



DIVERSIDADE FUNCIONAL DE AVES FRUGÍVORAS EM PAISAGEM SEVERAMENTE FRAGMENTADA E DE CULTIVO DE CANA-DE-AÇÚCAR NO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL

José Roberto Silveira Mello Junior^{1*} , Renata Cristina Batista Fonseca² 

¹ Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agronômica, Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, Departamento de Ciência Florestal. Av. Universitária, 3780, 18610-034, Botucatu, SP, Brasil.

² Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agronômica, Departamento de Ciência Florestal. Av. Universitária, 3780, 18610-034, Botucatu, SP, Brasil.

E-mails: mellojr.eco@gmail.com (corresponding author); renata.cristina@unesp.br

Resumo: A presença de aves frugívoras é essencial para a manutenção do fluxo de sementes entre fragmentos florestais, especialmente em paisagens severamente fragmentadas. Este estudo avaliou a diversidade funcional de aves frugívoras em uma paisagem altamente fragmentada no interior do estado de São Paulo, dominada por áreas de cultivo de cana-de-açúcar. Foram amostrados fragmentos florestais lineares, fragmentos não lineares, suas respectivas bordas e a matriz agrícola. As espécies registradas foram classificadas em dez grupos funcionais com base em traços ecológicos e morfológicos e analisadas quanto à sua distribuição e associação com variáveis ambientais em escalas local e de paisagem. Os resultados indicaram baixa riqueza funcional, com maiores valores de riqueza funcional e maior diversidade de grupos funcionais nos fragmentos não lineares, seguidos pelos fragmentos lineares. Entre os dez grupos funcionais analisados, os fragmentos não lineares apresentaram nove grupos funcionais, enquanto os fragmentos lineares registraram oito grupos, com ausência dos grupos formados por *Pionus maximiliani* e *Penelope superciliaris*, exclusivos dos fragmentos não lineares. As bordas dos fragmentos não lineares apresentaram menor riqueza funcional entre as áreas florestadas, mas maior diversidade de traços funcionais. A matriz agrícola registrou menos de três espécies frugívoras e apenas dois grupos funcionais, impossibilitando o cálculo das métricas funcionais. As análises indicaram tendências de associação entre a riqueza funcional e variáveis de paisagem relacionadas à área core e à conectividade, enquanto a abundância de dois grupos funcionais, associados principalmente às famílias Pipridae e Turdidae, apresentou respostas consistentes aos gradientes ambientais. Os resultados sugerem que filtros ambientais limitam a diversidade funcional, favorecendo espécies generalistas e restringindo espécies florestais especializadas. A conservação e ampliação dos fragmentos, com aumento da conectividade e das áreas core, são fundamentais para a manutenção da diversidade funcional e dos serviços ecossistêmicos de frugivoria em paisagens altamente fragmentadas.

Palavras-chave: Dispersores de sementes, Distribuição espacial, Filtro ambiental, Redundância funcional, Traços funcionais.

FUNCTIONAL DIVERSITY OF FRUGIVOROUS BIRDS IN A SEVERELY FRAGMENTED SUGARCANE-DOMINATED LANDSCAPE IN THE STATE OF SÃO PAULO, BRAZIL: The presence of frugivorous birds is essential for maintaining seed flow among forest fragments, especially in severely fragmented landscapes. This study assessed the functional diversity of frugivorous birds in a highly fragmented landscape in the interior of São Paulo State, Brazil, dominated by sugarcane cultivation. We sampled linear forest fragments,

non-linear forest fragments, their respective edges, and agricultural matrix areas. Recorded species were classified into ten functional groups based on ecological and morphological traits and analyzed in relation to their distribution and associations with environmental variables at local and landscape scales. The results indicated low functional richness across the studied landscape, with higher functional richness and greater diversity of functional groups in non-linear fragments, followed by linear fragments. Among the ten functional groups analyzed, non-linear fragments harbored nine groups, whereas linear fragments recorded eight groups, with the absence of groups formed by *Pionus maximiliani* and *Penelope superciliaris*, which were exclusive to non-linear fragments. Edges of non-linear fragments exhibited lower functional richness than other forested areas but higher diversity of functional traits. The agricultural matrix supported fewer than three frugivorous species and only two functional groups, preventing the calculation of functional diversity metrics. Analyses indicated trends of association between functional richness and landscape variables related to core area and connectivity, while the abundance of two functional groups, mainly associated with the families Pipridae and Turdidae, showed consistent responses to environmental gradients. These results suggest that environmental filters constrain functional diversity, favoring generalist species and restricting forest-specialist species. The conservation and expansion of forest fragments, through increased connectivity and core area, are essential for maintaining functional diversity and frugivory-related ecosystem services in highly fragmented landscapes.

Keywords: Seed dispersers, Spatial distribution, Environmental filtering, Functional redundancy, Functional traits.

INTRODUÇÃO

Abiodiversidade desempenha um papel fundamental no funcionamento dos ecossistemas por meio dos serviços ecológicos prestados (Sekercioglu 2012). Em paisagens fragmentadas, as aves frugívoras desempenham um papel essencial na manutenção da dinâmica de regeneração florestal (Fahrig 2003), principalmente pela capacidade de transportar sementes entre as manchas de fragmentos (Martínez-López *et al.* 2020), promovendo a conectividade funcional (Fahrig 2003, D. *et al.* Boscolo 2008, Martensen *et al.* 2012, dos Anjos *et al.* 2019). Desta forma, contribuem para a manutenção e estruturação da vegetação ao longo do tempo (Jordano *et al.* 2007). Essa capacidade de dispersão pela paisagem varia entre as espécies em função das diferenças de suas características morfológicas ou comportamentais, refletindo, por exemplo, na capacidade de voo entre as manchas de habitat, de transpor a matriz circundante e colonizar áreas alteradas (Mueller *et al.* 2014, Vallejos *et al.* 2024). Portanto, entender a ocorrência das espécies de aves frugívoras e suas características em paisagens fragmentadas é fundamental para compreender o futuro das manchas florestais ao longo do tempo (Bonfim *et al.* 2021).

Estudos sobre os efeitos da fragmentação sobre a diversidade biológica utilizam comumente índices baseados na riqueza de espécies e na abundância dos indivíduos (Purvis & Hector 2000). Embora forneçam vastas informações sobre a composição da comunidade, essa abordagem oferece poucas informações sobre os processos ecológicos que estão desempenhando nos ecossistemas (Flynn 2009, Luck *et al.* 2013). Uma abordagem utilizando a composição funcional permite elucidar melhor a ocorrência e a distribuição dos serviços ecossistêmicos na paisagem, por levar em consideração atributos morfofisiológicos e comportamentais das espécies (Luck *et al.* 2013, Coelho *et al.* 2016, Vallejos *et al.* 2024). A análise da diversidade funcional permite entender a composição e a redundância dos atributos dentro ou entre grupos funcionais (Petchey 2006), possibilitando a detecção de filtros ambientais que influenciam a distribuição dessas características morfológicas ou comportamentais na paisagem (Villéger *et al.* 2008). A redundância dentro de um grupo funcional pode favorecer a manutenção dos serviços ecossistêmicos, pois, em caso de perda de uma espécie, outra do mesmo grupo funcional poderá assumir sua função. Por outro lado, a redundância entre os grupos funcionais também pode ser interpretada como a ação

de filtros ambientais, onde somente espécies que compartilhem as mesmas características funcionais estão adaptadas a colonizar o ambiente (Webb 2002). Neste caso, o aumento da riqueza de espécie leva geralmente a uma estabilização na diversidade funcional pela redundância das características funcionais dentro da comunidade (Petchey & Gaston 2006).

Neste trabalho, utilizamos os dados de ocorrência de aves de Mello Junior (2020) com 200 pontos fixos realizados em fragmentos lineares e não lineares (borda e interior) e áreas de cultivo de cana-de-açúcar na região Sudeste do Brasil. Buscamos, por meio da abordagem funcional: (i) verificar se os índices de riqueza funcional (Fric) e de dispersão funcional (Fdis) observados diferem de comunidades aleatórias; (ii) verificar a distribuição dos grupos funcionais entre os fragmentos estudados; (iii) e correlacionar os índices funcionais e os grupos funcionais com variáveis ambientais

locais e da paisagem. Nós esperamos que a diversidade funcional observada e a diversidade funcional aleatória não apresentem diferenças e que a distribuição dos grupos funcionais entre os fragmentos amostrados seja homogênea. Esperamos também efeitos positivos das variáveis que descrevem a qualidade e a quantidade de habitat florestal sobre a diversidade funcional e que as variáveis locais sejam melhores preditoras dos grupos funcionais, pelo alto grau de fragmentação e ao histórico de uso da área de estudo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido no sudeste do Brasil, em três microbacias afluentes do rio Tietê entre os municípios de Botucatu e São Manoel, região

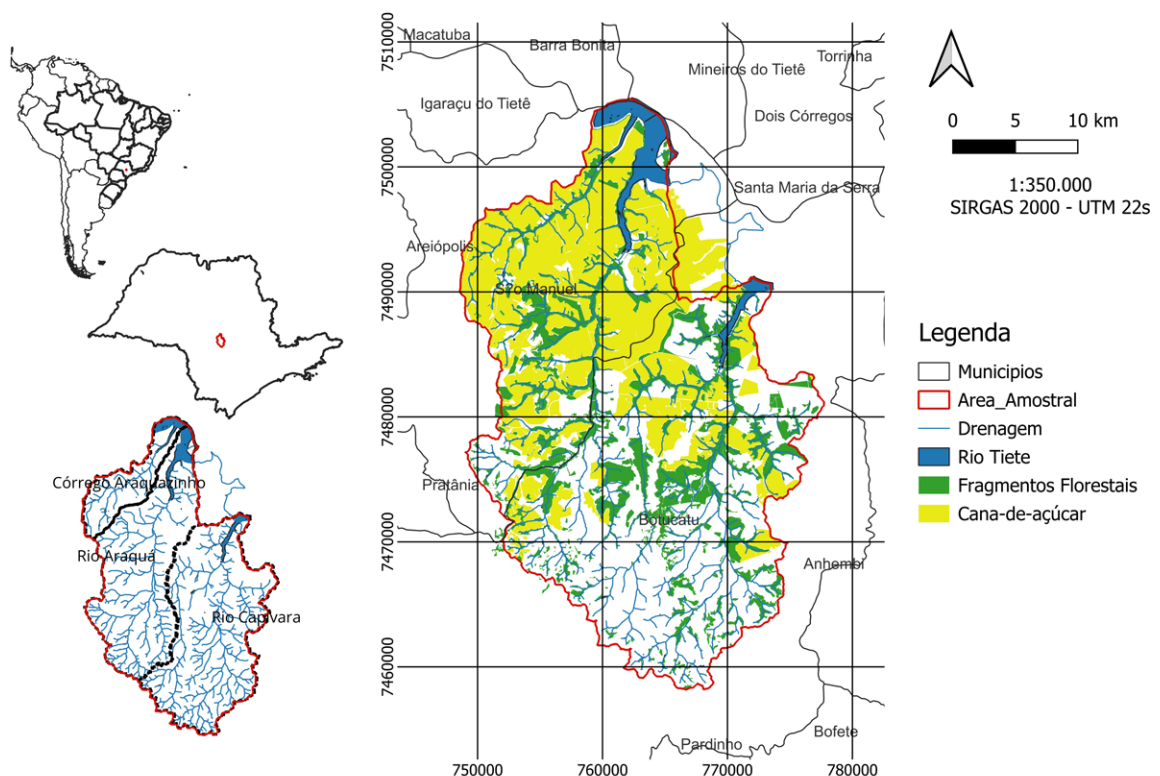


Figura 1. Área de estudo da diversidade de aves frugívoras indicando as classes de uso e cobertura do solo em três microbacias afluentes do rio Tietê, destacando remanescentes florestais e plantios de cana-de-açúcar entre os municípios de Botucatu e São Manoel na região centro-oeste do estado de São Paulo, Brasil.

Figure 1. Study area of frugivorous bird diversity showing land-use and land-cover classes in three microbasins tributary to the Tietê River, highlighting forest remnants and sugarcane plantations between the municipalities of Botucatu and São Manoel, in the central-western region of the state of São Paulo, Brazil.

centro-oeste do estado de São Paulo (Figura 1). A área de estudo compreende as microbacias do rio Capivara, do rio Araquá e do ribeirão Araquazinho, somando uma área de 80.201,31 hectares, com apenas 20% de cobertura florestal. A microbacia do rio Capivara é a mais florestada, representando 50% do total da cobertura florestal da área amostrada.

A região é classificada, segundo Köppen (Setzer, 1966), como *Cfa* – clima temperado, chuvoso e com ventos predominantes do sudeste (SE). Predomina a Floresta Estacional Semidecidual na frente da cuesta, com o Cerradão - Savana no reverso da cuesta e na depressão periférica com a presença das matas ciliares ao longo das redes de drenagem. A fitofisionomia de Floresta Estacional Semidecidual, assim como o Cerradão, estão inseridas nas áreas agricultáveis do estado de São Paulo com um longo histórico de uso, que levou à uma paisagem bastante fragmentada com remanescentes isolados (Biota/FAPESP 2014).

Delineamento Amostral

Nós utilizamos os 200 pontos-fixos de Mello Junior (2020), divididos igualmente em cinco ambientes: interiores dos fragmentos florestais não-lineares (FnI), nos fragmentos lineares, composto em sua maioria por matas ciliares (Fl), nas áreas de cultivo de cana-de-açúcar (S) e nas bordas (não-lineares e lineares) das áreas florestadas com área cultivo de cana-de-açúcar (FnIS e FIS). Os pontos fixos tiveram raio de amostragem de 50 metros, para reduzir a possibilidade de serem influenciados pela matriz nos fragmentos lineares. Em cada ponto-fixos foram registrados as coordenadas geográficas, o número de espécies e o número de indivíduos detectados por espécie. Nós conduzimos as amostragens com duração de 10 minutos entre 5:40 h e 11:00 h, entre outubro de 2018 a março de 2019. Ambientes com predomínio do Bioma Cerrado tiveram suas amostras encerradas as 10:00 h pelo declínio das atividades das aves (Motta-Junior *et al.* 2008).

Os pontos-fixos foram amostrados apenas uma vez, sendo priorizados períodos reprodutivos. Registramos espécies frugívoras em 144 desses pontos-fixos, totalizando 1.440 minutos de amostragens analisados (Tabela S1). Distribuídos em, 36 pontos-fixos nos fragmentos florestais não-lineares (FnI), 35 pontos-fixos nos fragmentos

lineares, matas ciliares (Fl), 34 pontos-fixos nos ambientes de interface entre os fragmentos não-lineares e área de cultivo de cana-de-açúcar (FnIS), 34 pontos nos ambientes de interface entre os fragmentos lineares e área de cultivo de cana-de-açúcar (FIS) e apenas 5 pontos-fixos no ambiente de cultivo de cana-de-açúcar (S).

Adotamos a classificação taxonômica do CBRO – Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (Pacheco *et al.* 2021). Das 208 espécies registradas em Mello Junior (2020) (Tabela S2), selecionamos 20 espécies de aves classificadas como frugívoras por Willis (1979) e Sick (1997), sendo consideradas também como frugívoras as espécies *Patagioenas picazuro* (Costa; Checon; Silva 2024), *Pionus maximiliani* (Galetti 1993) e *Turdus leucomelas* (Gasperin & Pizo 2009) Turdidae, mesmo apresentando baixa porcentagem de consumo de frutos, de acordo com Wilman *et al.* (2014) (Tabela 1).

As variáveis locais e da paisagem foram quantificadas em buffers circulares com raio de 1.000 metros no entorno de cada ponto fixo de escuta, equivalendo a uma área de 314,16 hectares. Embora as aves possam ter diferentes escalas espaciais de resposta, seja pelo tamanho ou pelo hábito de vida (Boscolo & Metzger 2009), nós utilizamos 1.000 metros de raio como proposto por Fahrig (2013) and (2, representando a movimentação diária de uma espécie pequena de ave (Sekercioglu *et al.* 2007). Para o processamento das variáveis da paisagem nós utilizamos o *software open source* QGIS (QGIS Development Team, 2022) e imagem LandSat de 8 de fevereiro de 2018, disponíveis para download pelo Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais - INPE (INPE 2020).

Para observar a distribuição da ocorrência dos grupos funcionais na paisagem, utilizamos variáveis preditivas locais e da paisagem (Tabela 2). Como variáveis locais, atribuímos visualmente dentro do raio de cada ponto fixo uma classe do estágio sucessional utilizando parâmetros baseados na legislação brasileira (CETESB 2009; Conselho Nacional de Meio Ambiente 1994; ESTADO DE SÃO PAULO 2009), como a presença de serrapilheira, estrutura de sub-bosque, composição florística e altura do dossel. Também foi caracterizado o estágio da cultura da cana-de-açúcar na hora da amostragem, que possui características distintas no decorrer do cultivo, com maior intensidade

Tabela 1. Lista taxonômica das espécies frugívoras (família/espécie), grupo funcional em que a espécie foi classificada e número de indivíduos detectados em cada ambiente amostral em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil. Fnl: fragmento florestal não-linear; FnlS: borda de fragmento florestal não linear; Fl: fragmento linear; FlS: borda de fragmento linear; e S: cana-de-açúcar.

Table 1. Taxonomic list of frugivorous species (family/species), functional group to which each species was classified, and the number of individuals detected in each sampling environment in three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil. Fnl: non-linear forest fragment; FnlS: edge of non-linear forest fragment; Fl: linear fragment; FlS: edge of linear forest fragment; and S: sugarcane plantation.

Família / Espécie	Código	Grupo Funcional	Ambientes				
			Fnl	FnlS	Fl	FlS	S
Columbidae							
<i>Patagioenas picazuro</i>	Ppi	GF7	37	46	38	62	4
Cracidae							
<i>Penelope superciliaris</i>	Psu	GF8	1	-	-	-	-
Ramphastidae							
<i>Ramphastos toco</i>	Rto	GF1	-	2	1	1	1
Psittacidae							
<i>Psittacara leucophthalmus</i>	Ple	GF1	29	6	21	41	-
<i>Forpus xanthopterygius</i>	Fxa	GF3	2	-	10	2	-
<i>Brotogeris chiriri</i>	Bch	GF3	15	9	22	12	-
<i>Pionus maximiliani</i>	Pma	GF6	1	-	-	-	-
<i>Amazona aestiva</i>	Aae	GF1	2	4	1	-	-
Pipridae							
<i>Chiroxiphia caudata</i>	Cca	GF2	12	-	-	-	-
<i>Antilophia galeata</i>	Aga	GF2	-	-	6	4	-
Tyrannidae							
<i>Elaenia flavogaster</i>	Efl	GF5	-	-	9	2	-
<i>Elaenia chiriquensis</i>	Hch	GF5	-	-	1	-	-
Turdidae							
<i>Turdus leucomelas</i>	Tle	GF9	18	13	15	9	-
<i>Turdus rufiventris</i>	Tru	GF9	3	-	-	-	-
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Tam	GF9	2	2	2	4	-
<i>Turdus subalaris</i>	Tsu	GF10	-	-	-	1	-
Thraupidae							
<i>Thraupis sayaca</i>	Tsa	GF10	5	8	20	16	-
<i>Tangara palmarum</i>	Tpa	GF10	3	-	-	3	-
<i>Stilpnia cayana</i>	Tca	GF2	7	5	-	4	-
Fringillidae							
<i>Euphonia chlorotica</i>	Ech	GF4	6	15	4	5	-

de perturbações na fase da colheita e no início da fase de cultivo, apresentando menor perturbação durante a fase de crescimento e maturação. A declividade do terreno dos pontos fixos foram obtidas pelo banco de dados disponível para download (INPE 2020).

Para as variáveis da escala da paisagem, foram calculadas em cada *buffer* a porcentagem de cobertura florestal, a extensão de borda, a malha efetiva da cobertura florestal, sendo essa utilizada como medida de isolamento, e a porcentagem de área core nos interiores dos fragmentos retirando

Tabela 2. Médias e desvio padrão das variáveis local e da paisagem, por ambiente e geral, usadas como preditoras das aves frugívoras estudadas em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil. Fnl: fragmento florestal não-linear; FnlS: borda de fragmento florestal não linear; Fl: fragmento linear; FLS: borda de fragmento linear; e S: cana-de-açúcar; Classif_frag: estágio sucessional da floresta; Classif_cana: estágio de desenvolvimento da cultura da cana-de-açúcar; Declividade: declividade do terreno dos pontos fixos amostrados; % de floresta: porcentagem de área florestada; Edge_length: perímetro do fragmento; Meshsize: malha efetiva da paisagem; % core: área core (sem efeito de borda de 100 metros).

Table 2. Means and standard deviations of local and landscape variables, by environment and overall, used as predictors of the frugivorous birds studied in three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil. Fnl: non-linear forest fragment; FnlS: edge of non-linear forest fragment; Fl: linear fragment; FLS: edge of linear forest fragment; and S: sugarcane plantation. Classif_frag: successional stage of the forest; Classif_cana: developmental stage of the sugarcane crop; Declividade: terrain slope of the sampled fixed points; % de floresta: percentage of forested area; Edge_length: fragment perimeter; Meshsize: effective mesh size of the landscape; % core: core area (excluding the 100-meter edge effect).

Variáveis preditoras			Fnl	FnlS	Fl	FLS	S	Geral
Locais	Classif_frag	média	4,29	3,81	3,59	3,41	1	3,22
		sd	± 0,47	± 0,35	± 0,55	± 0,48	± 0,00	± 0,88
	Classif_cana	média	1	3,9	1	3,62	4	2,7
		sd	± 1,45	± 0,29	± 0,00	± 0,54	± 0,00	± 1,36
	Declividade	média	7,2	4,59	4,18	4,25	3,81	4,81
		sd	± 2,79	± 1,77	± 1,69	± 0,924	± 1,28	± 0,95
Paisagem	% de floresta	média	49,63	39,31	32,74	29,55	18,08	33,86
		sd	± 16,30	± 11,89	± 10,95	± 10,72	± 9,54	± 8,48
	Edge_length	média	17,2	12,93	14,62	12,91	7,06	12,94
		sd	± 5,74	± 4,29	± 4,79	± 4,43	± 2,38	± 2,37
	Meshsize	média	62,91	41,47	41,29	50,03	40,09	47,16
		sd	± 23,52	± 18,93	± 20,37	± 31,75	± 21,11	± 7,44
	% core	média	42,83	24,21	26,99	24,44	15,27	26,74
		sd	± 11,74	± 10,82	± 9,55	± 9,6	± 8,54	± 10,6

o efeito de borda, aqui considerado 100 metros, através do suplemento LecoS (Jung 2016) no software QGIS.

Traços funcionais

Para a análise da diversidade funcional, nós utilizamos como traços funcionais os valores da massa corporal, comprimento da asa e o volume cônico do bico ($\text{Volume} = (\text{largura} \times \text{altura}) \times \text{comprimento} / 3$) das aves obtidos na literatura (Pigot *et al.* 2020). Como traços funcionais de comportamento, utilizamos o estrato predominante de forrageio das aves (Stotz *et al.* 1996). Como as espécies analisadas diferem na quantidade de fruto consumido em sua dieta, utilizamos a porcentagem de consumo de frutos em

sua dieta do banco de dados de Wilman *et al.* (2014). Os valores dos traços funcionais com as respectivas justificativas para utilização na análise funcional estão detalhados na Tabela 3.

Análises estatísticas

Inicialmente, verificamos a correlação espacial entre os pontos fixos por meio do teste de Mantel, utilizando todos os pontos com registros de espécies frugívoras. A riqueza taxonômica foi calculada considerando exclusivamente as espécies classificadas como frugívoras. Os traços funcionais contínuos foram padronizados pelo método *normalize* e os traços funcionais categóricos convertidos em variáveis *dummy* pelo método *Hellinger*, sendo posteriormente concatenados.

Tabela 3. Valores dos traços funcionais utilizados para o cálculo dos índices funcionais das comunidades de aves frugívoras estudadas em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil, incluindo fontes dos dados e justificativa de utilização.

Table 3. Values of the functional traits used to calculate the functional indices of frugivorous bird communities studied in three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil, including data sources and justification for their use.

Traço Funcional	Categoria	Média (sd)	Fonte	Justificativa
Massa corpórea	Contínua	160,99 (±173,11)	Pigot <i>et al.</i> , (2020)	Relacionada ao metabolismo, necessidades energéticas e ao tamanho das sementes dispersas.
Comprimento da asa	Contínua	208,12 (±171,9)	Pigot <i>et al.</i> , (2020)	Reflete capacidade de dispersão em paisagens fragmentadas.
Volume do bico	Contínua	8300,59 (±14178,68)	Pigot <i>et al.</i> , (2020)	Indica a amplitude do nicho alimentar e a capacidade de manipular frutos de diferentes tamanhos.
% da dieta – frugívora	Porcentagem	84,50 (±15,14)	Wilman <i>et al.</i> , (2014)	Mede a dependência da espécie em relação aos frutos e sua importância como dispersora de sementes.
Estrato de Forrageio	Categórica	terrestre, subosque, médio e dossel	Stotz <i>et al.</i> , (1996)	Diferencia o uso vertical do habitat

Esses procedimentos visaram a homogeneização da variância e a prevenção da predominância de variáveis com maior dispersão (Oksanen 2014). Em seguida, foi gerada uma matriz de dissimilaridade utilizando a distância de Gower, adequada para a análise conjunta de variáveis contínuas e categóricas (Oksanen 2014). Para avaliar a redundância entre os traços funcionais, realizamos uma análise de escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS).

A diversidade funcional foi estimada por meio do pacote FD (Laliberté & Legendre 2010), utilizando um dendrograma para representar o espaço funcional (Petchey & Gaston 2002). Foram simuladas 999 comunidades aleatórias, limitadas pela riqueza observada em cada ambiente e pela riqueza total de espécies frugívoras. A redundância funcional foi avaliada pelo método do Standardized Effect Size (SES), calculado para a riqueza funcional (FRic) e para a dispersão funcional (FDis). Valores positivos de SES indicam menor redundância funcional, possivelmente associada à exclusão competitiva, enquanto valores negativos indicam

maior redundância funcional, geralmente atribuída à ação de filtros ambientais (Mouchet *et al.* 2010).

Para identificar padrões espaciais e associações entre os ambientes e a abundância dos grupos funcionais, empregamos a Análise de Correspondência (CA), adequada para dados de contagem e menos sensível à elevada frequência de valores zero (Husson *et al.* 2022). A fim de reduzir a dimensionalidade das variáveis ambientais e minimizar colinearidades, aplicamos Análises de Componentes Principais (PCA) separadamente para os conjuntos de variáveis locais (PCA_{Local}) e de paisagem ($PCA_{Paisagem}$). O primeiro eixo da PCA_{Local} ($PC1_{Local}$) representou um gradiente de intensificação do uso do solo e de filtro ambiental local, com valores negativos associados a maior complexidade estrutural florestal e valores positivos associados à matriz agrícola. O primeiro eixo da $PCA_{Paisagem}$ ($PC1_{Paisagem}$) representou um gradiente de integridade florestal, variando de paisagens mais contínuas e conectadas para paisagens mais fragmentadas, com maior influência de borda (Tabela S3).

Para avaliar a relação entre os gradientes ambientais e as métricas funcionais, ajustamos modelos univariados separadamente, considerando $PC1_{Local}$ ou $PC1_{Paisagem}$ como variáveis explicativas. As métricas de riqueza e dispersão funcional (FRic e FDis), por serem variáveis contínuas, foram analisadas por meio de modelos lineares com distribuição Gaussiana. A abundância dos grupos funcionais, expressa como dados de contagem, foi analisada por meio de modelos lineares generalizados com distribuição Poisson; quando detectada superdispersão, adotou-se a distribuição binomial negativa (NB). A inferência estatística foi baseada nos coeficientes estimados (β) e seus erros-padrão, e os valores de p foram ajustados para múltiplos testes pelo método de Holm, visando controlar o erro do tipo I decorrente do elevado número de testes simultâneos.

RESULTADOS

Riqueza de frugívoros

Não observamos correlação espacial entre os pontos fixos que apresentaram registros de aves frugívoras (Mantel, $R = -0,751$; $p: 0,034$; $N=144$) (Figura S1). Os

pontos fixos apresentaram uma riqueza média de 2,12 ($\pm 0,78$) espécies frugívoras por ponto, com o máximo de sete espécies frugívoras e mínimo de uma espécie. Observamos a maior riqueza taxonômica de espécies nos fragmentos florestais não-lineares (FnI) com 14 espécies, seguido pelos ambientes de bordas dos fragmentos lineares (FIS) com 13 espécies, dos interiores dos fragmentos lineares (FI) com 13 espécie, e das bordas dos fragmentos não-lineares (FnIS) com 10 espécies. A matriz agrícola apresentou a menor riqueza, como já esperado, sendo observadas apenas duas espécies (*Patagioenas picazuro* e *Ramphastos toco*). As espécies mais abundantes foram *Patagioenas picazuro* ($N=187$) e *Psittacara leucophthalmus* ($N=97$) (Tabela 1).

Os fragmentos florestais não-lineares FnI apresentaram registros de quatro espécies exclusivas, *Penelope superciliaris*, *Pionus maximiliani*, *Chiroxiphia caudata* e *Turdus rufiventris*. Os fragmentos lineares tiveram registros de três espécies exclusivas, sendo que FI teve duas espécies exclusivas, *Amazona aestiva* e *Elaenia chiriquiensis*, e FIS teve apenas uma espécie exclusiva, *Turdus subalaris*. Os ambientes FnIS e S não apresentaram espécies exclusivas.

Tabela 4. Riqueza de espécies, número de grupos funcionais (N°GFs) e índices de riqueza funcional (FRic) e dispersão funcional (FDis) observados ($_{obs}$) e esperados ($_{exp}$) (modelo nulo) de aves frugívoras em cada ambiente em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil. $FRic_{exp}$ e $FDis_{exp}$: média e desvio padrão dos valores estimados; FnI: fragmento florestal não-linear; FnIS: borda de fragmento florestal não linear; FI: fragmento linear; FIS: borda de fragmento linear; e S: cana-de-açúcar; NA: sem análise (≤ 3 espécies).

Table 4. Species richness, number of functional groups (N° GFs), and observed ($_{obs}$) and expected ($_{exp}$) functional richness (FRic) and functional dispersion (FDis) indices (null model) of frugivorous birds in each environment across three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil. $FRic_{exp}$ and $FDis_{exp}$: mean and standard deviation of the estimated values; FnI: non-linear forest fragment; FnIS: edge of non-linear forest fragment; FI: linear fragment; FIS: edge of linear forest fragment; and S: sugarcane plantation; NA: not analyzed (≤ 3 species).

	FnI	FnIS	FI	FIS	S
Riqueza	15	10	13	14	2
N° GFs	9	7	8	8	2
$FRic_{obs}$	0,90	0,09	0,45	0,467	NA
$FDis_{obs}$	2,14	2,22	2,05	2,21	1,57
$FRic_{exp}$	12,36 ($\pm 1,90$)	3,64 ($\pm 1,08$)	8,55 ($\pm 1,65$)	10,56 ($\pm 1,72$)	NA
$FDis_{exp}$	2,08 ($\pm 0,08$)	2,027 ($\pm 0,12$)	2,07 ($\pm 0,09$)	2,08 ($\pm 0,09$)	1,18 ($\pm 0,42$)

Grupos Funcionais

A maior riqueza funcional (FRic) observada foi no interior dos fragmentos não-lineares seguido pelos fragmentos lineares e sua borda (Tabela 4). A borda dos fragmentos não-lineares teve a menor riqueza funcional entre os ambientes florestados. O ambiente de cultivo de cana-de-açúcar apresentou no máximo duas espécies, não sendo possível calcular sua riqueza funcional (FRic). Os valores de SES encontrados foram negativos e menores que -2 (variação entre -3,27 e -6,02), indicando que os valores de $FRic_{observados}$ foram significativamente menores do que a $FRic_{esperados}$ do modelo nulo. A maior dispersão funcional (FDis) registrada nos ambientes de borda (FnIS e FIS), especialmente em FnIS, ocorreu mesmo diante da menor riqueza taxonômica observada nessas áreas.

A comparação entre os valores de dispersão funcional (FDis) revela que, nos ambientes de borda (FnIS e FIS), os valores observados foram superiores aos esperados por permutação, com diferença significativa ($p < 0,05$). Nos demais ambientes de fragmento não-linear (FnI), fragmento linear (FI) e matriz agrícola (S), as diferenças entre os valores observados e esperados não foram estatisticamente significativas, indicando ausência de desvios funcionais relevantes em relação ao esperado sob distribuição aleatória de espécies.

A análise de nMDS entre os traços funcionais e as espécies frugívoras permitiu visualizar padrões de similaridade entre as comunidades amostradas, por meio de agrupamentos distintos em resposta aos traços funcionais (Figura 2). O valor de stress obtido (0,0368) indica que a representação bidimensional explica adequadamente a variação

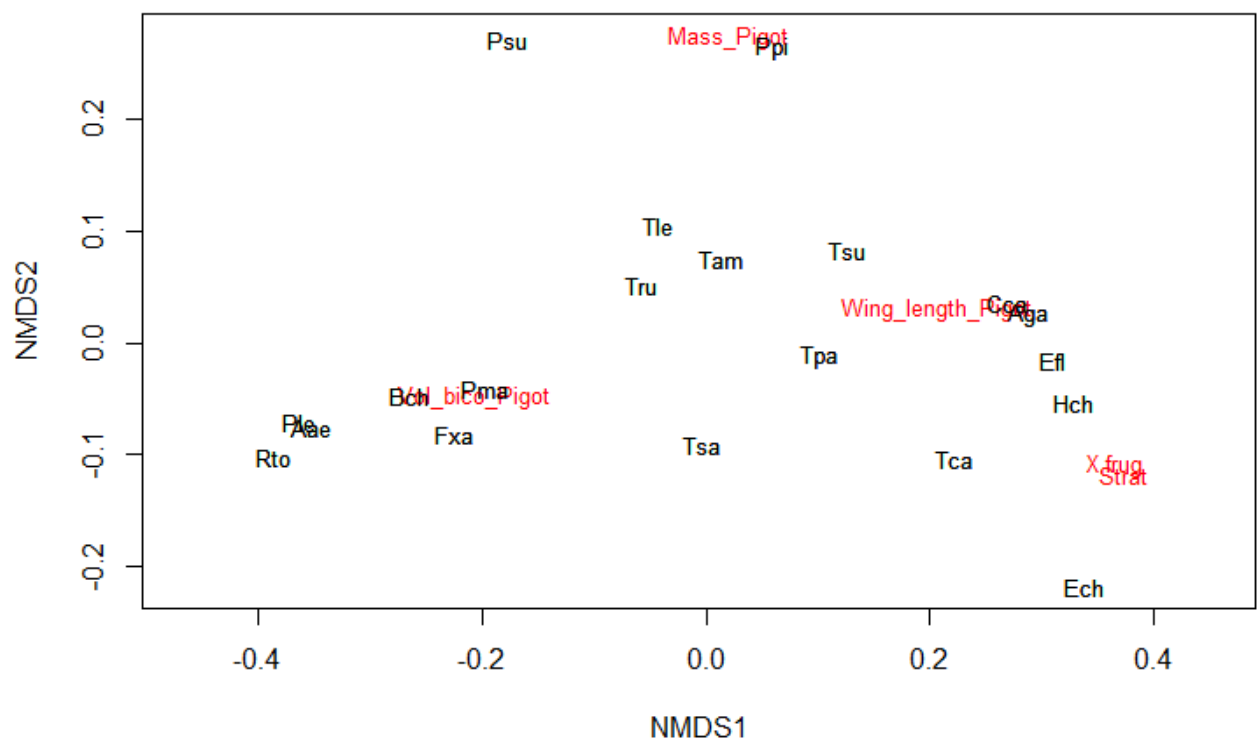


Figura 2. Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) entre os traços funcionais e as espécies de aves frugívoras em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil. Body_mass.g – massa corpórea (g), Wing_length.mm – comprimento da asa (mm), X_frug – porcentagem da dieta – frugivoria, SENS – sensibilidade ambiental (Stotz, 1996), Dep_florest – dependência de floresta. As espécies estão representadas por códigos e a correspondência taxonômica encontra-se na **Tabela 1**.

Figure 2. Non-metric multidimensional scaling analysis (nMDS) between the functional traits and frugivorous bird species in three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil. Body_mass.g – body mass (g), Wing_length.mm – wing length (mm), X_frug – percentage of diet composed of fruits (frugivory), SENS – environmental sensitivity (Stotz, 1996), Dep_florest – forest dependency. Species are represented by codes, and the taxonomic correspondence is presented in **Table 1**.

dos dados, permitindo uma interpretação confiável dos padrões de similaridade. A divisão observada entre as espécies no primeiro eixo é determinada pelo volume do bico e comprimento da asa para a separação dos grupos funcionais. No segundo eixo, a massa corpórea, os hábitos de frugivoria e estrato de forrageio foram os traços funcionais que mais contribuíram. Desta forma, as espécies de frugívoros foram agrupadas em dez grupos funcionais (GF) com base na distribuição das espécies na análise exploratória (Tabela 5).

Distribuição dos grupos funcionais

Os dois primeiros eixos da análise de correspondência entre os ambientes e os grupos funcionais explicaram 77,20% da variação

($X^2=105,46$, $p<0,05$), possibilitando identificar padrões de distribuição distintos entre os grupos funcionais de aves frugívoras e os ambientes avaliados (Figura 3).

Os grupos funcionais GF1, GF4 e GF7 tiveram suas distribuições influenciadas pelos ambientes de borda e da matriz agrícola, sugerindo uma maior afinidade ou tolerância a ambientes antrópicos e abertos. Essa associação indica que tais grupos podem ser compostos por espécies generalistas ou mais tolerantes à conversão do habitat.

Os grupos funcionais GF3, GF5 e GF10 tiveram distribuição influenciadas pelos fragmentos lineares, o que pode estar relacionado a uma maior capacidade de exploração de habitats com elevada razão borda-interior. Já os grupos funcionais GF2, GF6, GF8 e GF9 tiveram distribuição influenciadas

Tabela 5. Descrição dos dez grupos funcionais de aves frugívoras, com base em traços ecológicos e composição de espécies, estudadas em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil.

Table 5. Description of the ten functional groups of frugivorous birds, based on ecological traits and species composition, studied in three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil.

Grupo Funcional	Características	Espécies
GF1	Frugívoros não exclusivos; média massa corpórea; alta mobilidade na matriz; dossel	<i>Amazona aestiva</i> , <i>Psittacara leucophthalmus</i> e <i>Ramphastos toco</i>
GF2	Frugívoros; menor massa corpórea; espécies florestais; de sub-bosque; endêmicas MA e CE	<i>Antilophia galeata</i> , <i>Chiroxiphia caudata</i> e <i>Stilpnia cayana</i>
GF3	Psitacídeos; pequeno porte; estrato médio	<i>Brotogeris chiriri</i> e <i>Forpus xanthopterygius</i>
GF4	Uma espécie da família Figillidae; frugívoro exclusivo; estrato superior	<i>Euphonia chlorotica</i>
GF5	Gênero Elaenia; parcialmente frugívora; preferência por f lineares; estrato médio	<i>Elaenia flavogaster</i> e <i>Elaenia chiriquensis</i>
GF6	Psitacídeo; médio a grande porte; florestal; dossel	<i>Pionus maximiliani</i>
GF7	Ampla distribuição; grande capacidade de voo; maior abundância; estrato médio a superior; presente na matriz	<i>Patagioenas picazuro</i>
GF8	Cracidae; florestal; estrato inferior; frugívoro de grande porte	<i>Penelope superciliaris</i>
GF9	Turdidae; estrato inferior; presente nas bordas; voo moderado	<i>Turdus leucomelas</i> , <i>Turdus amaurochalinus</i> e <i>Turdus rufiventris</i>
GF10	Thraupidae e Turdidae; migratória; média mobilidade pela paisagem; presente em áreas alteradas	<i>Thraupis sayaca</i> , <i>Tangara palmarum</i> e <i>Turdus subalaris</i>

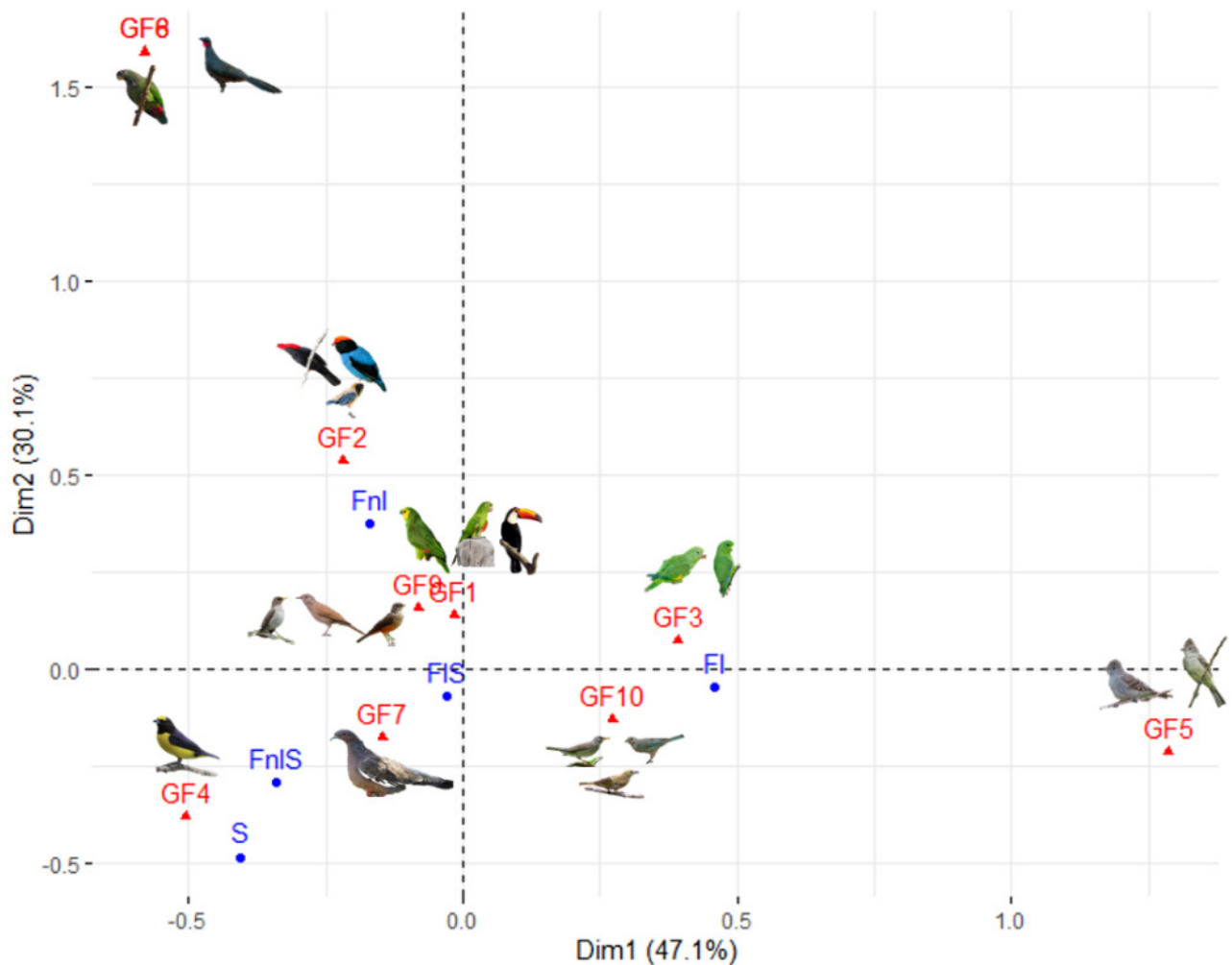


Figura 3. Análise de correspondência dos grupos funcionais e ambientes (Dim1 e Dim2: 89,80%) de aves frugívoras em três microbacias do Rio Tietê, estado de São Paulo, Brasil. Fnl: fragmento florestal não-linear; FnlS: borda de fragmento florestal não-linear; Fl: fragmento linear; FlS: borda de fragmento linear; e S: cana-de-açúcar, GF1: grupo funcional 1 (*Ramphastos toco*, *Psittacara leucophthalmus* e *Amazona aestiva*), GF2: grupo funcional 2 (*Chiroxiphia caudata*, *Antilophia galeata* e *Stilpnia cayana*), GF3: grupo funcional 3 (*Forpus xanthopterygius* e *Brotogeris chiriri*), GF4: grupo funcional 4 (*Euphonia chlorotica*), GF5: grupo funcional 5 (*Elaenia flavogaster* e *Elaenia chiriquensis*), GF6: grupo funcional 6 (*Pionus maximiliani*), GF7: grupo funcional 7 (*Patagioenas picazuro*), GF8: grupo funcional 8 (*Penelope superciliaris*), GF9: grupo funcional 9 (*Turdus leucomelas*, *Turdus rufiventris* e *Turdus amaurochalinus*), GF10: grupo funcional 10 (*Turdus subalaris*, *Thraupis sayaca* e *Tangara palmarum*).

Figure 3. Correspondence analysis of functional groups and environments (Dim1 and Dim2: 89.80%) of frugivorous birds in three microbasins of the Tietê River, São Paulo State, Brazil. Fnl: non-linear forest fragment; FnlS: edge of non-linear forest fragment; Fl: linear fragment; FlS: edge of linear forest fragment; and S: sugarcane plantation. GF1: functional group 1 (*Ramphastos toco*, *Psittacara leucophthalmus*, and *Amazona aestiva*); GF2: functional group 2 (*Chiroxiphia caudata*, *Antilophia galeata*, and *Stilpnia cayana*); GF3: functional group 3 (*Forpus xanthopterygius* and *Brotogeris chiriri*); GF4: functional group 4 (*Euphonia chlorotica*); GF5: functional group 5 (*Elaenia flavogaster* and *Elaenia chiriquensis*); GF6: functional group 6 (*Pionus maximiliani*); GF7: functional group 7 (*Patagioenas picazuro*); GF8: functional group 8 (*Penelope superciliaris*); GF9: functional group 9 (*Turdus leucomelas*, *Turdus rufiventris*, and *Turdus amaurochalinus*); GF10: functional group 10 (*Turdus subalaris*, *Thraupis sayaca*, and *Tangara palmarum*).

pelos fragmentos não-lineares, refletindo uma preferência por ambientes florestais, especialmente seus interiores. Esses grupos parecem incluir espécies funcionalmente mais especializadas e sensíveis à fragmentação da paisagem.

Variáveis locais e da paisagem e os grupos funcionais

O primeiro eixo da PCA das variáveis locais ($PC1_{Local}$) captou 69,55% da variância, enquanto o primeiro eixo da PCA das variáveis da paisagem ($PC1_{Paisagem}$) captou 87,35% da variação (Tabela S3). O $PC1_{Local}$ teve maior contribuição das variáveis de estágio sucessional e da declividade. Enquanto que no $PC1_{Paisagem}$ teve maior contribuição das variáveis de quantidade de área core e porcentagem de cobertura florestal. Sendo assim, utilizamos os primeiros eixos, local e da paisagem, como preditores nas regressões com os índices funcionais e com a abundância dos grupos funcionais.

Os modelos indicaram que a riqueza funcional (FRic) de aves frugívoras apresentou coeficientes negativos tanto em relação às variáveis ambientais locais ($PC1_{Local}$) quanto às variáveis da paisagem ($PC1_{Paisagem}$), sugerindo uma tendência de redução da riqueza funcional ao longo dos gradientes de

intensificação do uso do solo e de fragmentação da paisagem (Tabela 6). No entanto, após a correção dos valores de p para múltiplos testes, essas associações não permaneceram estatisticamente significativas ($p\text{-ajustado} > 0,05$). Para a dispersão funcional (FDis), não foram observadas associações significativas com os gradientes ambientais locais ($\beta = -0,11$; $p = 0,27$) ou de paisagem ($\beta = -0,10$; $p = 0,21$), mesmo antes da correção, indicando que a dispersão dos traços funcionais entre as espécies se manteve relativamente estável ao longo dos gradientes analisados.

Em relação aos grupos funcionais, as respostas aos gradientes ambientais foram heterogêneas (Tabela 7). Apenas alguns grupos apresentaram associações consistentes com as variáveis ambientais locais e da paisagem. Os grupos funcionais 2 e 9 destacaram-se como os mais sensíveis, apresentando redução significativa da abundância ao longo dos gradientes representados tanto por $PC1_{Local}$ quanto por $PC1_{Paisagem}$, mantendo evidência estatística mesmo após a correção para múltiplos testes. Para os demais grupos funcionais, as associações com os gradientes ambientais foram fracas ou não significativas após correção, indicando que a resposta aos filtros ambientais não é uniforme entre os diferentes grupos funcionais.

Tabela 6. Resultados dos modelos lineares que relacionam os índices de diversidade funcional de riqueza funcional (FRic) e dispersão funcional (FDis) — aos gradientes ambientais locais ($PC1_{Local}$) e de paisagem ($PC1_{Paisagem}$). São apresentados os coeficientes estimados (β), erros-padrão (EP), estatística do teste (t) e valores p e de p ajustados pelo método de Holm para correção de múltiplos testes. Coeficientes negativos indicam redução da diversidade funcional ao longo do gradiente ambiental.

Table 6. Results of the linear models relating the functional diversity indices of functional richness (FRic) and functional dispersion (FDis) to local environmental gradients ($PC1_{Local}$) and landscape gradients ($PC1_{Landscape}$). The estimated coefficients (β), standard errors (SE), test statistics (t), and p -values adjusted using the Holm method for multiple-test correction are presented. Negative coefficients indicate a reduction in functional diversity along the environmental gradient.

Modelos	Coeficiente (β)	Erro-padrão	Estatística t	valor de p	p -ajustado (Holm)
Riqueza funcional					
FRic ~ $PC1_{Local}$	-0.22	0.06	-3.49	0.03	0.12
FRic ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.17	0.05	-3.87	0.03	0.12
Distância funcional					
FDis ~ $PC1_{Local}$	-0.11	0.09	-1.33	0.27	0.42
FDis ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.10	0.06	-1.57	0.21	0.42

Tabela 7. Resultados dos modelos lineares generalizados que avaliam a relação entre a abundância dos grupos funcionais de aves frugívoras e os gradientes ambientais locais ($PC1_{Local}$) e de paisagem ($PC1_{Paisagem}$). São apresentados os coeficientes estimados (β), erros-padrão (EP), estatística do teste (z), distribuição utilizada em cada modelo (Poisson ou NB: binomial negativa) e valores p e de p ajustados pelo método de Holm. Coeficientes negativos indicam redução da abundância ao longo do gradiente ambiental.

Table 7. Results of the generalized linear models evaluating the relationship between the abundance of functional groups of frugivorous birds and local environmental gradients ($PC1_{Local}$) and landscape gradients ($PC1_{Landscape}$). The estimated coefficients (β), standard errors (SE), test statistics (z), distribution used in each model (Poisson or NB: negative binomial), and p-values adjusted using the Holm method are presented. Negative coefficients indicate a reduction in abundance along the environmental gradient.

Modelos	Coeficiente (β)	Erro-padrão	Estatística z	Distribuição	valor de p	p -ajustado (Holm)
Grupo funcional 1						
GF1 ~ $PC1_{Local}$	-0.40	0.28	-1.45	NB	0.15	1
GF1 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.43	0.20	-2.12	NB	0.03	0.51
Grupo funcional 2						
GF2 ~ $PC1_{Local}$	-0.58	0.13	-4.49	NB	7.15^{-06}	1.36^{-04}
GF2 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.46	0.10	-4.69	NB	2.67^{-06}	5.35^{-05}
Grupo funcional 3						
GF3 ~ $PC1_{Local}$	-0.68	0.30	-2.30	NB	0.02	0.34
GF3 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.50	0.25	-2.03	NB	0.04	0.60
Grupo funcional 4						
GF4 ~ $PC1_{Local}$	-0.30	0.31	-0.95	NB	0.34	1
GF4 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.28	0.24	-1.17	NB	0.24	1
Grupo funcional 5						
GF5 ~ $PC1_{Local}$	-0.86	0.79	-1.09	NB	0.28	1
GF5 ~ $PC1_{Paisagem}$	0.01	0.59	0.02	NB	0.99	1
Grupo funcional 6						
GF6 ~ $PC1_{Local}$	-13.58	34039.71	0.00	Poisson	1.00	1
GF6 ~ $PC1_{Paisagem}$	-8.13	14887.06	0.00	Poisson	1.00	1
Grupo funcional 7						
GF7 ~ $PC1_{Local}$	-0.25	0.23	-1.08	NB	0.28	1
GF7 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.28	0.17	-1.61	NB	0.11	1
Grupo funcional 8						
GF8 ~ $PC1_{Local}$	-13.58	34039.71	0.00	Poisson	1.00	1
GF8 ~ $PC1_{Paisagem}$	-8.13	14887.06	0.00	Poisson	1.00	1
Grupo funcional 9						
GF9 ~ $PC1_{Local}$	-0.53	0.18	-2.92	NB	3.50^{-03}	0.05
GF9 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.43	0.15	-2.96	NB	3.13^{-03}	0.05
Grupo funcional 10						
GF1 ~ $PC1_{Local}$	-0.32	0.33	-0.97	NB	0.33	1
GF1 ~ $PC1_{Paisagem}$	-0.31	0.26	-1.21	NB	0.23	1

DISCUSSÃO

Os índices de riqueza funcional e de dispersão funcional observados diferiram significativamente daqueles esperados por comunidades aleatórias, evidenciando padrões de subdispersão funcional e a atuação de filtros ambientais nos ambientes estudados. Esses filtros, associados à quantidade e à qualidade do habitat florestal, limitam a coexistência de espécies e reduzem o espaço funcional ocupado, resultando em maior redundância de traços funcionais (Mason *et al.* 2005; Mouchet *et al.* 2010; Mouillot *et al.* 2013). Padrões semelhantes têm sido descritos em ambientes sob condições ambientais extremas ou com recursos limitados, nos quais predominam espécies generalistas com estratégias funcionais redundantes e adaptadas a diferentes tipos de estresse ambiental (Cornwell, Schilck & Ackerly 2006).

Por outro lado, áreas de borda apresentaram maior diversidade de estratégias funcionais, possivelmente em função da maior heterogeneidade microclimática e de recursos, formando um ecótono que favorece a coexistência de espécies com traços divergentes, reduzindo a redundância funcional (Laurance *et al.* 2007; Laliberté & Legendre 2010; Barbaro *et al.* 2014; Matuoka *et al.* 2020). Em escalas espaciais mais amplas, como no bioma Mata Atlântica, estudos demonstram que a maior quantidade de habitat florestal está associada ao aumento da diversidade funcional, enquanto paisagens fragmentadas tendem a perder espécies especialistas, levando à simplificação funcional e à perda de traços associados a frugívoros de maior porte (Carlo & Morales 2016; Bonfim *et al.* 2021). Nos ambientes agrícolas avaliados neste estudo, a riqueza taxonômica foi extremamente reduzida, inferior a três espécies, o que impossibilitou o cálculo dos índices funcionais, evidenciando a forte simplificação da comunidade de aves frugívoras nesses ambientes como esperado.

A análise da relação entre os gradientes ambientais e os índices de diversidade funcional indicou coeficientes negativos tanto para a riqueza funcional (FRic) quanto para a dispersão funcional (FDis) em relação às variáveis ambientais locais e de paisagem. Contudo, após a correção para múltiplos testes, essas associações a maior parte dos grupos funcionais não permaneceram estatisticamente significativas, sugerindo que os

efeitos da fragmentação e da intensificação do uso do solo sobre a diversidade funcional total são relativamente sutis ou dependentes do contexto. A ausência de resposta robusta de FDis indica que, embora haja mudanças na composição funcional, a dispersão dos traços entre as espécies frugívoras se mantém relativamente estável ao longo dos gradientes analisados, possivelmente em função da substituição funcional entre espécies com traços semelhantes.

A distribuição dos grupos funcionais, por sua vez, demonstrou uma distribuição heterogênea dos grupos funcionais aos gradientes ambientais, contrariando parcialmente a hipótese inicial de respostas homogêneas. Grupos compostos por espécies de maior porte e com hábitos mais generalistas, como *Pionus maximiliani*, apresentaram ampla ocorrência, incluindo a matriz agrícola. Em contraste, espécies mais especializadas, como *Penelope supercilialis*, ocorreram exclusivamente em fragmentos não lineares. Esta espécie representa o único frugívoro capaz de dispersar sementes de grande porte em paisagens fragmentadas do interior paulista, desempenhando papel fundamental na manutenção de processos ecológicos e devendo, portanto, receber atenção prioritária em estratégias de conservação (Pizo 2004; da Silva & Tabarelli 2000), principalmente nos fragmentos não lineares, como aqui demonstrado.

Entre os grupos funcionais analisados, apenas o grupo GF2 apresentou resposta estatisticamente robusta aos gradientes ambientais após a correção para múltiplos testes, com redução consistente da abundância associada tanto às variáveis locais quanto às variáveis de paisagem. O grupo GF9 também apresentou coeficientes negativos consistentes em ambos os gradientes, indicando uma tendência de sensibilidade ambiental; no entanto, essa resposta não permaneceu estatisticamente significativa após correção, devendo ser interpretada com cautela. Para os demais grupos funcionais, não foram detectadas associações consistentes, o que sugere elevada redundância funcional, dominância de espécies generalistas ou elevada plasticidade ecológica, permitindo ajustes frente às alterações ambientais (Mouchet *et al.* 2010; Mouillot *et al.* 2013).

O grupo funcional 2, composto por *C. caudata*, *A. galeata* e *S. cayana*, apresentou

padrões diferenciados de ocorrência entre os ambientes. Sendo que, *C. caudata* foi exclusiva desse tipo de fragmento, enquanto *A. galeata* ocorreu exclusivamente em fragmentos lineares com maior porcentagem de cobertura florestal. Esse padrão sugere que a quantidade de habitat disponível, linear ou não linear, é determinante para a manutenção desse grupo funcional e reforça a importância da configuração da paisagem na distribuição de aves frugívoras (Martensen *et al.* 2012; Bovo *et al.* 2018). Esses resultados indicam ainda que espécies pertencentes a um mesmo grupo funcional podem responder de maneira distinta às condições ambientais, dependendo de seus requisitos ecológicos específicos.

Espécies de menor porte e hábitos generalistas, como *Tangara sayaca*, mostraram-se associadas principalmente aos ambientes florestados, em especial aos fragmentos lineares em estágios iniciais, confirmando seu papel como importantes dispersores de sementes em áreas clareiras e degradadas (Pizo 2004). Esses padrões ressaltam que diferentes ambientes da paisagem sustentam subconjuntos distintos de espécies, os quais, isoladamente, não são capazes de manter plenamente os processos de dispersão de sementes, mas que, em conjunto, contribuem para a manutenção da diversidade funcional em escala regional (Barbaro *et al.* 2014).

Assim, de forma geral, nossos resultados indicam que a diversidade funcional de aves frugívoras em paisagens fragmentadas é limitada por filtros ambientais associados à quantidade e à conectividade do habitat florestal, mas que esses efeitos se manifestam de maneira seletiva, afetando principalmente grupos funcionalmente mais sensíveis. A substituição gradual de espécies especialistas por generalistas e a redução do espaço funcional ocupado indicam que processos ecológicos essenciais, como a dispersão de sementes, encontram-se sob risco e limitadas a grupos funcionais mais generalistas. Esses resultados reforçam a necessidade de estratégias de conservação e restauração voltadas à manutenção de áreas núcleo e corredores florestais, fundamentais para assegurar a resiliência funcional e a continuidade dos serviços ecossistêmicos de dispersão de sementes em paisagens severamente modificadas (Fahrig 2003; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2016).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos produtores rurais que autorizaram as amostragens em suas áreas de cultivo e aos revisores pelas sugestões sempre pertinentes. Ao Dr. Felipe Onofre pela ajuda na classificação dos estágios sucessionais e ao Dr. Crasso Paulo Bosco Breviglieri e aos revisores pelas sugestões no artigo. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

REFERÊNCIAS

- Akaike, H. 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Biota/FAPESP. 2014. Sinbiota 2.1 - Vegetação Atual. (Retrieved on January 12th, 2023, from <https://sinbiota.biota.org.br/atlas/>).
- Bonfim, F. C. G., Dodonov, P., & Cazetta, E. 2021. Landscape composition is the major driver of the taxonomic and functional diversity of tropical frugivorous birds. *Landscape Ecology*, 36(9), 2535–2547. DOI: 10.1007/s10980-021-01266-y
- Boscolo, D., Candia-Gallardo, C., Awade, M. 2008. Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for lesser Woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic Forest, Brasil. *Biotropica*, 40(3), 273–276. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2008.00409.x
- Boscolo, Danilo, & Metzger, J. P. 2009. Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*, 24(7), 907–918. DOI: 10.1007/s10980-009-9370-8
- Burnham, D. & Anderson, K.P. 2004. Multimodel Inference Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261–304. DOI: 10.1177/0049124104268644
- CETESB. 2009. Resolução SMA no64 - Dispõe sobre o detalhamento das fisionomias da Vegetação de Cerrado e de seus estágios de regeneração.
- Coelho, M. T. P., Raniero, M., Silva, M. I., & Hasui, É. 2016. The effects of landscape structure on functional groups of Atlantic forest birds. *Wilson Journal of Ornithology*, 128(3), 520–534. DOI: 10.1676/1559-4491-128.3.520

- Conselho Nacional de Meio Ambiente. 1994. RESOLUÇÃO CONAMA no1 - Dispõem sobre os estágios sucessionais. p. 1–3. Brasil.
- Costa, M.F.; Checon, C.; Silva, W. R. 2024. Shifting from seed predator to seed disperser in Picazuro Pigeon: Insights from an urbanized area. *Scielo Preprints*.
- Dehling, D. M. *et al.* 2014. Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevation gradient in the tropical Andes. *Ecography*, 37, 001–009. DOI: 10.1111/ecog.00623
- dos Anjos, L., Bochio, G. M., Medeiros, H. R., Almeida, B. de A., Lindsey, B. R. A., Calsavara, L. C., Ribeiro, M. C., & Domingues Torean, J. M. 2019. Insights on the functional composition of specialist and generalist birds throughout continuous and fragmented forests. *Ecology and Evolution*, 9(11), 6318–6328. DOI: 10.1002/ece3.5204
- DPI/INPE. 2020. AMBDATA - Variáveis ambientais para modelagem de distribuição de espécies. (Retrieved on April 3rd, 2019, from <http://www.dpi.inpe.br/Ambdata/index.php>).
- ESTADO DE SÃO PAULO. 2009. Lei No 13.550, De 2 De Junho De 2009. Brasil.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649–1663. DOI: 10.1111/jbi.12130
- Flynn, D. F. B. *et al.* 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Galeti, M. 1993. Diet of the Scaly-Headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a Semideciduous Forest in Southeastern Brazil Author (s): Mauro Galetti Published by: The Association for Tropical Biology and Conservation Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/2388865>. *Biotropica*, 25(4), 419–425.
- Gasperin, G., & Pizo, M. A. 2009. Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. *Urban Ecosystems*, 12(4), 425–436. DOI: 10.1007/s11252-009-0090-2
- Husson, F.; Josse, J.; Le, S.; Mazet, J. 2022. FactoMineR - Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. Version 2.7.
- INPE. 2020. Catálogo de Imagens. (Retrieved on April 23rd, 2020, from <http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>).
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J. A., & García-Castaño, J. L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(9), 3278–3282. DOI: 10.1073/pnas.0606793104
- Jung, M. 2016. LecoS - A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecological Informatics*, 31, 18–21. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2015.11.006
- Laliberte, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305. DOI: 10.1890/08-2244.1
- Luck, G. W., Carter, A., & Smallbone, L. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS ONE*, 8(5). DOI: 10.1371/journal.pone.0063671
- Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I., & Metzger, J. P. 2012. Associations of Forest Cover, Fragment Area, and Connectivity with Neotropical Understory Bird Species Richness and Abundance. *Conservation Biology*, 26(6), 1100–1111. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2012.01940.x
- Martínez-López, V., García, C., Zapata, V., Robledano, F., & De la Rúa, P. 2020. Intercontinental long-distance seed dispersal across the Mediterranean Basin explains population genetic structure of a bird-dispersed shrub. *Molecular Ecology*, 29(8), 1408–1420. DOI: 10.1111/mec.15413
- Mello Junior, J. R. S. 2020. AVIFAUNA DE FRAGMENTOS FLORESTAIS E EM ÁREA DE CULTIVO DE CANA DE AÇÚCAR NO MÉDIO TIETÊ. Universidade Estadual Paulista (UNESP). p. 101p.
- Motta-Junior, J. C., Granzinoli, M. A. M., & Develey, P. F. 2008. Aves da Estação Ecológica de Itirapina, estado de São Paulo, Brasil Material e Métodos. *Biota Neotropica*, 8(3), 207–227.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures:

- An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- Mueller, T., Lenz, J., Caprano, T., Fiedler, W., & Böhning-Gaese, K. 2014. Large frugivorous birds facilitate functional connectivity of fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 684–692. DOI: 10.1111/1365-2664.12247
- Oksanen, J. 2009. *Ordination and Analysis of Dissimilarities: Tutorial with R and vegan*. Knoxville: University of Tennessee, 25.
- Pacheco, J. F. *et al.* 2021. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee - second edition. *Ornithology Research*, 29, 94–105. DOI: doi.org/10.1007/s43388-021-00058-x
- Petchey, O. L. *et al.* 2006. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2002. Petchey _ Gaston (2002) FD_Riqueza e comunidade.pdf. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Pigot, A. L., Sheard, C., Miller, E. T., Bregman, T. P., Freeman, B. G., Roll, U., Seddon, N., Trisos, C. H., Weeks, B. C., & Tobias, J. A. 2020. Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nature Ecology and Evolution*, 4(2), 230–239. DOI: 10.1038/s41559-019-1070-4
- Purvis, A., & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212–219. DOI: 10.1038/35012221
- QGIS Development Team. 2022. QGIS Geographic Information System. Version 3.26.0. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Sekercioglu, C. H. 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology*, 153(SUPPL. 1), 153–161. DOI: 10.1007/s10336-012-0869-4
- Sekercioglu, C. H. *et al.* 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology*, 21(2), 482–494. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00655.x
- Setzer, J. 1966. *Atlas climático ecológico do estado de São Paulo*. São Paulo: CESP/Comissão Interstadual da Bacia Paraná-Uruguai: p. 61.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Edição revista e ampliada. N. Fronteira (Ed.), Rio de Janeiro: p. 912p.
- Stotz, D. F. *et al.* 1996. *Neotropical Birds. Ecology and Conservation*. Chicago and London: The University of Chicago Press: p. 309p.
- Vallejos, L. M., Prevedello, J. A., Vecchi, M. B., & Alves, M. A. S. 2024. Species traits and latitude mediate bird responses to forest edges globally. *Landscape Ecology*, 39(3), 1–14. DOI: 10.1007/s10980-024-01845-9
- Webb, C. O. *et al.* 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zool. São Paulo*, 33(1), 1–25.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7), 2027–2027. DOI: 10.1890/13-1917.1

MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura S1. Correlação de Mantel entre os pontos-fixos com registro de aves frugívoras. O eixo x representa a distância geográfica entre os pares de pontos fixos, enquanto o eixo y indica a dissimilaridade calculada com base na distância de Gower. Cada ponto no gráfico corresponde a uma comparação par-a-par entre os pontos fixos. A linha vermelha indica a tendência de autocorrelação espacial (Mantel, $R = -0,751$; $p = 0,034$; $N = 144$).

Figure S1. Mantel correlation among fixed points with records of frugivorous birds. The x-axis represents the geographic distance between pairs of fixed points, while the y-axis indicates the dissimilarity calculated based on Gower distance. Each point in the graph corresponds to a pairwise comparison between fixed points. The red line indicates the trend of spatial autocorrelation (Mantel, $R = -0.751$; $p = 0.034$; $N = 144$).

Tabela S1. Coordenadas geográfica (UTM – 22k) dos 144 pontos amostrais de Mello Junior, 2020

com presença de aves frugívoras e os valores das variáveis locais e da paisagem analisadas. Onde, Fnl: fragmento florestal não-linear; FnlS: borda de fragmento florestal não linear; Fl: fragmento linear; FlS: borda de fragmento linear; e S: cana-de-açúcar, classif_frag: estágio sucessional da floresta; classif_cana: estágio de desenvolvimento da cultura da cana-de-açúcar; decli: declividade %land: porcentagem de área florestada; Edge_length: perímetro do fragmento; Meshsize: malha efetiva da paisagem; % core: área core (sem efeito de borda de 100 metros).

Table S1. *Geographic coordinates (UTM–22K) of the 144 sampling points from Mello Junior (2020) with the presence of frugivorous birds, and the values of the local and landscape variables analyzed. Where, Fnl: non-linear forest fragment; FnlS: edge of non-linear forest fragment; Fl: linear fragment; FlS: edge of linear fragment; and S: sugarcane plantation; classif_frag: successional stage of the forest; classif_cana: developmental stage of the sugarcane crop; decli: slope; %land: percentage of forested area; Edge_length: fragment perimeter; Meshsize: effective mesh size of the landscape; % core: core area (excluding the 100-meter edge effect).*

Tabela S2. Lista das 208 espécies de aves registradas por Mello Junior, 2020, com a família, espécies, nome-popular e a somatória de registros por ambiente amostral e as espécies de frugívoros selecionadas. Onde, Fnl: fragmento florestal não-linear; FnlS: borda de fragmento florestal não linear; Fl: fragmento linear; FlS: borda de fragmento linear; e S: cana-de-açúcar

Table S2. *List of the 208 bird species recorded by Mello Junior (2020), including family, species, common name, and the total number of records by sampling environment, as well as the selected frugivorous species. Where, Fnl: non-linear forest fragment; FnlS: edge of non-linear forest fragment; Fl: linear fragment; FlS: edge of linear forest fragment; and S: sugarcane plantation.*

Tabela S3. Resultado das contribuições das variáveis locais e da paisagem (loading) para o primeiro e segundo eixo da análise dos componentes principais (PCA) entre as variáveis e a proporção de variação e o acumulado dos eixos.

Table S3. *Results of the contributions of local and*

landscape variables (loadings) to the first and second axes of the Principal Component Analysis (PCA) among the variables, including the proportion of explained variance and the cumulative variance of the axes.

Submitted: 19 November 2024

Accepted: 13 March 2026

Published online: 14 May 2026

Associate Editor: Gabriel Silva Santos