



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (UFG)  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ICB)  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO (PPG-ECOEVOL)

VINNE MAGALHÃES CAETANO

**Aninhamento de assembleias de aves em arquipélagos  
oceânicos**

GOIÂNIA  
2022



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

## TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

### 1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação     Tese

### 2. Nome completo do autor

Vinne Magalhães Caetano

### 3. Título do trabalho

Aninhamento de assembleias de aves em arquipélagos oceânicos

### 4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento  SIM     NÃO<sup>1</sup>

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

a) consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a);

b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação.

O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

**Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.**



Documento assinado eletronicamente por **Adriano Sanches Melo, Usuário Externo**, em 13/09/2021, às 15:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **VINNE MAGALHAES CAETANO, Discente**, em 13/09/2021, às 18:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **2342159** e o código CRC **66446DD6**.

Processo:

23070.042442/2021-38

Documento:

2342159

VINNE MAGALHÃES CAETANO

**Aninhamento de assembleias de aves em arquipélagos  
oceânicos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução (PPG-EcoEvol), do Instituto de Ciências biológicas (ICB), da Universidade Federal de Goiás (UFG) como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.  
Área de concentração: Ecologia e Evolução

Orientador: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo

GOIÂNIA  
2022

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Caetano, Vinne Magalhães  
Aninhamento de assembleias de aves em arquipélagos oceânicos  
[manuscrito] / Vinne Magalhães Caetano. - 2022.  
37 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo.  
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2022.

Bibliografia.

Inclui mapas, tabelas.

1. Aninhamento morfológico. 2. Aves. 3. Assembleias. 4. Ilhas oceânicas. I. Melo, Adriano Sanches, orient. II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO**

Ata nº **183** da sessão de Defesa de Dissertação de **Vinne Magalhães Caetano**, que confere o título de **Mestre em Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **vinte e seis dias do mês de agosto de dois mil e vinte e um (26/08/2021)**, a partir das **08h35min**, por **videoconferência**, seguindo portaria CAPES no. 36 de 16 de março de 2020 e recomendação da UFG, realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada “**Aninhamento de assembleias de aves em arquipélagos oceânicos**”. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Prof. Dr. Adriano Sanches Melo (Depto Ecologia/IB/UFRGS)**, com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Prof. Dr. Mário Almeida Neto (Depto Ecologia/ICB/UFG)**, membro titular interno; **Prof. Dr. Renan Maestri (Depto Ecologia/IB/UFRGS)**, membro titular externo. Durante a arguição os membros da banca não fizeram sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Dissertação, tendo sido o candidato **aprovado** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo **Prof. Dr. Adriano Sanches Melo**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **vinte e seis dias do mês de agosto de dois mil e vinte e um (26/08/2021)**.

## TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Adriano Sanches Melo, Usuário Externo**, em 26/08/2021, às 16:06, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mário Almeida Neto, Professor do Magistério Superior**, em 26/08/2021, às 17:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Renan Maestri, Usuário Externo**, em 13/09/2021, às 15:10, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **2279957** e o código CRC **3BFD54D2**.



## **Agradecimentos**

Muito obrigado **Capes** pela bolsa de mestrado, **UFG** e **PPG ECOEVOL** pela oportunidade que recebi. Muito obrigado ao **Governo Federal** por manter, mesmo que com falhas, nossa querida UFG. Muito obrigado **Adriano Sanches Melo** pela paciência e apoio.

Muitíssimo obrigado **Ingrid Beatriz** por ser a única pessoa nesse mundo que me ouviu de corpo de alma, e me ajudou a superar meus conflitos internos. Muito obrigado **Kledson Lemes** pelo apoio. Muito obrigado **Gabriela Alves** e **Kassia Vidal** pela amizade. Muito obrigado **Thiago Sabino** pela amizade e por ter me ensinado a ver a vida de uma forma melhor.

Um obrigado muito especial à meu falecido pai, **Nilson Borges**, que infelizmente partiu antes de realizar seu sonho, ver seus filhos formados e empregados. Onde quer que o senhor esteja, fique tranquilo, cuidarei de nossa família, eu prometo.



## Resumo

A riqueza de espécies de uma ilha pode ser direcionada pela qualidade, complexidade e heterogeneidade do habitat, assim como pela habilidade de dispersão das espécies. Tamanho e altitude das ilhas podem ser usados como variáveis substitutas dos atributos de habitats, e isolamento das ilhas pode ser usado para representar a habilidade de dispersão das espécies. Comunidades em um gradiente de isolamento ou complexidade ambiental podem formar um padrão de distribuição aninhado taxonomicamente e/ou morfológicamente. Testei o aninhamento morfológico em assembleias de aves de ilhas de oito arquipélagos oceânicos em relação a tamanho, altitude e isolamento de suas ilhas. Realizei esse teste ponderando o aninhamento pela magnitude da diferença entre a variável testada e sem esse ponderamento. Constatei que o aninhamento morfológico mostrou-se predominantemente relevante para tamanho e altitude, enquanto o isolamento não foi capaz de explicar o aninhamento em nenhum arquipélago. As análises não ponderadas apresentaram mais resultados positivos para aninhamento do que aquelas ponderadas pela diferença de altitude, tamanho ou isolamento. O aninhamento observado foi mais devido a riqueza compartilhada entre as comunidades do que devido a topologia da árvore de semelhança morfológica entre as espécies. Isso significa que se uma comunidade compartilha similaridade de atributos com outras comunidades, essa similaridade nos atributos é proveniente das espécies compartilhadas entre essas comunidades e não de espécies diferentes com atributos similares. O isolamento não foi capaz de explicar o aninhamento, porém, é possível que existam medidas de isolamento com maior relevância biológica.

Palavras Chave: Aninhamento morfológico, aves, assembleias, ilhas oceânicas.

## **Abstract**

The species richness of an island can be driven by the quality, complexity and heterogeneity of the habitat, as well as the dispersal ability of the species. Island size and altitude can be used as surrogate variables for habitat attributes, and island isolation can be used to represent the dispersal ability of species. Communities on a gradient of isolation or environmental complexity can form a taxonomically and/or morphologically nested distribution pattern. I tested the morphological nesting of bird assemblages from islands of eight oceanic archipelagos for size, altitude, and isolation of their islands. I performed this test by weighting the nesting by the magnitude of the difference between the tested variable and without this weighting. I found that morphological nesting was predominantly relevant to size and altitude, while isolation was not able to explain nesting in any archipelago. Unweighted analyzes had more positive results for nesting than those weighted by difference in altitude, size or isolation. The nesting observed was more due to richness shared between communities than due to the tree topology of morphological similarity between species. This means that if a community shares similarity in attributes with other communities, this similarity in attributes comes from the species shared between these communities and not from different species with similar attributes. Isolation was not able to explain the nesting, however, it is possible that there are isolation measures with greater biological relevance.

**Keywords:** Morphological nestedness, birds, assemblages, oceanic islands

## Introdução

Por muito tempo os pesquisadores ficaram fascinados em explicar a existência de padrões de riqueza de espécies. Com o passar dos anos e dos estudos científicos, descobrimos que a riqueza de uma comunidade é determinada por alguns fatores atuando em conjunto, como a qualidade, complexidade e heterogeneidade dos habitats (Johnson, 2007; Hortal et al., 2009; Sam et al., 2019) (Ver Caixa 1 para definições), e limitação na dispersão das espécies (Lasky et al., 2017). A seleção natural favorece a capacidade dos indivíduos de distinguir a qualidade dos habitats, de modo que locais com habitats de melhor qualidade tendem a abrigar mais espécies (Clark & Shutler, 1999; Johnson, 2007). A heterogeneidade do habitat juntamente com sua complexidade também exercem forte influência sobre a riqueza de espécies. Locais com habitats mais heterogêneos e complexos (e.g. Vários habitats com alta complexidade estrutural) proporcionam maior quantidade e diversidade de alimentos e possibilitam a coexistência de mais espécies (Hortal et al., 2009; Pigot et al., 2018; Sam et al., 2019). Mesmo que um local possua boa qualidade, alta complexidade e grande heterogeneidade de habitats, ele ainda pode possuir baixa riqueza devido à limitação na capacidade de dispersão das espécies, de modo que quanto menos espécies forem capazes de colonizar um local, menor será sua riqueza (MacArthur & Wilson, 1967; Patterson, 1987).

---

**Caixa 1:** Definições dos termos usados.

---

---

Habitat: o conjunto de condições e recursos presente em uma área que permitem sua ocupação, sobrevivência e reprodução por indivíduos de uma dada espécie (Baseada em: Hall et al., 1997).

Qualidade do habitat: o quanto um ambiente fornece condições apropriadas para indivíduos e populações persistirem através do tempo (Michael et al., 2010).

Heterogeneidade de habitats: a quantidade de habitats presentes em um local.

Complexidade de habitat: a quantidade de elementos constituindo um habitat.

Atributos: um aspecto mensurável de um organismo que determina sua interação com o ambiente de algum modo (Flyn et al., 2009).

Metacomunidade: o conjunto de comunidades locais que são ligadas por dispersão de múltiplas espécies potencialmente interagindo (Leibold et al., 2004).

---

No entanto, mensurar com boa acurácia as variáveis do habitat é uma tarefa difícil. Podemos medir a qualidade do habitat diretamente por meio dos atributos do habitat em si, ou indiretamente pela quantificação de indivíduos e populações em diferentes habitats para revelar a variação na qualidade do habitat por meio de comparações (Johnson, 2007). Na primeira abordagem devemos medir recursos críticos, como alimento e locais de nidificação, além de restrições ecológicas como acessibilidade física aos recursos e predação (Johnson, 2007). Na segunda abordagem, precisamos obter dados de demografia (densidade, abundância, reprodução e sobrevivência), medidas de distribuição (seleção de habitat, incidência, distribuição comportamental ou de faixa etária) e medidas de condições do indivíduo (variáveis morfológicas e fisiológicas) (Johnson, 2007). Segundo Johnson (2007) 74% de um total de 173 estudos publicados entre 1984 e 2005 usaram a segunda abordagem para mensurar a qualidade do habitat. No entanto, cada estudo utilizou apenas algumas das variáveis das abordagens anteriormente citadas, mostrando uma inconsistência ou falta de padrão das medidas específicas a serem

usadas para medir a qualidade do habitat. Obter a capacidade de dispersão de cada espécie também é uma tarefa igualmente complicada, pois é difícil obter uma medida eficaz da habilidade de dispersão para todas as espécies (Dawideit et al., 2009). Portanto, existe uma grande dificuldade não só na coleta de dados para estudos de larga escala, como uma dificuldade na seleção de quais dados e abordagens serão utilizados. Para facilitar tais estudos, variáveis ambientais, tais como tamanho e altitude de ilhas podem ser usadas como indicativas dos atributos de habitat, enquanto isolamento pode ser usado como medida de limitação de dispersão (MacArthur & Wilson, 1967).

Ilhas maiores podem abrigar ambientes mais diversos e tendem a ter maior complexidade topográfica, aumentando a heterogeneidade de habitats e a chance de possuir habitat apropriado para uma dada espécie, suportando uma maior quantidade de espécies (MacArthur & Wilson, 1967; Lack, 1969). Além disso, ilhas maiores têm capacidade de manter populações maiores, reduzindo a extinção por estocasticidade demográfica (MacArthur & Wilson, 1967; Hanski, 1994). Espécies que precisam de uma área grande para manter suas populações serão extintas de ilhas menores e permanecerão apenas em ilhas maiores (Wright et al., 1998). Ainda, ilhas maiores são um “alvo” maior para a colonização das espécies e, portanto, tem maior probabilidade de serem colonizadas (MacArthur & Wilson, 1967). Desse modo, ilhas maiores tendem a ter maior riqueza. No entanto, não podemos esperar que apenas o tamanho seja um bom preditor da diversidade de espécies em qualquer caso particular (MacArthur & Wilson, 1967). Ilhas com maior altitude tendem a ter diferentes habitats e topografia mais complexa, levando à uma maior

heterogeneidade de habitats e, portanto, a abrigar mais espécies (MacArthur & Wilson, 1967; Lasky et al., 2017).

Diferenças na capacidade de dispersão das espécies interagem com o isolamento das ilhas, de modo que dispersores menos eficientes tendem a estar apenas nas ilhas mais próximas do continente, enquanto dispersores mais eficientes tendem a estar na maioria das ilhas (Wang et al., 2010). As ilhas mais isoladas recebem menos espécies novas, mantendo baixos valores de riqueza de espécies, gêneros ou categorias taxonômicas mais altas devido a limitação de dispersão das espécies (MacArthur & Wilson, 1967).

Tamanho, altitude e isolamento são capazes de formar um gradiente de riqueza de espécies. As comunidades dentro desse gradiente podem seguir uma estrutura aninhada, na qual o conjunto de espécies de uma comunidade é um subconjunto das espécies de outra comunidade mais rica em espécies (Patterson & Atmar, 1986). Esse padrão de distribuição de espécies é conhecido como aninhamento taxonômico (Patterson & Atmar, 1986). O aninhamento também pode ser funcional, quando o conjunto de funções ecológicas desempenhados em uma comunidade é um subconjunto daquelas presentes em outra comunidade mais rica em funções ecológicas (Melo et al., 2014). A riqueza de funções ecológicas de uma comunidade é estimada a partir dos atributos biológicos relacionados aos processos ecossistêmicos. Porém, quando esses atributos não são relacionados aos processos ecossistêmicos, podemos dizer que o aninhamento é morfológico ou baseado em atributos biológicos. Essa última abordagem foca em entender como os atributos biológicos são distribuídos entre as comunidades de uma metacomunidade.

Ilhas oceânicas são um excelente objeto de estudo de aninhamento não apenas por possuírem contornos discretos, mas também por possuírem grande variação de tamanho, altitude e isolamento da área fonte de espécies. As aves são um ótimo grupo de estudo por possuírem grande variação na capacidade de dispersão, modo de exploração dos habitats, e responderem a gradientes de tamanho (Matthews et al., 2015a), de elevação de ilhas (Jankowski et al., 2012) e de proximidade da área fonte de espécies (Reed, 1987).

Tendo em vista a importância de testar múltiplas hipóteses de assembleias simultaneamente para examinar os mecanismos subjacentes estruturando a composição da comunidade (Wang et al., 2010), nesse estudo testarei se tamanho, altitude e isolamento de ilhas são capazes de explicar o aninhamento morfológico em assembleias de aves em arquipélagos oceânicos. Similar ao hipotetizado para aninhamento taxonômico, espero que assembleias de ilhas menores tenham sua diversidade morfológica aninhada em ilhas maiores, pois espero que ilhas maiores possuam maior heterogeneidade e complexidade de habitats abrigando maior diversidade morfológica em relação às ilhas menores. Além disso, ilhas maiores tendem a ter mais espécies e conseqüentemente mais tipos diferentes de morfologia, embora a chance de adicionar uma espécie com atributo particularmente único/complementar diminua com o aumento no número de espécies (Petchey & Gaston, 2002). Espero que assembleias de ilhas de menor altitude possuam menor diversidade morfológica e sejam aninhadas em assembleias de ilhas de maior altitude, pois a maior heterogeneidade de habitats das ilhas mais altas tendem a aumentar sua complementaridade de atributos e diversidade morfológica (Petchey & Gaston, 2002). Também espero que assembleias de ilhas

mais isoladas tenham sua diversidade morfológica aninhada nas assembleias de ilhas menos isoladas, pois acredito que a limitação na capacidade de dispersão das espécies faça com que as assembleias de ilhas mais isoladas sejam constituídas somente por um conjunto de espécies com morfologia capaz de colonizar ilhas distantes, reduzindo a diversidade morfológica das ilhas mais isoladas de modo que elas formem um subconjunto da diversidade morfológica encontrada em ilhas menos isoladas.

## **Métodos**

Quantifiquei o aninhamento morfológico em assembleias de aves de ilhas oceânicas em oito arquipélagos distribuídos nos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico (Tabela 1; Figuras 1 e 2). Obtive a distribuição das espécies de aves presentes em cada ilha na literatura (Davidar et al., 2007; Sanderson et al., 2009; Torre et al., 2019; Taburton, 2017). Somente espécies consideradas residentes das ilhas foram utilizadas. Espécies pelágicas e introduzidas foram removidas do estudo. Todas as espécies tiveram sua nomenclatura padronizada de acordo com Clements (2019). Selecionei atributos relacionados à habilidade de dispersão das espécies e sua interação com o habitat (Tabela 2), pois padrões aninhados taxonomicamente surgem do modo como os atributos das espécies se relacionam com sua habilidade de dispersão, capacidade de colonização, vulnerabilidade a extinção e especificidade de habitat (Lomolino, 1999; Hu et al., 2011; Luiz et al., 2013; Lasky et al., 2017). Utilizei somente atributos com dados quantitativos e que variam mais entre do que dentro de espécies, pois eles possuem informação mais completa e acurada sobre os



mecanismos sustentando a estrutura da comunidade (McGill et al., 2006; Ulrich & Gotelli, 2010). Extraí os atributos de Ricklefs (2017), Storchová & Horák (2018), Woinarski et al. (2017) e Cooke et al. (2019).

Tabela 1. Número de ilhas, riqueza de aves de cada arquipélago estudado e área fonte de espécies.

Arquipélagos	Número de ilhas	Riqueza de aves	Área fonte
Açores	9	34	Continente
Andamão	37	76	Continente
Bismarck	37	136	Continente
Cabo Verde	12	39	Continente
Canárias	11	80	Continente
Nova Caledônia	13	115	Ilha grande-terre
Salomão	99	126	Continente
Vanuatu	34	104	Ilha Sanma

Tabela 2. Atributos biológicos usados, unidade de medida, relação e referências. Unidade = Unidade de medida usada para mensurar os atributos, valores em outras unidades de medida foram convertidos para estas.

Atributo	Unidade	Relação	Referências
Massa corporal	g	Habilidade de dispersão e Especificidade de habitat	(Schoener e Schoener, 1984; Cook & Quinn, 1995; Bertrand et al., 2016)
Comprimento do corpo	mm	Habilidade de dispersão e Especificidade do habitat	(Schoener & Schoener, 1984; Cook & Quinn, 1995; Bertrand et al., 2016)
Comprimento da asa	mm	Habilidade de dispersão	(Claramunt et al., 2012)
Comprimento da cauda	mm	Habilidade de dispersão e Especificidade de habitat	(Bears et al., 2008; Bertrand et al., 2016)

Comprimento do tarso	mm	Especificidade de habitat	(Bertrand et al., 2016)
Comprimento do bico	mm	Especificidade de habitat	(Edelaar et al., 2012; Greenberg et al., 2012; Caro et al., 2013)

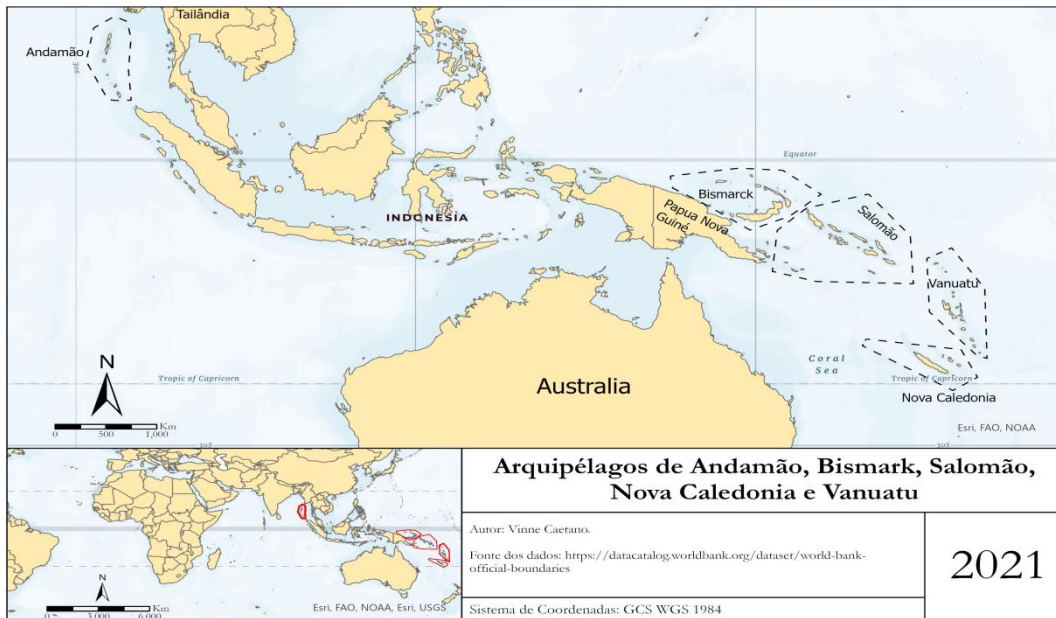


Figura 1: Localização dos arquipélagos de Andamão, Bismarck, Salomão, Nova Caledônia e Vanuatu.



Figura 2: Localização dos arquipélagos de Açores, Canárias e Cabo Verde.

Extraí os dados de tamanho, altitude e isolamento de ilhas da literatura e por meio de ferramentas *on-line* (Tabela S1). O isolamento de cada ilha foi definido como sendo a menor distância entre a ilha e a área fonte (de borda a borda). A área fonte foi definida como sendo o território maior e mais próximo do conjunto de ilhas. Em alguns casos, a área fonte foi o continente, em outros, a maior ilha do arquipélago (Tabela 1).

Existem diversas formas de quantificar o aninhamento encontrado em uma matriz de metacomunidade (Almeida-Neto et al., 2008). Em sua maioria, as fórmulas matemáticas otimizam a disposição de linhas e colunas da matriz para maximizar seu aninhamento (McAbendroth et al., 2015). Entretanto, este tipo de análise não fornece informações que auxiliem na interpretação de causas do aninhamento. Contudo, há um método que usa uma variável ambiental para ordenar as comunidades da mais diversa para a menos diversa (Almeida-Neto et al., 2008; Melo et al., 2014). Utilizei a análise treeNODF (Melo et al., 2014) para quantificar o aninhamento morfológico em cada arquipélago. Essa análise utiliza uma matriz de distribuição de espécies, ordenada por uma variável ambiental, que pode ser usada para testar a significância do aninhamento filogenético, funcional e por extensão, morfológico (Melo et al., 2014). Neste último, a diversidade morfológica de cada comunidade ou assembleia é dada pela soma dos ramos de uma árvore de relacionamento das espécies (Melo et al., 2014). Para que uma comunidade seja aninhada em outra, sua diversidade morfológica deve ser menor do que a diversidade morfológica da outra comunidade, e parte dessa diversidade deve ser compartilhada entre as duas comunidades (Melo et al., 2014). O aninhamento é

quantificado em cada par de comunidades. O ordenamento da matriz pela variável ambiental supõe que a comunidade supostamente mais diversa (e.g. linha acima, quando ordenada, por exemplo, pelo tamanho das ilhas decrescente) possui maior diversidade morfológica que a comunidade da linha abaixo (comunidade de menor tamanho). Se isso ocorrer, o aninhamento será a proporção da diversidade morfológica da comunidade menos diversa (linha abaixo) que é compartilhada com a comunidade mais diversa (linha acima). Se isso não ocorrer, pois a ilha da linha abaixo pode possuir maior diversidade morfológica ou não compartilhar diversidade com a ilha da linha acima, o aninhamento do par será zero (Melo et al., 2014). O aninhamento da matriz é dado pela média do aninhamento dos pares de comunidades. Melo e colaboradores (2014) dividiram o aninhamento em dois componentes, um devido à riqueza de espécies compartilhada entre as comunidades (*S.fraction*), e outro devido à topologia da árvore de relacionamento utilizada (*topoNODF*). Essa distinção nos permite identificar se o aninhamento encontrado é mais influenciado pela composição de espécies (*S.fraction*) ou pela particularidade da árvore de relacionamento (*topoNODF*) (Melo et al., 2014; Matthews et al., 2015a).

A diversidade morfológica de cada comunidade foi estimada como a soma do comprimento dos ramos que unem suas espécies na árvore de relacionamento. Para construir a árvore de relacionamento de espécies baseada em atributos em cada arquipélago, criei uma matriz triangular de distância euclidiana com os atributos morfológicos padronizados e a usei para obter um dendrograma usando o método de classificação UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean*). Transformei esse dendrograma em uma árvore de relacionamentos. Nessa árvore, espécies com atributos similares estão próximas entre si (Petchey e Gaston, 2002).

Comunidades com muitas espécies dispersas pelos ramos da árvore terão alta diversidade morfológica (Petchey & Gaston, 2002). Padronizei os atributos e criei a matriz triangular com as funções *decostand* (method = "range") do pacote "vegan" (Oksanen et al., 2019), e *dist* (method = "euclidean") do pacote "stats" (R Core Team, 2020). Obtive o dendrograma com a função *hclust* (method = "average" (=UPGMA)) do pacote "stats" (R Core Team, 2020) e transformei esse dendrograma em uma árvore com a função *as.phylo* do pacote "ape" (Paradis & Schliep, 2019) no ambiente de programação estatística R (R Core Team, 2020).

O método aqui utilizado quantifica o aninhamento de cada par de comunidades de modo que o aninhamento da matriz é a média do aninhamento observado nos pares de ilhas. A ordenação das linhas segue uma variável ambiental. Contudo, o aninhamento observado de cada par pode ser relacionado à diferença da variável usada no ordenamento, com maior probabilidade de haver aninhamento entre o par de comunidades quanto maior for a diferença da variável ambiental entre o par de comunidades. Portanto, um método mais acurado consideraria essa diferença da variável ambiental entre o par e atribuiria maior peso ao aninhamento dos pares de comunidades em que essa diferença fosse maior.

Para ponderar o aninhamento de cada par de ilhas pela diferença da variável explanatória, modifiquei as funções suplementares da análise *treeNODF* (*treeNodfOne*, *tree.nodf.dist*, *treeNodf*, *treeNodfTest*) do pacote "CommEcol" (Melo, 2019). Para isso, padronizei os valores da variável explanatória dividindo o valor da variável de cada ilha pelo valor mais alto dessa variável em uma ilha no arquipélago. Desse modo, o valor padronizado de cada ilha tornou-se proporcional ao valor da ilha maior, mais alta ou mais isolada. Para cada par de assembleias, multipliquei o

aninhamento do par pela diferença absoluta da variável padronizada entre as duas assembleias. Desse modo, quanto maior for a diferença da variável entre as duas assembleias, maior será o peso desse par de assembleias no aninhamento da matriz. Padronizei os valores com a função *decostand* (method= "max") do pacote "vegan" (Oksanen et al., 2019). A análise treeNODF está disponível no pacote "CommEcol" (Melo, 2019) no ambiente de programação estatística R (R Core Team, 2020).

Ordenei a matriz de distribuição de espécies de cada arquipélago de acordo com cada variável ambiental utilizada. Para as variáveis tamanho e altitude, ordenei as linhas (assembleias) da matriz de forma decrescente. Desse modo, esperei que as assembleias presentes em ilhas maiores ou mais elevadas possuíssem maior diversidade morfológica, e que as assembleias de ilhas menores ou menos elevadas seriam aninhadas naquelas. Para a variável isolamento, ordenei a matriz de forma crescente. Dessa forma, esperei que as assembleias de ilhas mais isoladas, possuíssem menor diversidade morfológica e seriam aninhadas nas assembleias de ilhas menos isoladas.

Por fim, calculei o aninhamento de cada arquipélago para cada variável ambiental com ou sem ponderação pelo tamanho da diferença da variável ambiental e realizei testes de permutação. O teste consistiu na ordenação aleatória das linhas (assembleias) da matriz de distribuição, removendo o efeito sobre o aninhamento causado por seu ordenamento pelas variáveis ambientais. A estatística de aninhamento foi recalculada 999 vezes e, por fim, obtive uma distribuição de valores de aninhamento aleatório, a partir da qual calculei a probabilidade do valor de aninhamento observado ter sido obtido ao acaso (Melo et al., 2014; Matthews et al., 2015a).

## Resultados

O aninhamento da matriz ordenada pelo tamanho das ilhas foi relevante em seis dos oito arquipélagos estudados, tanto em análises ponderadas ou não pela magnitude da diferença de tamanho das ilhas (Tabela 3). O aninhamento devido a riqueza compartilhada (*S.fraction*) foi relevante em ambas análises em todos os seis arquipélagos em que o aninhamento da matriz foi significativo, e em um arquipélago cujo aninhamento da matriz não teve significância na análise ponderada (Tabela 3). A porção do aninhamento devido a topologia da árvore de atributos (*topoNODF*) foi relevante em apenas um arquipélago no qual o aninhamento total da matriz não teve relevância na análise ponderada, e em cinco arquipélagos cujo aninhamento total da matriz foi relevante na análise não ponderada (Tabela 3).

Tabela 3. Aninhamento morfológico da matriz e seus componentes *S.fraction* e *topoNODF*, quando ordenando as linhas da matriz pelo tamanho decrescente das ilhas. A análise foi feita tanto com e sem ponderação pela magnitude de diferença em tamanho das ilhas. Os valores são de efeito de tamanho padronizado, dado pela subtração de *treeNodf* observado pelo *treeNodf* esperado e dividido pelo desvio padrão do *treeNODF* esperado. Valores entre parênteses indicam a probabilidade do valor ter sido obtido ao acaso.

Arquipélagos	Aninhamento ponderado			Aninhamento não ponderado		
	Matriz	<i>S.fraction</i>	<i>topoNODF</i>	Matriz	<i>S.fraction</i>	<i>topoNODF</i>
Açores	1,11 (0,151)	1,05 (0,171)	1,78 ( <b>0,039</b> )	0,35 (0,356)	0,30 (0,377)	1,14 (0,136)
Andamão	2,52 ( <b>0,004</b> )	2,61 ( <b>0,004</b> )	-1,20 (0,908)	5,49 ( <b>0,001</b> )	5,61 ( <b>0,001</b> )	1,97 ( <b>0,025</b> )
Bismarck	2,18 ( <b>0,001</b> )	2,39 ( <b>0,001</b> )	1,07 (0,146)	5,95 ( <b>0,001</b> )	6,00 ( <b>0,001</b> )	5,27 ( <b>0,001</b> )
Cabo Verde	1,52 (0,058)	1,70 ( <b>0,040</b> )	-0,37 (0,641)	1,32 (0,090)	1,57 (0,053)	-0,68 (0,735)
Canárias	2,78 ( <b>0,001</b> )	2,82 ( <b>0,001</b> )	1,60 (0,057)	3,08 ( <b>0,001</b> )	3,04 ( <b>0,001</b> )	2,80 ( <b>0,004</b> )
Nova	1,98 ( <b>0,015</b> )	1,97 ( <b>0,027</b> )	1,00 (0,153)	3,12 ( <b>0,001</b> )	2,87 ( <b>0,001</b> )	2,98 ( <b>0,002</b> )

Salomão	4,71 (0,001)	5,21 (0,001)	-0,97 (0,836)	9,21 (0,001)	9,89 (0,001)	3,12 (0,002)
Vanuatu	3,46 (0,001)	3,73 (0,001)	0,10 (0,388)	4,16 (0,001)	4,59 (0,001)	1,48 (0,067)

O aninhamento da matriz ordenada pela altitude das ilhas foi relevante em cinco dos oito arquipélagos em ambas análises ponderada ou não pela magnitude da diferença de altitude das ilhas (Tabela 4). *S.fraction* foi relevante em todos arquipélagos cujo aninhamento total da matriz teve relevância em ambas análises (Tabela 4). *topoNODF* foi relevante em somente dois arquipélagos cujo aninhamento total da matriz foi relevante na análise ponderada, e em quatro arquipélagos cujo aninhamento da matriz foi relevante na análise não ponderada (Tabela 4).

Tabela 4. Aninhamento morfológico da matriz e seus componentes *S.fraction* e *topoNODF*, quando ordenando as linhas da matriz pela altitude decrescente das ilhas. A análise foi feita tanto com e sem ponderação pela magnitude de diferença em altitude das ilhas. Os valores são de efeito de tamanho padronizado, dado pela subtração de *treeNodf* observado pelo *treeNodf* esperado e dividido pelo desvio padrão do *treeNODF* esperado. Valores entre parênteses indicam a probabilidade do valor ter sido obtido ao acaso.

Arquipélagos	Aninhamento ponderado			Aninhamento não ponderado		
	Matriz	<i>S.fraction</i>	<i>topoNODF</i>	Matriz	<i>S.fraction</i>	<i>topoNODF</i>
Açores	-1,14 (0,827)	-1,18 (0,842)	0,27 (0,380)	-0,60 (0,712)	-0,68 (0,729)	1,42 (0,078)
Andamão	3,65 (0,001)	3,70 (0,001)	-0,47 (0,649)	5,49 (0,001)	5,52 (0,001)	2,70 (0,005)
Bismarck	4,66 (0,001)	4,80 (0,001)	3,63 (0,001)	5,39 (0,001)	5,53 (0,001)	4,56 (0,001)
Cabo Verde	-0,47 (0,663)	-0,35 (0,619)	-1,15 (0,878)	0,25 (0,406)	0,42 (0,344)	-0,94 (0,814)
Canárias	2,15 (0,012)	2,07 (0,017)	2,19 (0,011)	2,68 (0,002)	2,69 (0,003)	2,10 (0,014)
Nova	0,63 (0,255)	0,41 (0,257)	0,49 (0,304)	0,94 (0,175)	0,91 (0,189)	0,79 (0,205)
Salomão	6,11 (0,001)	6,90 (0,001)	-1,14 (0,885)	7,77 (0,001)	7,85 (0,001)	4,66 (0,001)
Vanuatu	2,95 (0,001)	3,22 (0,001)	0,99 (0,167)	3,04 (0,001)	3,43 (0,001)	0,84 (0,215)



O aninhamento da matriz ordenada pelo isolamento das ilhas não foi relevante em nenhum arquipélago nas análises ponderada ou não pela diferença de isolamento das ilhas (Tabela 5). *S.fraction* e *topoNODF* não foram relevantes em nenhum arquipélago em ambas análises (Tabela 5). Em geral, independente da análise usada, o aninhamento observado foi maior do que o esperado pelo acaso para as matrizes ordenadas pelo tamanho e pela altitude das ilhas (Tabelas 3 e 4) e teve uma tendência a ser menor que o esperado pelo acaso nas matrizes ordenadas pelo isolamento (Tabela 5).

Tabela 5. Aninhamento morfológico da matriz e seus componentes *S.fraction* e *topoNODF*, quando ordenando as linhas da matriz pelo isolamento crescente das ilhas. A análise foi feita tanto com e sem ponderação pela magnitude de diferença em isolamento das ilhas. Os valores são de efeito de tamanho padronizado, dado pela subtração de *treeNodf* observado pelo *treeNodf* esperado e dividido pelo desvio padrão do *treeNODF* esperado. Valores entre parênteses indicam a probabilidade do valor ter sido obtido ao acaso.

Arquipélagos	Aninhamento ponderado			Aninhamento não ponderado		
	Matriz	<i>S.fraction</i>	<i>topoNODF</i>	Matriz	<i>S.fraction</i>	<i>topoNODF</i>
Açores	1,03 (0,171)	1,09 (0,158)	-0,86 (0,785)	0,95 (0,176)	0,99 (0,164)	-0,43 (0,651)
Andamão	-1,87 (0,966)	-1,92 (0,975)	-0,35 (0,631)	-2,02 (0,978)	-2,07 (0,980)	-0,53 (0,692)
Bismarck	-1,68 (0,957)	-1,42 (0,924)	-2,11 (0,988)	-1,71 (0,961)	-1,41 (0,923)	-2,26 (0,986)
Cabo Verde	0,46 (0,338)	0,60 (0,292)	-0,73 (0,755)	0,44 (0,339)	0,63(0,273)	-1,04 (0,848)
Canárias	-0,67 (0,746)	-0,68 (0,749)	-0,44 (0,651)	-0,78 (0,770)	-0,64 (0,728)	-1,77 (0,965)
Nova Caledônia	0,52 (0,302)	0,33 (0,373)	0,75 (0,242)	-0,26 (0,593)	0,12 (0,457)	-1,11 (0,876)
Salomão	-2,16 (0,987)	-3,13 (1,000)	1,19 (0,122)	-2,47 (0,992)	-2,69 (0,997)	-0,75 (0,764)
Vanuatu	-0,20 (0,588)	-0,37 (0,651)	0,38 (0,348)	0,61 (0,272)	0,82 (0,214)	-0,26 (0,610)

## Discussão

Nesse estudo constatei que tamanho e altitude das ilhas foram capazes de explicar o aninhamento morfológico na maioria dos arquipélagos estudados e que esse aninhamento foi mais devido a riqueza compartilhada entre as comunidades do que devido a topologia da árvore de relacionamento morfológico. Isso significa que, de forma geral, se uma comunidade compartilha similaridade de atributos com outras comunidades, essa similaridade nos atributos é proveniente das espécies compartilhadas entre essas comunidades e não de espécies diferentes com atributos similares. Esse achado apoia a hipótese de que ilhas maiores e mais altas abrigam uma maior diversidade morfológica que ilhas menores e de menor altitude. Além disso, revela gradientes de diversidade morfológica entre as ilhas distribuídas no mesmo arquipélago.

O aninhamento taxonômico e morfológico podem se relacionar de duas formas. A primeira possibilidade é que duas comunidades compartilhem muitas espécies, então, a diversidade morfológica compartilhada entre essas comunidades vem das mesmas espécies e se houver aninhamento taxonômico também haverá aninhamento morfológico (Figura 3). A segunda possibilidade é que as comunidades compartilhem poucas espécies, porém, possuam muitas espécies similares morfológicamente. Isso fará com que parte dos comprimentos dos ramos levando até a base da árvore de semelhança morfológica sejam compartilhados. Nesse caso, o aninhamento morfológico depende da topologia da árvore e pode haver aninhamento taxonômico e não haver aninhamento morfológico (Figura 4).

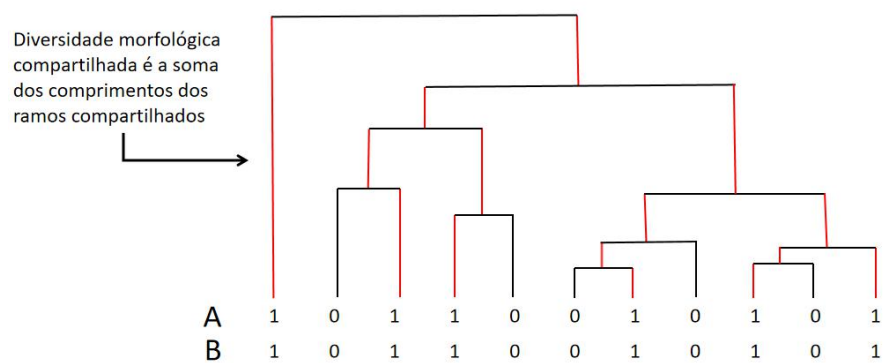


Figura 3: Possibilidade 1 da relação aninhamento taxonômico x morfológico. A diversidade morfológica compartilhada entre assembleias vêm das espécies compartilhadas.

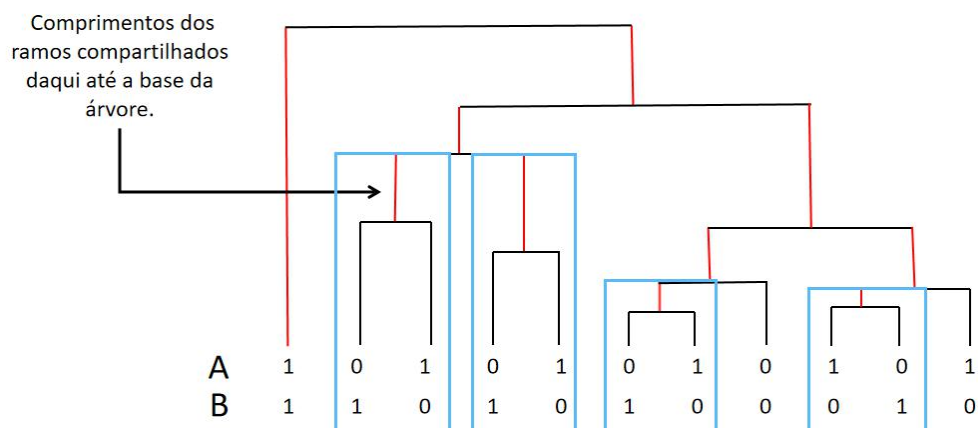


Figura 4: Possibilidade 2 da relação aninhamento taxonômico x morfológico. A diversidade morfológica compartilhada entre assembleias vêm das espécies diferentes com morfologia similar.

Nesse estudo, constatei que para as variáveis tamanho e altitude das ilhas de arquipélagos oceânicos, o aninhamento morfológico de assembleias de aves seguiu a primeira possibilidade, pois *S.fraction* foi relevante na maioria dos arquipélagos e *topoNODF* não, indicando que as espécies são compartilhadas entre as ilhas. Caso *topoNODF* fosse relevante na maioria dos arquipélagos as comunidades compartilhariam poucas espécies, porém, teriam muitas espécies similares morfológicamente. Assim, o aninhamento morfológico seria devido a espécies

diferentes com atributos similares e haveria a possibilidade de não existir aninhamento morfológico na presença de aninhamento taxonômico.

O aninhamento morfológico devido o isolamento das ilhas em relação à área fonte de espécies não foi relevante, o que refuta minha hipótese de que ilhas mais isoladas seriam mais pobres em diversidade morfológica e a compartilhariam com as mais ricas. Espera-se que o aninhamento taxonômico, e conseqüentemente o morfológico, seja maior sob um nível intermediário de isolamento (Azeria, 2004; Budd & Pandolfi, 2010). Portanto, uma possível explicação para essa irrelevância do aninhamento morfológico é que o isolamento entre as ilhas de cada arquipélago foi extremo (muito alto, ou muito baixo), a ponto de não formar um gradiente de diversidade de espécies. Por um lado, altas diferenças de isolamento entre as ilhas deveriam formar um padrão de subconjuntos não aninhados de composição de espécies devido a altas taxas de especiação e extinção (Budd & Pandolfi, 2010). Por outro lado, baixas diferenças de isolamento deveriam gerar padrões homogêneos não aninhados taxonomicamente, pois a alta conectividade entre locais deveria manter a semelhança na composição das assembleias (Azeria, 2004).

Um segundo potencial motivo para a falta de relevância no aninhamento devido o isolamento das ilhas é a dificuldade em quantificar o isolamento de forma biologicamente significativa (Lomolino, 1996). É possível que a medida de isolamento usada (distância para o continente mais próximo ou a maior ilha do arquipélago) não seja a forma mais adequada para quantificar o isolamento (Wang et al., 2010), principalmente quando consideramos a existência de ilhas “trampolins” que possibilitam as aves colonizarem ilhas mais distantes do que sua capacidade de voo contínuo permitiria (MacArthur & Wilson, 1967). Dessa maneira, talvez seja

necessário usar uma medida de isolamento que incorpore o efeito das conectividade entre ilhas (Bender, et al., 2016).

A comparação entre os resultados das análises ponderada ou não pela diferença da variável usada no ordenamento revelou que a análise não ponderada produziu mais resultados significativos para todas as variáveis. Isso pode ser constatado pelo fato de *topoNODF* ser relevante em três vezes mais arquipélagos na análise não ponderada do que na análise ponderada.

Como a única diferença entre o aninhamento morfológico e funcional é a atribuição, aos atributos biológicos, de funções ecológicas ligadas ao funcionamento do ecossistema presente na análise funcional, podemos comparar os resultados de ambas análises. Em um estudo com assembleias de aves em fragmentos florestais no continente, Matthews e colaboradores (2015a) usaram a análise *treeNODF* não ponderada e ordenamento da matriz pelo tamanho decrescente dos fragmentos. Eles observaram que os pequenos fragmentos formaram subconjuntos aninhados funcionalmente naqueles maiores. O aninhamento observado foi mais influenciado pela composição de espécies das ilhas (*S.fraction*) do que pela diferença morfológica entre espécies (*topoNODF*). Nesse estudo, ambas análises ponderadas ou não pela diferença da variável ambiental apresentaram resultados similares ao achado de Matthews e colaboradores (2015a), o que indica que os mecanismos relacionados à montagem das assembleias e correlacionado ao tamanho dos fragmentos ou ilhas agem de forma semelhante tanto em ilhas oceânicas quanto em fragmentos florestais continentais.

## **Conclusão**

Entender os mecanismos e variáveis sustentando o aninhamento é mais importante que sua mera quantificação (Matthews et al., 2015b). Vários processos foram propostos por causarem aninhamento (Ulrich et al., 2009), incluindo colonização e extinção diferencial direcionada pelos atributos das espécies, tais como habilidade de dispersão (Patterson & Atmar, 1986), heterogeneidade e qualidade do habitat (Wright & Reeves, 1992). Nesse estudo, testei a hipótese de que tamanho, altitude e isolamento de ilhas oceânicas seriam capazes de explicar o aninhamento morfológico em assembleias de aves usando essas variáveis como representantes dos mecanismos causadores do aninhamento. Para tamanho e altitude usei a heterogeneidade de habitat, assim como sua qualidade e complexidade como principais mecanismos causando aninhamento morfológico e validei essa hipótese para ambas variáveis. Para isolamento das ilhas, usei a habilidade de dispersão das espécies como mecanismo ocasionando aninhamento morfológico e refutei essa hipótese, embora a medida de isolamento usada possa não ser a mais adequada. Estudos futuros podem utilizar uma medida de isolamento que incorpore a conectividade das ilhas na tentativa de verificar se o isolamento realmente não é capaz de explicar o aninhamento morfológico em assembleias de aves de ilhas oceânicas, assim como para outros grupos marinhos.

## **Material Suplementar**

**Tabela S1.** Fontes de dados para tamanho, altitude e isolamento das ilhas dos arquipélagos.

Arquipélagos	Fonte de dados		
	Tamanho	Altitude	Isolamento
Açores	Torre et al., 2019	Torre et al., 2019	Torre et al., 2019
Andamão	Davidar et al., 2007	<a href="https://en-gb.topographic-map.com">https://en-gb.topographic-map.com</a>	<a href="https://pt.distance.to/">https://pt.distance.to/</a>
Bismarck	Mayr e Diamond, 2001	Mayr e Diamond, 2001	<a href="https://pt.distance.to/">https://pt.distance.to/</a>
Cabo Verde	Torre et al., 2019	Torre et al., 2019	Torre et al., 2019
Canárias	Torre et al., 2019	Torre et al., 2019	Torre et al., 2019
Nova Caledônia	Google Earth Pro	<a href="https://en-gb.topographic-map.com">https://en-gb.topographic-map.com</a>	<a href="pt.distance.to">pt.distance.to</a>
Salomão	Mayr e Diamond, 2001	Mayr e Diamond, 2001	<a href="pt.distance.to">pt.distance.to</a>
Vanuatu	Google Earth Pro	<a href="https://en-gb.topographic-map.com">https://en-gb.topographic-map.com</a>	<a href="pt.distance.to">pt.distance.to</a>

## Referências

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R. J., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Azeria, E. T. (2004). Terrestrial bird community patterns on the coralline islands of the Dahlak Archipelago, red Sea, Eritrea. *Global Ecol. Biogeogr.*, 13, 177–187.
- Bears, H., Drever, M. C., & Martin, K. (2008). Comparative morphology of dark-eyed juncos *Junco hyemalis* breeding at two elevations: A common aviary experiment. *Journal of Avian Biology*, 39(2), 152–162. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0908-8857.04191.x>

- Bender, M. G., Leprieur, F., Mouillot, D., Kulbicki, M., Parravicini, V., Pie, M. R., Barneche, D. R., Oliveira-Santos, L. G. R., & Floeter, S. R. (2016). Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. *Ecography*, 40(3), 425–435. <https://doi.org/10.1111/ecog.02293>
- Bertrand, J. A. M., Delahaie, B., Bourgeois, Y. X. C., Duval, T., García-Jiménez, R., Cornuault, J., Pujol, B., Thébaud, C., & Milá, B. (2016). The role of selection and historical factors in driving population differentiation along an elevational gradient in an island bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(4), 824–836. <https://doi.org/10.1111/jeb.12829>
- Budd, A. F., & Pandolfi, J. M. (2010). Evolutionary novelty is concentrated at the edge of coral species distributions. *Science*, 328(5985), 1558–1561. <https://doi.org/10.1126/science.1188947>
- Caro, L. M., Caycedo-Rosales, P. C., Bowie, R. C. K., Slabbekoorn, H., & Cadena, C. D. (2013). Ecological speciation along an elevational gradient in a tropical passerine bird? *Journal of Evolutionary Biology*, 26(2), 357–374. <https://doi.org/10.1111/jeb.12055>
- Claramunt, S., Derryberry, E. P., Remsen, J. V., & Brumfield, R. T. (2012). High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1733), 1567–1574. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1922>
- Clark, R. G., & Shutler, D. (1999). Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology*, 80(1), 272–287. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0272:AHSPFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0272:AHSPFP]2.0.CO;2)
- Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, S. M. Billerman, T. A. Fredericks, B. L. Sullivan, and C. L. Wood. 2019. The eBird/Clements Checklist of Birds of the World: v2019. Downloaded from: <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Cook, R. R., & Quinn, J. F. (1995). The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia*, 102(4), 413–424. <https://doi.org/10.1007/BF00341353>
- Cooke, R. S. C., Eigenbrod, F., & Bates, A. E. (2019). Projected losses of global mammal and bird ecological strategies. *Nature Communications*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10284-z>
- Davidar, P., Sabah, F., Tg, G., & Joshi, N. U. (2007). Avifauna of the andaman islands: Preliminary inventory and distributional patterns. *The Journal of the Bombay Natural History Society*, January.



- Dawideit, B. A., Phillimore, A. B., Laube, I., Leisler, B., & Böhning-Gaese, K. (2009). Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 388–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01504.x>
- Edelaar, P., Alonso, D., Lagerveld, S., Senar, J. C., & Björklund, M. (2012). Population differentiation and restricted gene flow in Spanish crossbills: Not isolation-by-distance but isolation-by-ecology. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(3), 417–430. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02443.x>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M., & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>
- Greenberg, R., Danner, R., Olsen, B., & Luther, D. (2012). High summer temperature explains bill size variation in salt marsh sparrows. *Ecography*, 35(2), 146–152. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07002.x>
- Google Earth Pro (7.3.3.7786 (64-bit)). (2020). Google LLC. <https://www.google.com.br/earth/download/gep/agree.html>
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 173–182.
- Hanski, I. (1994). A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *The Journal of Animal Ecology*, 63(1), 151. <https://doi.org/10.2307/5591>
- Hortal, J., Triantis, K. A., Meiri, S., Thébault, E., & Sfenthourakis, S. (2009). Island Species Richness Increases with Habitat Diversity. *The American Naturalist*, 174(6), E205–E217. <https://doi.org/10.1086/645085>
- Hu, G., Feeley, K. J., Wu, J., Xu, G., & Yu, M. (2011). Determinants of plant species richness and patterns of nestedness in fragmented landscapes: Evidence from land-bridge islands. *Landscape Ecology*, 26(10), 1405–1417. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9662-7>
- Jankowski, J. E., Merkord, C. L., Rios, W. F., Cabrera, K. G., Revilla, N. S., & Silman, M. R. (2012). The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 40(5), 950–962. <https://doi.org/10.1111/jbi.12041>
- Johnson, M. D. (2007). Measuring habitat quality: A review. *Condor*, 109(3), 489–504. <https://doi.org/10.1650/8347.1>

- Lack, D. (1969). The numbers of bird species on islands. *Bird Study*, 16(4), 193–209.  
<https://doi.org/10.1080/00063656909476244>
- Lasky, J. R., Keitt, T. H., Weeks, B. C., & Economo, E. P. (2017). A hierarchical model of whole assemblage island biogeography. *Ecography*, 40(8), 982–990.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.02303>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lomolino, Mark, V. (1996). Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography*, 23, 699–703.
- Lomolino, M. V. (1999). A species-based, hierarchical model of island biogeography. In E. Weiher & P. Keddy (Eds.), *Ecological Assembly Rules* (1st ed., pp. 272–310). Cambridge University Press.
- Luiz, O. J., Allen, A. P., Robertson, D. R., Floeter, S. R., Kulbicki, M., Vigliola, L., Becheler, R., & Madin, J. S. (2013). Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(41), 16498–16502.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1304074110>
- MacArthur, R., & Wilson, E. (1967). *The theory of biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Matthews, T. J., Sheard, C., Cottee-Jones, H. E. W., Bregman, T. P., Tobias, J. A., & Whittaker, R. J. (2015a). Ecological traits reveal functional nestedness of bird communities in habitat islands: A global survey. *Oikos*, 124(7), 817–826.  
<https://doi.org/10.1111/oik.02370>
- Matthews, T. J., Cottee-Jones, H. E. W., & Whittaker, R. J. (2015b). Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: A synthetic analysis of multiple datasets. *Diversity and Distributions*, 21(4), 1–13.  
<https://doi.org/10.1111/ddi.12298>
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press.

- Mayr, E., & Diamond, J. M. (2001). *The Birds of Nothern Melanesia: Speciation, Ecology, And Biogeography* (E. Mayr & J. M. Diamond (Eds.)). Oxford University Press.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Melo, A. S., (2019). *CommEcol: Community Ecology Analyses*. R package version 1.7.0. <https://CRAN.R-project.org/package=CommEcol>
- Melo, A. S., Cianciaruso, M. V., & Almeida-Neto, M. (2014). treeNODF: Nestedness to phylogenetic, functional and other tree-based diversity metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(6), 563–572. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12185>
- Michael, D. R., Cunningham, R. B., & Lindenmayer, D. B. (2010). The social elite: Habitat heterogeneity, complexity and quality in granite inselbergs influence patterns of aggregation in *Egernia striolata* (Lygosominae: Scincidae). *Austral Ecology*, 35(8), 862–870. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02092.x>
- Oksanen J., Blanchet F. G, Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., and Wagner H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paradis E. & Schliep K. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
- Patterson, B. D. (1987). The Principle of Nested Subsets and Its Implications for Biological Conservation. *Conservation Biology*, 1(4), 323–334. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1987.tb00052.x>
- Patterson, B. D., & Atmar, W. (1986). Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(1–2), 65–82. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Pigot, A. L., Jetz, W., Sheard, C., & Tobias, J. A. (2018). The macroecological dynamics of species coexistence in birds. *Nature Ecology and Evolution*, 2(7), 1112–1119. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0572-9>

- R Core Team (2020). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reed, T. M. (1987). Island birds and isolation: Lack revisited. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30(1), 25–29. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb00285.x>
- Ricklefs, R. E. (2017). Passerine morphology: external measurements of approximately one-quarter of passerine bird species. *Ecology*, 98(5), 1472. <https://doi.org/10.1002/ecy.1783>
- Sam, K., Koane, B., Bardos, D. C., Jeppy, S., & Novotny, V. (2019). Species richness of birds along a complete rain forest elevational gradient in the tropics: Habitat complexity and food resources matter. *Journal of Biogeography*, 46(2), 279–290. <https://doi.org/10.1111/jbi.13482>
- Sanderson, J. G., Diamond, J. M., & Pimm, S. L. (2009). Pairwise co-existence of Bismarck and Solomon landbird species. *Evolutionary Ecology Research*, 11(5), 771–786.
- Schoener, A., & Schoener, T. W. (1984). Experiments on dispersal: Short-term floatation of insular anoles, with a review of similar abilities in other terrestrial animals. *Oecologia*, 63, 289–294.
- Storchová, L., & Hořák, D. (2018). Life-history characteristics of European birds. *Global Ecology and Biogeography*, 27(4), 400–406. <https://doi.org/10.1111/geb.12709>
- Taburton, M. K. (2017). Bird Checklists for 672 Melanesian Islands. <http://birdsofmelanesia.net/>
- Torre, G., Fernández-Lugo, S., Guarino, R., & Fernández-Palacios, J. M. (2019). Network analysis by simulated annealing of taxa and islands of Macaronesia (North Atlantic Ocean). *Ecography*, 42(4), 768–779. <https://doi.org/10.1111/ecog.03909>
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118(1), 3–17. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x>
- Ulrich, W., & Gotelli, N. J. (2010). Null model analysis of species associations using abundance data. *Ecology*, 91(11), 3384–3397. <https://doi.org/10.1890/09-2157.1>

- Wang, Y., Bao, Y., Yu, M., Xu, G., & Ding, P. (2010). Nestedness for different reasons: The distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, 16(5), 862–873. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00682.x>
- Woinarski, J. C. Z., Woolley, L. A., Garnett, S. T., Legge, S. M., Murphy, B. P., Lawes, M. J., Comer, S., Dickman, C. R., Doherty, T. S., Edwards, G., Nankivill, A., Palmer, R., & Paton, D. (2017). Compilation and traits of Australian bird species killed by cats. *Biological Conservation*, 216(August), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.09.017>
- Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutler, A., Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutler, A., & Atmar, W. (1998). A Comparative Analysis of Nested Subset Patterns of Species Composition. *Oecologia*, 113(1), 1–20.
- Wright, D. H., & Reeves, J. H. (1992). On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92, 416-428.