife responses to urbanization and conservation implications of terminology. **Conservation Biology**, v. 29, n. 4, p. 1246-1248, 2015.
- FRANCO-BELUSSI, L.; DE OLIVEIRA JÚNIOR, J. G.; GOLDBERG, J.; DE OLIVEIRA, C.; FERNANDES, C. E.; PROVETE, D. B. Multiple morphophysiological responses of a tropical frog to urbanization conform to the pace-of-life syndrome. **Conservation Physiology**, v. 12, n. 1, p. coad106, 2024.
- FRECKLETON, R. P.; HARVEY, P. H. Detecting non-Brownian trait evolution in adaptive radiations. **PLoS Biology**, v. 4, n. 11, p. e373, 2006.
- GÁMEZ, S.; POTTS, A.; MILLS, K. L.; ALLEN, A. A.; HOLMAN, A.; ... HARRIS, N. C. Downtown diet: a global meta-analysis of increased urbanization on the diets of vertebrate predators. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 289, n. 1970, p. 20212487, 2022.
- GANCI, C. C.; PROVETE, D. B.; PÜTTKER, T.; LINDENMAYER, D.; ALMEIDA-GOMES, M. High species turnover shapes anuran community composition in ponds along an urban-rural gradient. **Urban Ecosystems**, v. 25, n. 2, p. 633-642, 2022.
- GERHOLD, P.; CAHILL JR, J. F.; WINTER, M.; BARTISH, I. V.; PRINZING, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600-614, 2015.
- GONÇALVES, T. M. **Anfíbios anuros na área de proteção ambiental do banhado de São José dos Campos**. 2009. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) – Universidade de Taubaté, Taubaté, 2009. 70 p.
- GRANT, P. R.; GRANT, B. R. Evolution of character displacement in Darwin's finches. **science**, v. 313, n. 5784, p. 224-226, 2006.
- HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 3, p. 207-217, 2005.
- HAMER, A. J.; PARRIS, K. M. Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. **Ecological Applications**, v. 21, n. 2, p. 378-390, 2011.
- HESSELBARTH, M. H. K.; SCIAINI, M.; NOWOSAD, J.; HANSS, S. landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. **Ecography**, v. 42, n. 10, p. 1648-1657, 2019.
- HIJMANS, R. J.; BIVAND, R.; FORNER, K.; OOMS, J.; PEBESMA, E.; SUMMER, M. D. Package 'terra'. **Maintainer: Vienna, Austria**, v. 384, 2022.
- HIJMANS, R. J.; VAN ETTEN, J.; CHENG, J.; MATTIUZZI, M.; SUMNER, M.; ... HIJMANS, M. R. J. Raster: geographic data analysis and modeling.

- Versão 2.8-. 2018. Disponível em:
<https://cir.nii.ac.jp/crid/1370005520447936526>. Acesso em: 17 out. 2024.
- HILL, M. O.; SMITH, A. J. E. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. **Taxon**, p. 249-255, 1976.
- HUNTER, P. The human impact on biological diversity: How species adapt to urban challenges sheds light on evolution and provides clues about conservation. **EMBO reports**, v. 8, n. 4, p. 316-318, 2007.
- IBGE. “Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística”, Censo Brasileiro de 2020. Rio de Janeiro: IBGE, 2023.
- JENNETTE, M. A.; SNODGRASS, J. W.; FORESTER, D. C. Variation in age, body size, and reproductive traits among urban and rural amphibian populations. **Urban Ecosystems**, v. 22, p. 137-147, 2019.
- JOHNSON, M. T. J.; MUNSHI-SOUTH, J. Evolution of life in urban environments. **Science**, v. 358, n. 6363, p. eaam8327, 2017.
- KEMBEL, S. W.; COWAN, P. D.; HELMUS, M. R.; CORNWELL, W. K.; MORLON, H.; WEBB, C. O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.
- KLINGENBERG, C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Development genes and evolution**, v. 226, n. 3, p. 113-137, 2016.
- KNOP, E. Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. **Global Change Biology**, v. 22, n. 1, p. 228-236, 2016.
- KOMINE, H.; YASUMIBA, K.; SCHWARZKOPF, L. The country toad and the city toad: comparing morphology of invasive cane toads (*Rhinella marina*) from rural and urban environments. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 137, n. 3, p. 450-464, 2022.
- KRAFT, N. J.; ADLER, P. B.; GODOY, O.; JAMES, E. C.; FULLER, S.; LEVINE, J. M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2014.
- KRISTIEN, I.; BRANS, L. G.; DE MEESTER, L. Evolutionary Dynamics of Metacommunities in Urbanized Landscapes. *In*: SZULKIN, M., MUNSHI-SOUTH, J.; CHARMANTIER, A. **Urban Evolutionary Biology**. Oxford University Press.
- KUSANO, T.; SAKAI, A.; HATANAKA, S. Ecological functions of the foam nests of the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Amphibia, Rhacophoridae). **The Herpetological Journal**, v. 16, n. 2, p. 163-169, 2006.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B.; LALIBERTÉ, M. E. Package ‘fd’. **Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology**, v. 1, p. 0-12, 2014.
- LAUGHLIN, D. C.; MESSIER, J. Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 30, n. 8, p. 487-496, 2015.
- LEAVEY, A.; RUTA, M.; RICHARDS, C. T.; PORRO, L. B. Locomotor, ecological and phylogenetic drivers of skeletal proportions in frogs. **Journal of Anatomy**, v. 243, n. 3, p. 404-420, 2023.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. Elsevier, 2012.
- LEVIS, N. A.; ISDANER, A. J.; PFENNIG, D. W. Morphological novelty emerges from pre-existing phenotypic plasticity. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 8, p. 1289-1297, 2018.

- LI, D.; BOU-ZEID, E. Synergistic interactions between urban heat islands and heat waves: The impact in cities is larger than the sum of its parts. **Journal of applied Meteorology and Climatology**, v. 52, n. 9, p. 2051-2064, 2013.
- LIGHTPOLLUTIONMAP.INFO. **Light Pollution Map – Dados de VIIRS (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite)**. Disponível em: <https://www.lightpollutionmap.info/>. Acesso em: 29 set. 2024.
- MAECHLER, M. **cluster**: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.0 7-1, 2018. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>. Acesso em: 05 nov. 2024.
- MAGLE, S. B.; FIDINO, M.; SANDER, H. A.; ROHNKE, A. T.; LARSON, K. L.; ... SCHELL, C. J. Wealth and urbanization shape medium and large terrestrial mammal communities. **Global Change Biology**, v. 27, n. 21, p. 5446-5459, 2021.
- MAPBIOMAS, P. Coleção [8.0] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil. Disponível em: < <https://brasil.mapbiomas.org/#> > Acesso em: 29 mar. 2023.
- MAPBIOMAS, P. Coleção [9.0] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil. Disponível em: < <https://brasil.mapbiomas.org/#> > Acesso em: 15 out. 2024.
- MARTÍNEZ-NÚÑEZ, C.; CASANELLES ABELLA, J.; FREY, D.; ZANETTA, A.; MORETTI, M. Local and landscape factors shape alpha and beta trophic interaction diversity in urban gardens. **Proceedings B**, v. 291, n. 2023, p. 20232501, 2024.
- MCDONALD, R. I.; MARCOTULLIO, P. J.; GÜNERALP, B. Urbanization and global trends in biodiversity and ecosystem services. *In*: ELMQVIST, T.; FRAGKIAS, M.; GOODNESS, J.; GÜNERALP, B.; MARCOTULLIO, P. J. ... WILKINSON, C. **Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities**. Springer Netherlands, Dordrecht, 2013.
- MCKINNEY, M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological conservation**, v. 127, n. 3, p. 247-260, 2006.
- MERCKX, T.; VAN DYCK, H. Urbanization-driven homogenization is more pronounced and happens at wider spatial scales in nocturnal and mobile flying insects. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 10, p. 1440-1455, 2019.
- MILES, L. S.; RIVKIN, L. R.; JOHNSON, M. T.; MUNSHI-SOUTH, J.; VERRELLI, B. C. Gene flow and genetic drift in urban environments. **Molecular ecology**, v. 28, n. 18, p. 4138-4151, 2019.
- MOLL, R. J.; CEPEK, J. D.; LORCH, P. D.; DENNIS, P. M.; TANS, E.; ... MONTGOMERY, R. A. What does urbanization actually mean? A framework for urban metrics in wildlife research. **Journal of Applied Ecology**, v. 56, n. 5, p. 1289-1300, 2019.
- MOROTI, M. T.; PEDROZO, M.; CERON, K.; SOARES, C. P.; MACHADO, I. F. Composition of anuran species in Parque Natural Municipal Augusto Ruschi in Paraíba Valley, São Paulo, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 12, p. 291-303, 2019.
- MYERS, G. Urbanisation in the Global South. *In*: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVORE, E.; DU TOIT, M. J. **Urban ecology in the Global South**. Springer, Switzerland, p. 27-49, 2021.

- NAVAS, C. A.; JAMES, R. S.; WAKELING, J. M.; KEMP, K. M.; JOHNSTON, I. A. An integrative study of the temperature dependence of whole animal and muscle performance during jumping and swimming in the frog *Rana temporaria*. **Journal of comparative Physiology B**, v. 169, p. 588-596, 1999.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FORTIN, D.; HILLEBRAND, H.; JONSSON, M.; WAGNER, H. et al. **vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. 2019. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 14 out. 2024.
- OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS. **OpenStreetMap**. 2015. Disponível em: <https://www.openstreetmap.org/>. Acesso em: 11 out. 2024.
- PACIOREK, C. J. Bayesian smoothing with Gaussian processes using Fourier basis functions in the spectralGP package. **Journal of statistical software**, v. 19, p. 1-38, 2007.
- PARADIS, E.; BLOMBERG, S.; BOLKER, B.; BROWN, J.; CLAUDE, J.; ... DIDIER, G. Package 'ape'. **Analyses of phylogenetics and evolution, version**, v. 2, n. 4, p. 47, 2019.
- PARMELEE, J. R. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. **Natural History Museum The University of Kansas**, v. 11, p. 1-59, 1999.
- PARRIS, K. M. Urban amphibian assemblages as metacommunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 3, p. 757-764, 2006.
- PAUL, M. J.; MEYER, J. L. Streams in the urban landscape. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 333-365, 2001.
- PAVOINE, S.; VELA, E.; GACHET, S.; DE BELAIR, G.; BONSALL, M. B. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 165-175, 2011.
- PEBESMA, E. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. **The R Journal**, v. 10, n. 1, 2018.
- PEREYRA, L. C.; AKMENTINS, M. S.; SALICA, M. J.; QUIROGA, M. F.; MORENO, C. E.; VAIRA, M. Tolerant and avoiders in an urban landscape: anuran species richness and functional groups responses in the Yungas' forest of NW Argentina. **Urban Ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 141-152, 2020.
- PÉREZ-BEN, C. M.; LIRES, A. I.; GÓMEZ, R. O. Frog limbs in deep time: is jumping locomotion at the roots of the anuran Bauplan? **Paleobiology**, v. 50, n. 1, p. 96-107, 2023.
- PHILLIPS, B. L.; BROWN, G. P.; WEBB, J. K.; SHINE, R. Invasion and the evolution of speed in toads. **Nature**, v. 439, p. 803-803, 2006.
- PORTIK, D. M.; STREICHER, J. W.; WIENS, J. J. Frog phylogeny: a time-calibrated, species-level tree based on hundreds of loci and 5,242 species. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 188, p. 107907, 2023.
- PREEST, M. R.; BRUST, D. G.; WYGODA, M. L. Cutaneous water loss and the effects of temperature and hydration state on aerobic metabolism of canyon treefrogs, *Hyla arenicolor*. **Herpetologica**, p. 210-219, 1992.
- PREUSS, J.; DALMOLIN, D. A.; MOSER, C. F.; BRUM, D.; LUCAS, E. M.; VERONEZ, M. R.; ... TOZETTI, A. M. The role of artificial ponds for anuran diversity in managed areas of the Atlantic Forest. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 59, n. 3, p. 1273-1286, 2024.

- QGIS.ORG. **QGIS Geographic Information System**. Versão 3.30.1. 2023.
Disponível em: <https://qgis.org/>. Acesso em: 26 set. 2023.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. 2024. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 13 out. 2024.
- RAVEN, P. H.; GEREAU, R. E.; PHILLIPSON, P. B.; CHATELAIN, C.; JENKINS, C. N.; ... ULLOA, C. U. The distribution of biodiversity richness in the tropics. **Science Advances**, v. 6, n. 37, p. eabc6228, 2020.
- REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in ecology and evolution**, n. 2, p. 217-223, 2012.
- REVELL, L. J. Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, n. 8, p. 754-759, 2013.
- RICHTER-BOIX, A.; KATZENBERGER, M.; DUARTE, H.; QUINTELA, M.; TEJEDO, M.; LAURILA, A. Local divergence of thermal reaction norms among amphibian populations is affected by pond temperature variation. **Evolution**, v. 69, n. 8, p. 2210-2226, 2015.
- RIVKIN, L. R.; SANTANGELO, J. S.; ALBERTI, M.; ARONSON, M. F.; DE KEYZER, C.; ... JOHNSON, M. T. A roadmap for urban evolutionary ecology. **Evolutionary applications**, v. 12, n. 3, p. 384-398, 2019.
- RODRÍGUEZ-AGUILAR, G.; OROZCO-LUGO, C. L.; VLEUT, I.; VAZQUEZ, L. B. Influence of urbanization on the occurrence and activity of aerial insectivorous bats. **Urban ecosystems**, v. 20, p. 477-488, 2017.
- ROGOWITZ, G. L.; CORTÉS-RIVERA, M.; NIEVES-PUIGDOLLER, K. Water loss, cutaneous resistance, and effects of dehydration on locomotion of *Eleutherodactylus* frogs. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 169, p. 179-186, 1999.
- SALOMÃO, R. P.; ALVARADO, F.; BAENA-DÍAZ, F.; FAVILA, M. E.; IANNUZZI, L.; ... GONZÁLEZ-TOKMAN, D. Urbanization effects on dung beetle assemblages in a tropical city. **Ecological Indicators**, v. 103, p. 665-675, 2019.
- SANDERSON, S.; BOLNICK, D. I.; KINNISON, M. T.; O'DEA, R. E.; GORNÉ, L. D.; ... GOTANDA, K. M. Contemporary changes in phenotypic variation, and the potential consequences for eco-evolutionary dynamics. **Ecology Letters**, v. 26, p. S127-S139, 2023.
- SANTANA, D. J.; FERREIRA, V. G.; CRESTANI, G. N.; NEVES, M. O. Diet of the Rufous Frog *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) from two contrasting environments. **Herpetozoa**, v. 32, p. 1-6, 2019.
- SANTOS, E. G.; WIEDERHECKER, H. C.; POMPERMAIER, V. T.; GAINSBURY, A. M.; SCHIRMER, S. C.; ... MARINI, M. Â. Urbanization reduces diversity, simplifies community and filter bird species based on their functional traits in a tropical city. **Science of The Total Environment**, v. 935, p. 173379, 2024.
- SANTOS, J. C.; GORDO, M.; MENIN, M.; FERREIRA, R. F.; MELO, I. B.; ... BORGES, S. H. Faunal homogenization in tropical cities: lessons from anuran assemblages of two small Amazonian municipalities. **Urban Ecosystems**, v. 28, n. 2, p. 1-14, 2025.
- SÃO JOSÉ DOS CAMPOS. Lei Complementar nº 612, de 30 de novembro de 2018. Institui o Plano Diretor de Desenvolvimento Integrado do Município

- de São José dos Campos e dá outras providências. Compilada com as alterações das Leis Complementares nº 665/2023 e nº 668/2023. Disponível em: https://www.sjc.sp.gov.br/media/239183/lc-612_compilada-revisada_665-e-668.pdf. Acesso em: 25 abr. 2024.
- SÃO JOSÉ DOS CAMPOS. Prefeitura Municipal. **GeoSanja – Sistema de Informações Geográficas de São José dos Campos**. Disponível em: <https://geosanja.sjc.sp.gov.br/>. Acesso em: 29 out. 2023.
- SCHLIEP, K. P. phangorn: phylogenetic analysis in R. **Bioinformatics**, v. 27, n. 4, p. 592-593, 2011.
- SEVERGNINI, M. R.; GANCI, C. C.; SOUZA, F. L.; ALMEIDA-GOMES, M.; ANGEOLETTO, F. H. S.; PROVETE, D. B. Ecological dynamics of frogs in tropical cities: Uncovering bias using a systematic literature review. *In*: ANGEOLETTO, F.; TRYJANOWSKI, P.; FELLOWES, M. **Ecology of Tropical Cities: Natural and Social Sciences Applied to the Conservation of Urban Biodiversity**. Switzerland: Springer, 2024a.
- SEVERGNINI, M. R.; PROVETE, D. B. The effect of urbanisation and local environmental heterogeneity on phenotypic variability of a tropical treefrog. **bioRxiv**, p. 2024.11. 28.625871, 2024.
- SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DU TOIT, M. J.; DAVOREN, E. The need for an urban ecology of the Global South. *In*: SHACKLETON, C. M.; CILLIERS, S. S.; DAVOREN, E.; du TOIT, M. J. **Urban Ecology in the Global South**. Switzerland: Springer, 2021. p 1-27.
- SHERIDAN, J. A.; BICKFORD, D. Shrinking body size as an ecological response to climate change. **Nature climate change**, v. 1, n. 8, p. 401-406, 2011.
- SMITH, M. A.; M. GREEN, D. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? **Ecography**, v. 28, n. 1, p. 110-128, 2005.
- SOL, D.; GONZÁLEZ-LAGOS, C.; MOREIRA, D.; MASPONS, J.; LAPIEDRA, O. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. **Ecology letters**, v. 17, n. 8, p. 942-950, 2014.
- SORICHTETTA, A.; HOMBY, G. M.; STEVENS, F. R.; GAUGHAN, A. E.; ... TATEM, A. J. High-resolution gridded population datasets for Latin America and the Caribbean in 2010, 2015, and 2020. **Scientific data**, v. 2, n. 1, p. 1-12, 2015.
- STARK, G.; MEIRI, S. Cold and dark captivity: Drivers of amphibian longevity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 11, p. 1384-1397, 2018.
- SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. **Ecology**, v. 90, n. 8, p. 2161-2170, 2009.
- TAUDIERE, A.; VIOLLE, C. cati: an R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. **Ecography**, v. 39, n. 7, p. 699-708, 2016.
- TEIXEIRA, C. P.; FERNANDES, C. O. Novel ecosystems: a review of the concept in non-urban and urban contexts. **Landscape Ecology**, v. 35, p. 23-39, 2020.
- TENNEKES, M. tmap: Thematic Maps in R. **Journal of Statistical Software**, v. 84, n. 6, p. 1–39, 2018.

- THOMPSON, M. J.; CAPILLA-LASHERAS, P.; DOMINONI, D. M.; RÉALE, D.; CHARMANTIER, A. Phenotypic variation in urban environments: mechanisms and implications. **Trends in ecology & evolution**, v. 37, n. 2, p. 171-182, 2022.
- TILMAN, D. Resource competition and community structure. **Princeton University Press**, 1982.
- UNITED STATES GEOLOGICAL SURVEY. **Earth Explorer**. Disponível em: <https://earthexplorer.usgs.gov/>. Acesso em: 16 set. 2023.
- URBAN, M. C. The evolution of species interactions across natural landscapes. **Ecology Letters**, v. 14, n. 7, p. 723-732, 2011.
- VILLASENOR, N. R.; DRISCOLL, D. A.; GIBBONS, P.; CALHOUN, A. J.; LINDENMAYER, D. B. The relative importance of aquatic and terrestrial variables for frogs in an urbanizing landscape: Key insights for sustainable urban development. **Landscape and Urban Planning**, v. 157, p. 26-35, 2017.
- VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; ... MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 4, p. 244-252, 2012.
- VUCIĆ-PESTIC, O.; EHNES, R. B.; RALL, B. C.; BROSE, U. Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. **Global Change Biology**, v. 17, n. 3, p. 1301-1310, 2011.
- WARNES, G. R.; BOLKER, B.; LUMLEY, T.; WARNES, M. G. R. (2018). Package 'gtools'. Package 'gtools'. **R Package version**, v. 3, n. 1, 2015.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.
- WELLS, K. D. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., MCGOWAN, L. D. A.; ... YUTANI, H. Welcome to the Tidyverse. **Journal of open source software**, v. 4, n. 43, p. 1686, 2019.
- WICKHAM, H.; HESTER, J.; CHANG, W. **Devtools**: tools to make developing R packages easier. 2022. Disponível em: <http://cran.uib.no/web/packages/devtools/devtools.pdf>. Acesso em: 18 out. 2024.
- WINCHELL, K. M.; LOSOS, J. B.; VERRELLI, B. C. Urban evolutionary ecology brings exaptation back into focus. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 38, n. 8, p. 719-726, 2023.
- YANG, S.; ZHANG, C.; LIAO, W.; LI, N.; HU, J. Trophic niche shifts in mountain Feirana frogs under human-mediated habitat transformations. **Asian Herpetological Research**, v. 12, n. 2, p. 234-241A, 2021.
- YARBERRY, W. DPLYR. *In: CRAN Recipes: Dplyr, Stringr, Lubridate, and RegEx in R*. Apress, Berkeley, CA, p. 1-58, 2021.
- ZHANG, J.; ZHENGIUN, L.; XIAOXIA, S. Changing landscape in the Three Gorges Reservoir Area of Yangtze River from 1977 to 2005: Land use/land cover, vegetation cover changes estimated using multi-source satellite data. **International Journal of applied earth observation and geoinformation**, v. 11, n. 6, p. 403-412, 2009.

- ZHOU, Y.; VARQUEZ, A. C.; KANDA, M. High-resolution global urban growth projection based on multiple applications of the SLEUTH urban growth model. **Scientific Data**, v. 6, n. 1, p. 34, 2019.
- ZHU, W.; ZHAO, T.; ZHAO, C.; LI, C.; XIE, F.; LIU, J.; JIANG, J. How will warming affect the growth and body size of the largest extant amphibian? More than the temperature–size rule. **Science of the Total Environment**, v. 859, p. 160105, 2023.
- ZOBEL, M. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? **Trends in ecology & evolution**, v. 12, n. 7, p. 266-269, 1997.

Conclusão geral

As cidades apresentaram uma homogeneização fenotípica nas populações em escala de comunidade, mas não para as espécies e região. Essa homogeneização fenotípica sugere uma mudança nos impactos e requisitos mínimos das espécies no gradiente urbano, possivelmente como uma consequência da mudança em mecanismos eco-evolutivos. A competição, plasticidade fenotípica, dispersão e demandas conflitantes (*trade-offs*) podem assumir uma nova configuração em resposta ao gradiente urbano, o que possivelmente contraiu os nichos individuais. Também detectamos diferenças no papel da heterogeneidade ambiental local e de paisagem, dispersão e equivalência ecológica na organização das comunidades entre as cidades. Isso pode ser resultado de diferenças na idade e no ritmo de urbanização, que possivelmente faz as cidades terem tempos distintos de impacto nas espécies. Portanto, a magnitude do efeito da urbanização não difere somente entre as cidades antigas do Norte Global e as cidades mais novas do Sul Global, mas também entre as cidades tropicais com ritmos distintos de urbanização no Sul Global.

O gradiente urbano teve um fraco efeito no padrão de evolução dos atributos fenotípicos relacionados ao nicho das espécies, mas o efeito variou de acordo com o atributo fenotípico e com a idade da cidade. Somente a cidade mais antiga apresentou um atributo (comprimento do corpo) sob convergência evolutiva, possivelmente como resultado de mudanças nos mecanismos de compensação em resposta ao estresse urbano. Isso pode reduzir a energia utilizada para o desenvolvimento e aumentar a energia para mecanismos de tolerância, que ao longo do tempo, pode ser fixado como um novo atributo nas espécies. Também encontramos uma maior dissimilaridade funcional pura dentro das cidades, principalmente para atributos do nicho de requerimento. Possivelmente, os anfíbios experienciam distintas trajetórias evolutivas

nos extremos do gradiente urbano, já que a força do fluxo gênico, da deriva ecológica e da plasticidade fenotípica deve mudar. Além disso, poucas espécies demonstraram tolerância à urbanização, o que pode estar relacionado às diferenças no desempenho das espécies, como na sobrevivência, sucesso reprodutivo e/ou capacidade de explorar recursos. Os resultados confirmam a nossa hipótese de que anfíbios estão sob maior pressão seletiva tanto na cidade mais antiga, quanto nas lagoas mais urbanizadas nas duas cidades.

Portanto, é necessário que a gestão pública das poças no gradiente urbano leve em consideração não somente as necessidades humanas, mas também a biodiversidade que ali persiste. Políticas públicas que atuem na escala local e na paisagem podem aumentar o potencial para abrigar uma maior biodiversidade, e ao mesmo tempo, fornecer serviços essenciais para as atividades humanas. Poças com maior heterogeneidade ambiental pode aumentar e manter a biodiversidade urbana, além de criar áreas termicamente saudáveis e de lazer para humanos. Dessa forma, a gestão deve atuar de forma integrada para criar ambientes mais amigáveis às atividades humanas e à biodiversidade.