

Convocatoria de ayuda a proyectos de investigación liderados por jóvenes investigadores (7ª ed., 2017)

1. Datos de identificación.

Título de la propuesta	Ecología evolutiva y funcional de anfibios en el Bosque Atlántico brasileño
Categoría	Tomando la iniciativa
Nombre y apellidos del Beneficiario	Felipe Siqueira e Campos
Datos de contacto: e-mail y teléfono	fsiqueiracampos@ub.edu / +34 691 388 690
Departamento/Instituto/Grupo de Investigación/Otros	Universitat de Barcelona - Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Dirección, código postal, provincia	Avda Diagonal, 643, 08028, Barcelona, España

2. Memoria Técnica. Actividades y resultados de investigación

2.1. Introducción (Planteamiento, objetivos y justificación)

Los patrones actuales de biodiversidad de los anfibios neotropicales son los resultados de sus relaciones funcionales y filogenéticas. La comprensión de las asociaciones entre similitud ecológica e historia filogenética de las especies ayuda en la comprobación de hipótesis sobre el impacto de los cambios evolutivos en la ecología funcional de comunidades. En este sentido, este proyecto ha evaluado los caracteres ancestrales de los aspectos funcionales de especies de anfibios y sus historias evolutivas en el Bosque Atlántico brasileño, que es una extensa área geográfica con una de las tasas de biodiversidad más altas del planeta. Se ha propuesto reconstruir la filogenia de cerca de 200 especies y relacionarla con diferentes rasgos funcionales con respecto a morfología, historia de vida y comportamiento. Teniendo en cuenta que las especies filogenéticamente relacionadas pueden presentar diferentes rasgos funcionales, la fuerza de las señales filogenéticas pueden cambiar a través de los grupos taxonómicos. Este estudio ha destacado preguntas sobre la dinámica del

conservatismo de nicho y puede ayudar a aumentar la sensibilidad en la detección de procesos de evolución adaptativa en diferentes linajes filogenéticos.

¿Cómo pueden los ecólogos evolucionistas determinar cuál es el mejor método para probar el conservatismo filogenético en rasgos funcionales? En un intento de contestar a esta pregunta, algunos estudios sugieren que la señal filogenética sola puede proporcionar suficiente evidencia para ello, mientras que otros enfatizan que el conservatismo filogenético sólo existe cuando las señales filogenéticas son más fuertes que las previstas en un modelo de evolución browniano. Bajo tal escenario, es necesario evaluar los estados de carácter ancestral de los rasgos funcionales y sus historias evolutivas, abordando las relaciones entre la diversidad de estados ancestrales en diferentes niveles taxonómicos. Dado que las especies heredan sus nichos de sus antepasados, los cambios interespecíficos se han acumulado lentamente a lo largo del tiempo bajo el modelo de la caminata al azar o de la evolución browniana. Para abordar esta cuestión, se ha investigado si los rasgos funcionales de los anfibios del Bosque Atlántico pueden o no estar potencialmente impulsados por un conservatismo filogenético. Por lo tanto, este proyecto ha estimado si especies filogenéticamente relacionadas pueden tener diferentes funciones ecológicas y si la fuerza de las señales filogenéticas puede variar a través de órdenes, familias y subfamilias de anfibios.

Dado que los anfibios tienen alta plasticidad adaptativa y sufren fuerte presión ambiental, se ha evaluado el origen evolutivo de sus aspectos ecológicos con base en características filogenéticas, incorporando las funciones que desempeñan los anfibios dentro de los ecosistemas. Este estudio ha abordado desafíos para el conocimiento sobre las relaciones filogenéticas de los rasgos funcionales en las comunidades de anfibios y ayuda a describir los patrones evolutivos que aseguran las estructuras de la comunidad ecológica. Este trabajo también ha analizado cuestiones más específicas, como si las estrategias de comportamiento de las especies están relacionadas con sus habilidades potenciales de dispersión. En sentido, se ha propuesto avanzar el conocimiento de los factores ecológicos que determinan la evolución de las especies y

proporcionar información clave para implementar una gestión ambiental efectiva en el ámbito internacional de la biología de la conservación.

2.2.Descripción de la ejecución - Metodología

Este estudio ha sido desarrollado en el Bosque Atlántico brasileño, centrándose en el grupo de vertebrados más amenazados del mundo, los anfibios. Los datos espaciales sobre las especies de fueron obtenidos a través de cuatro procedimientos. 1. Se ha utilizado una base de datos con todas las especies de anfibios con distribución reconocida en el Bosque Atlántico brasileño y sus rasgos funcionales, tal como propuesto en el libro *Guia dos anfíbios da Mata Atlântica – diversidade e biologia*, publicado por Haddad et al. (2013). 2. Se ha realizado un trabajo de campo a través de una colaboración previa con la Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) en 2015, en seis áreas protegidas localizadas en los principales remanentes del bosque atlántico de Brasil. 3. Se utilizaron datos moleculares de secuencias de nucleótidos de las especies a través del GenBank, en el Departamento de Ciencias Biológicas - UESC, en Ilhéus, Bahia, Brasil. 4. Por último, para complementar el conjunto de datos ya disponibles, se ha realizado un trabajo de campo en el principal remanente forestal del sur del estado de Bahia, que representa una región de extrema diversidad de anfibios que todavía no ha sido muestreada en trabajos anteriores, proporcionando informaciones sobre la ecología evolutiva y funcional de las especies con datos observados en campo.

Los aspectos ecológicos de los anfibios fueron obtenidos en relación con su morfología, historia de vida y comportamiento. Se utilizaron rasgos funcionales según Haddad et al. (2013), con complementos adicionales a través de observaciones de campo (e.g., actividad, tamaño del cuerpo, sitio de canto, tipo de veneno, hábito; hábitat; modo de desarrollo, miembros). A través de 12 genes (11.906 pb), las relaciones filogenéticas fueron obtenidas por análisis bayesiano en el programa BEAST 1.7. Para evaluar los rasgos funcionales ancestrales de las especies observadas, se ha creado árboles filogenéticos por máxima verosimilitud entre cada rasgo funcional y el árbol filogenético original.

2.3. Resultados obtenidos (cumplimiento de objetivos)

El árbol filogenético reconstruido proporcionó una clasificación taxonómica revisada que incorpora la información filogenética recién obtenida que está cambiando ligeramente en una clasificación existente, presentando una amplia relación filogenética entre dos órdenes, 17 familias y 15 subfamilias (Figura 1).

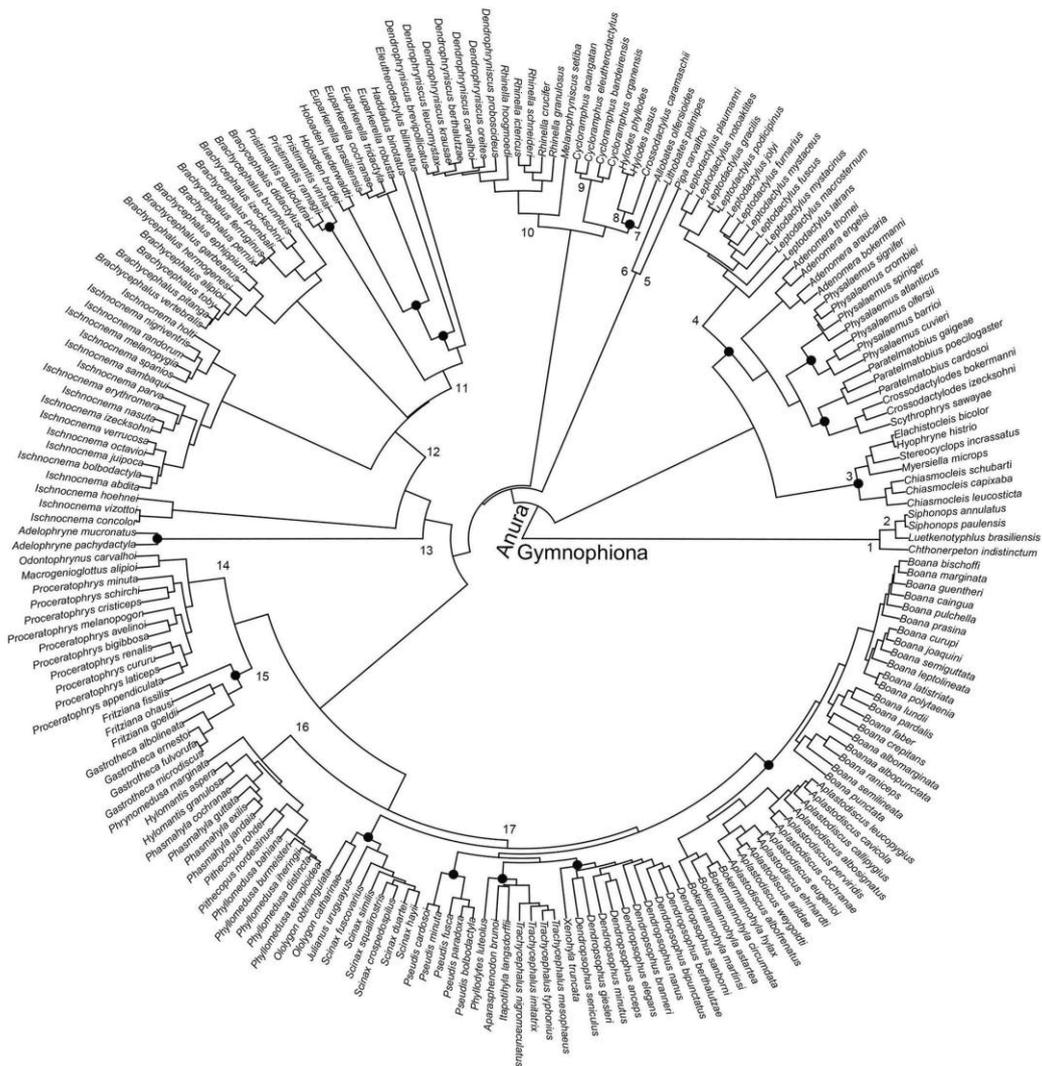


Figura 1. Árbol filogenético reconstruido para 207 especies de anfibios del Bosque Atlántico. Los números indican nodos de Familias y los círculos indican nodos de Subfamilias. 1. Typhlonectidae; 2. Siphonopidae; 3. Microhylidae (Gastrophryinae); 4. Leptodactylidae (Paratelmatobiinae, Leiuperinae, Leptodactylinae); 5. Pipidae; 6. Ranidae; 7. Aromobatidae (Allobatinae); 8. Hylodidae; 9. Cycloramphidae; 10. Bufonidae; 11. Craugastoridae (Craugastorinae, Holoadeninae, Ceuthomantinae); 12. Brachycephalidae; 13. Eleutherodactylidae (Phyzelaphryinae); 14. Odontophrynidae; 15. Hemiphractidae (Hemiphractinae); 16. Phyllomedusidae; 17. Hylidae (Scinaxinae, Pseudinae, Lophohylineae, Dendropsophinae, Cophomantinae).

Las reconstrucciones de los estados ancestrales mostraron diferentes patrones evolutivos en la distribución de los rasgos funcionales, ajustándose al modelo de evolución del movimiento browniano (Figura 2). El rasgo de actividad indicó el carácter "nocturno" como un estado ancestral compartido por las órdenes Anura y Gymnophiona, y el carácter "diurno" como un estado derivado de las familias Aromobatidae, Hylodidae y Brachycephalidae (Figura 2a). El tamaño del cuerpo indicó el carácter "grande (> 10 cm)" como un estado ancestral compartido por las órdenes Anura y Gymnophiona, y los caracteres "medio (3-10 cm)" y "pequeño (<3 cm)" como estados derivados de la orden Anura (Figura 2b). El sitio de canto, y el tipo de veneno mostraron estados derivados entre las familias de anuros debido a que emergieron independientemente a través de diferentes ancestros (Figuras 2c-d). El rasgo del hábito indicó el carácter "acuático" como un estado ancestral para la subfamilia Pseudinae, y el carácter "arbóreo" como un estado derivado para las familias Hylidae, Hemiphractidae y Phyllomedusidae (Figura 2e). El rasgo del hábitat indicó todos los caracteres como estados derivados (Figuras 2f). El modo de desarrollo indicó los caracteres "directos" e "indirectos" como estados ancestrales (Figura 2g). Los miembros indicaron el carácter "apodal" como un estado derivado para Gymnophiona, y el carácter "tetrapod" como un estado ancestral para Anura (Figura 2h).

En general, los rasgos funcionales mostraron señales filogenéticas significativas frente a expectativas aleatorias. Los resultados del enfoque de selección de modelo basado en el criterio Akaike corregido (AICc) apoyaron el movimiento browniano como el modelo mejor ajustado para el enfoque de evolución de rasgos (Tabla 1). De acuerdo con las pruebas de C_{mean} de Abouheif, los rasgos que con los valores más altos fueron el modo de desarrollo ($C_{\text{mean}} = 0.891$, $P < 0.001$), los miembros ($C_{\text{mean}} = 0.753$, $P < 0.001$) y el hábito ($C_{\text{mean}} = 0.704$, $P < 0.001$). Las pruebas λ de Pagel también indicaron los valores más altos para el modo de desarrollo de rasgos y miembros ($\lambda > 1.00$, $P < 0.001$), de acuerdo con el modelo de evolución browniana. Los rasgos del tamaño corporal, los tipos de veneno, la actividad y los sitios de canto también tuvieron valores λ altos ($\lambda > 0.900$, $P < 0.001$). Sin embargo, los rasgos hábito y hábitat revelaron señales filogenéticas moderadas bajo el movimiento browniano ($\lambda > 0,600$, $P < 0,001$).

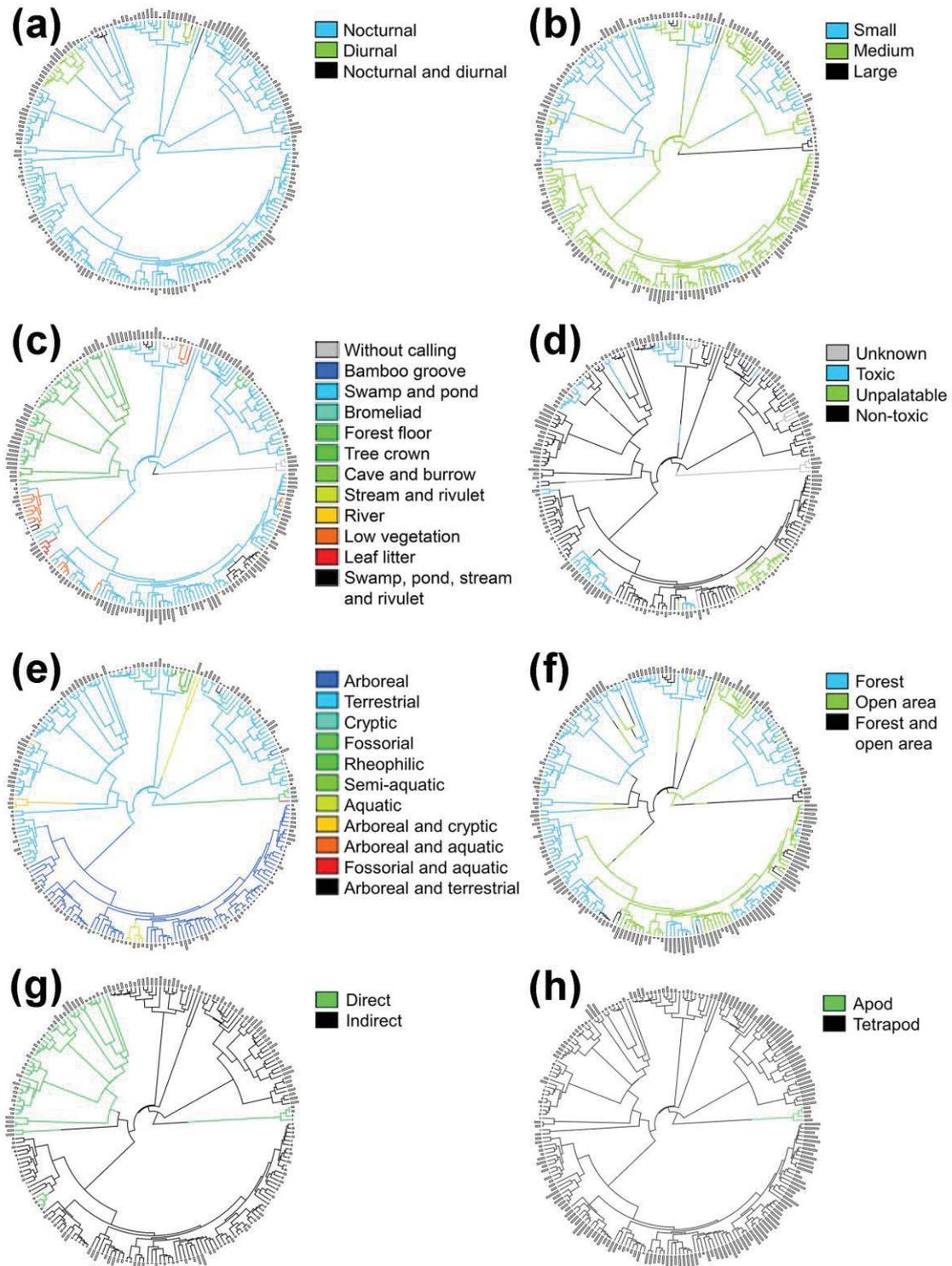


Figura 1. Reconstrucción del estado ancestral de los rasgos funcionales de anfibios del Bosque Atlántico (N = 207 especies). (a) Actividad; (b) Tamaño del cuerpo; (c) sitio de canto; (d) tipo de veneno; (e) hábito; (f) Hábitat; (g) Modo de desarrollo; (h) Miembros. Los árboles filogenéticos reconstruidos muestran rasgos discretos a través del mapeo de caracteres estocásticos (SIMMAP), basados en 1,000 simulaciones. Las barras verticales en las puntas de los árboles indican las variaciones esperadas en los estados ancestrales entre las especies según el modelo de evolución del movimiento browniano.

Tabla 1. Señal filogenética de rasgos funcionales según las pruebas de C_{mean} de Abouheif y λ de Pagel para los anfibios del Bosque Atlántico. Los resultados de ajustar el criterio de Akaike corregido (AICc) se calculan bajo tres modelos evolutivos utilizando $\lambda = 1$: BM = modelo de movimiento browniano; EB = modelo de ráfaga temprana; Blanco = modelo de ruido blanco (es decir, sin señal filogenética).

Rasgos funcionales	Abouheif's C_{mean}^*	Pagel's λ^*	BM (AICc)	EB (AICc)	White (AICc)
Actividad	0.546	0.928	92.286	94.147	194.069
Tamaño del cuerpo	0.600	0.956	232.844	233.050	339.822
Sitio de canto	0.345	0.915	532.064	533.668	767.113
Tipo de veneno	0.627	0.939	187.080	188.051	405.864
Hábito	0.704	0.688	399.962	401.506	627.706
Hábitat	0.296	0.620	327.294	329.802	363.913
Modo de desarrollo	0.891	1.006	45.951	51.318	237.532
Miembros	0.753	1.006	13.282	13.719	41.513

* Todos los valores de $p < 0,001$

2.4. Conclusiones y valoración de la ejecución

Este proyecto ha aportado resultados que muestran un enfoque directo y prometedor sobre cómo los rasgos funcionales de los anfibios pueden representar relaciones filogenéticas en el Bosque Atlántico brasileño. Sin embargo, estos hallazgos aún dependen de estudios sobre linajes filogenéticos de anfibios completos para superar posibles restricciones biogeográficas de las informaciones actuales. Este trabajo incluye básicamente todas las especies de anfibios del Bosque Atlántico con datos disponibles tanto sobre características filogenéticas como funcionales, y destaca cómo se necesita más investigación básica para proporcionar datos empíricos para probar cuestiones evolutivas y ecológicas. Aunque las especies estrechamente relacionadas pueden mostrar diferentes estados ancestrales, se ha revelado que la

mayoría de los anfibios del Bosque Atlántico tienen rasgos funcionales impulsados por la historia filogenética. Sin embargo, la fuerza de sus señales filogenéticas puede variar considerablemente entre los órdenes, las familias y las subfamilias de anfibios. En resumen, se ha utilizado un abordaje novedoso para investigar los estados ancestrales reconstruidos en toda una clase de organismos en el Bosque Atlántico, teniendo en cuenta las diferencias de los niveles taxonómicos más bajos (especies) a los más altos (órdenes). A pesar de las posibles restricciones biogeográficas de las estimativas presentadas, estos resultados muestran cómo la evolución del rasgo funcional de los anfibios puede ser informativa para describir patrones filogenéticos regionales basados en caracteres múltiples y discretos. En general, los resultados de este estudio destacan el uso de la señal filogenética en caracteres descriptivos y puede ayudar a avanzar en el conocimiento sobre la evolución adaptativa en diferentes linajes filogenéticos. Esto representa un punto de partida adicional para abordar preguntas relacionadas con la hipótesis del conservadurismo y los patrones evolutivos que pueden ser importantes para el filtrado ambiental. Este trabajo ha tratado de avanzar en el uso de señales filogenéticas como sustituto de las similitudes ecológicas, apoyando los estudios de conservación que exploran los factores funcionales de la pérdida filogenética en los puntos críticos de biodiversidad.

2.5. Publicaciones resultantes

1. Campos, F. S.; Lourenço de Moraes, R.; Rudoy, A.; Llorente, G. A.; Solé, M. (2018). Functional trait evolution in amphibian phylogenetic relationships. Article submitted to *Ecology and Evolution*. Manuscript status: Under Review (major revision).

2. Lourenço-de-Moraes, R.; Campos, F. S.; Ferreira, R. B.; Solé, M.; Bastos, R. P. (2019). Back to the future: Conserving functional and phylogenetic diversity in the amphibian-climate refuges. Article submitted to *Biodiversity and Conservation*. Manuscript status: Accepted (*In press*). <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01706-x>

3. Informe de gastos del proyecto.

Tabla 2. Gastos realizados durante el proyecto titulado “Ecología evolutiva y funcional de anfibios en el Bosque Atlántico brasileño”, beneficiario de la convocatoria AEET de Ayuda a proyectos de investigación liderados por jóvenes investigadores, año 2017, en la modalidad Tomando la iniciativa, con una dotación de 2000 €.

Gastos ejecutados	Reais (R\$)	Euros (€)
Billete de avión: Barcelona - Goiânia (Brasil) - Barcelona	4,363	1,047
Material de campo y laboratorio	1,457	350
Transporte durante trabajos de campo	1,784	428
Alimentación durante trabajos de campo	1,180	283
Publicación de los resultados del proyecto	5,100	1,224
Total	13,884	3,332

* Tasa de cambio proporcional: estimada en enero de 2019 (R\$ 1.00 = 0.24 €).