



Edney Matos do Nascimento

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia



**A INFLUÊNCIA DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ANTRÓPICOS NA
DIVERSIDADE FUNCIONAL DE MAMÍFEROS TERRESTRES DE MÉDIO E
GRANDE PORTE EM UMA FLORESTA DE AREIA BRANCA NA AMAZÔNIA
CENTRAL BRASILEIRA**

EDNEY MATOS DO NASCIMENTO

Manaus, Amazonas

2026



Edney Matos do Nascimento

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia



**A INFLUÊNCIA DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ANTRÓPICOS NA
DIVERSIDADE FUNCIONAL DE MAMÍFEROS TERRESTRES DE MÉDIO E
GRANDE PORTE EM UMA FLORESTA DE AREIA BRANCA NA AMAZÔNIA
CENTRAL BRASILEIRA**

ORIENTADOR: DR. PAULO ESTEFANO DINELI BOBROWIEC

COORIENTADORA: DRA. CLARISSA ALVES DA ROSA

Manaus, Amazonas

2026

Agradeço a Deus, primeiramente, por me conceder saúde, força e perseverança ao longo desta jornada, guiando meus passos nos momentos de incerteza e renovando minha fé.

À minha esposa, Keziane Menezes, pelo apoio incondicional, compreensão e incentivo.

Aos meus pais, Maria Aparecida e Manoel Cordeiro, por todo amor, ensinamentos e valores que moldaram minha trajetória.

Aos meus orientadores, Paulo Bobrowiec e Clarissa Rosa, pela orientação segura, confiança depositada, contribuições científicas e pela formação acadêmica proporcionada ao longo desta pesquisa.

Aos colegas Renilce, Renan, Hillary, Caio, Alírio, Mariel, Sara, Eduardo e João pelo apoio nas amostragens de campo, pela colaboração, companheirismo e disposição.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e ao CENBAM, pelo suporte institucional e pela infraestrutura disponibilizada para o desenvolvimento desta pesquisa. Em especial, agradeço à Andressa pelo apoio administrativo e pela atenção.

Aos responsáveis pelos alojamentos dos módulos, seu Roberto, seu Francisco e seu Jânio, pela hospitalidade, apoio e acolhimento durante as etapas de campo.

Agradeço também às instituições financiadoras que tornaram possível a realização deste trabalho: à PDPG CAPES/FAPEAM, pelo financiamento da bolsa de estudos, e ao CNPq, pelo apoio financeiro ao projeto de pesquisa.

Por fim, agradeço a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a concretização desta etapa.

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

N244i Nascimento, Edney Matos

A influência de gradientes ambientais e antrópicos na diversidade funcional de mamíferos terrestres de médio e grande porte em uma floresta de areia branca na Amazônia central brasileira. / Edney Matos Nascimento; orientador Paulo Estefano Dineli Bobrowiec; coorientadora Clarissa Alves da Rosa. - Manaus : [s.l.], 2026.

1.613 KB

66 p. : il. color.

DOI: <https://doi.org/10.61818/ted26010>

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ecologia) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2026.

1. Mamíferos terrestres. 2. Ecossistema de areia branca. 3. Diversidade funcional. I. Bobrowiec, Paulo Estefano Dineli. II. Rosa, Clarissa Alves da. III. Título.

CDD 599.0981

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	6
LISTA DE TABELAS	7
RESUMO.....	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO	11
REFERÊNCIAS	14
CAPÍTULO 1 ARTIGO	17
RESUMO.....	18
INTRODUÇÃO	20
MATERIAIS E MÉTODOS	24
Área de Estudo	24
Delineamento amostral e amostragem dos mamíferos de médio e grande porte	26
Traços funcionais das espécies	27
Variáveis ambientais	29
Análise estatísticas	30
Filtragem de traços funcionais.....	33
RESULTADOS.....	34
Singularidade funcional no nível das espécies.....	34
Relação entre diversidade funcional e variáveis ambientais.....	35
Resposta dos traços funcionais às variáveis ambientais.....	36
Análise fourth-corner	38
DISCUSSÃO	39
Conclusões e implicações para conservação	43
REFERÊNCIAS	45
MATERIAL SUPLEMENTAR	60
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	64

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Área de estudo na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro (RDS Rio Negro), Amazônia Central, Brasil	25
Fig. 2. Singularidade funcional em nível de espécie (Ki) de mamíferos de médio e grande porte registrados em florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central	35
Fig. 3. Análise RLQ relacionando os traços das espécies de mamíferos (barras pretas) e as variáveis ambientais (barras cinza) ao longo do eixo 1 da RLQ.....	37
Fig. 4. Análises de fourth-corner mostrando a significância das relações entre traços e ambiente para mamíferos de médio e grande porte registrados em florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central.	38
Fig. S1. Primeiros dois eixos de ordenação da análise RLQ para mamíferos de médio e grande porte registrados em áreas de floresta de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Amazônia Central.....	60

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) da relação entre os índices de diversidade funcional (Q), singularidade funcional (U) e riqueza funcional (FRic) e as variáveis ambientais em áreas de florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central, Brasil 35

Tabela 2. Resultados da análise RLQ utilizando a composição de espécies de mamíferos de médio e grande porte (Tabela L), variáveis ambientais (Tabela R) e traços funcionais (Tabela Q) obtidos em áreas de florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central..... 37

Tabela S1. Abundância e traços funcionais utilizados como preditores da distribuição de espécies de mamíferos de médio e grande porte nas áreas de floresta de areia branca da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Amazônia Central. 61

Tabela S2. Descrição, média e desvio padrão de 2 variáveis ambientais locais e 12 variáveis de estrutura da vegetação derivadas do processamento de dados LiDAR LTP (Light Detection and Ranging – Low Topography Profiling). 62

RESUMO

A compreensão de como gradientes ambientais e pressões antrópicas moldam assembleias biológicas é fundamental para elucidar os mecanismos de estruturação de comunidades em ecossistemas tropicais. Abordagens baseadas em diversidade funcional permitem investigar como traços ecológicos das espécies mediam suas respostas a filtros ambientais e antrópicos, oferecendo uma perspectiva complementar às métricas taxonômicas tradicionais. Nesse contexto, este estudo avaliou como variáveis ambientais e a proximidade de habitações humanas influenciam a diversidade funcional de mamíferos terrestres de médio e grande porte em florestas de areia branca (campinaranas) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central. As amostragens foram realizadas em 42 parcelas distribuídas em três módulos do sistema RAPELD, utilizando armadilhas fotográficas ao longo de dois períodos sazonais (2024–2025), totalizando 4.421 câmeras-dia. Foram registrados 372 eventos independentes pertencentes a 21 espécies. A diversidade funcional foi quantificada por meio do índice quadrático de Rao (Rao's Q), riqueza funcional (FRic) e singularidade funcional em nível de assembleia (U), com base em quatro traços ecológicos: massa corporal, dieta, área de vida e vulnerabilidade à caça. A influência das variáveis ambientais (altura e abertura do dossel, HAND) e antrópicas (distância de casas) foi avaliada por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM). A filtragem funcional foi investigada por análises RLQ e fourth-corner. Os índices agregados de diversidade funcional não apresentaram resposta significativa às variáveis ambientais ou antrópicas, sugerindo estabilidade na magnitude do espaço funcional ocupado ao longo dos gradientes locais. No entanto, as análises multivariadas revelaram associações não aleatórias entre traços funcionais e variáveis ambientais. Espécies frugívoras de grande porte e ampla área de vida, frequentemente caçadas para consumo, estiveram associadas a áreas com dossel mais alto e maior distância das residências humanas. Por outro lado, espécies onívoras pouco visadas pela caça foram mais frequentes em áreas com dossel mais aberto e próximas às habitações. Os resultados indicam que, mesmo na ausência de variação detectável nos índices funcionais agregados, gradientes ambientais e pressões antrópicas atuam como filtros baseados em traços, promovendo reorganização funcional interna das assembleias. Em ecossistemas naturalmente restritivos como as florestas de areia branca, tais padrões sugerem que mudanças na frequência de traços podem preceder perdas detectáveis de diversidade funcional. A integração entre abordagem funcional, variáveis ambientais e filtros antrópicos amplia a compreensão sobre os mecanismos que estruturam assembleias de mamíferos neotropicais e fornece subsídios para estratégias de conservação que priorizem não apenas a riqueza de espécies, mas também a manutenção de funções ecológicas-chave.

ABSTRACT

Understanding how environmental gradients and anthropogenic pressures shape biological assemblages is essential for elucidating the mechanisms underlying community structure in tropical ecosystems. Functional diversity approaches provide a framework to investigate how species traits mediate responses to environmental and human filters, offering a complementary perspective to traditional taxonomic metrics. In this context, this study assessed how environmental variables and proximity to human settlements influence the functional diversity of medium- and large-sized terrestrial mammals in Amazonian white-sand forests (campinaranas) within the Rio Negro Sustainable Development Reserve, Central Amazon. Sampling was conducted in 42 plots distributed across three RAPELD modules using camera traps during two seasonal periods (2024–2025), totaling 4,421 camera-trap days. A total of 372 independent records from 21 species were obtained. Functional diversity was quantified using Rao's quadratic entropy (Rao's Q), functional richness (FRic), and assemblage-level functional uniqueness (U), based on four ecological traits: body mass, diet, home range size, and hunting vulnerability. The influence of environmental variables (canopy height, canopy openness, HAND) and anthropogenic pressure (distance to houses) was assessed using Generalized Linear Mixed Models (GLMMs). Trait filtering along environmental gradients was investigated using RLQ and fourth-corner analyses. Aggregated functional diversity indices showed no significant response to environmental or anthropogenic variables, suggesting stability in the magnitude of occupied functional space across local gradients. However, multivariate analyses revealed non-random associations between functional traits and environmental variables. Large-bodied frugivores with extensive home ranges, frequently hunted for consumption, were associated with taller canopy areas and greater distance from human settlements. In contrast, omnivorous species with low hunting pressure were more frequent in open-canopy areas and closer to houses. These findings indicate that, even in the absence of detectable changes in aggregated functional diversity indices, environmental gradients and anthropogenic pressures act as trait-based filters, promoting internal functional reorganization within assemblages. In naturally restrictive ecosystems such as white-sand forests, shifts in trait frequency may precede detectable losses in functional diversity. Integrating functional approaches with environmental and anthropogenic drivers enhances our understanding of community assembly mechanisms in Neotropical mammals and provides a foundation for conservation strategies that prioritize not only species richness but also the maintenance of key ecological functions.

INTRODUÇÃO

A biodiversidade desempenha papel central na manutenção do funcionamento dos ecossistemas, influenciando processos como produtividade primária, ciclagem de nutrientes, dispersão de sementes e regulação de populações (Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2012). Nas últimas décadas, tornou-se evidente que a compreensão da biodiversidade não deve se restringir apenas à riqueza de espécies, mas também considerar as características funcionais que determinam como as espécies interagem com o ambiente e contribuem para processos ecológicos (Díaz & Cabido, 2001; Petchey & Gaston, 2006;).

A abordagem baseada em traços funcionais emergiu como um arcabouço conceitual robusto para investigar como assembleias biológicas são estruturadas ao longo de gradientes ambientais (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007). Segundo a teoria de montagem de assembleias, comunidades ecológicas são moldadas por filtros ambientais e bióticos que selecionam espécies com determinados atributos funcionais capazes de persistir sob condições específicas (Keddy, 1992; Weiher & Keddy, 1995). Nesse contexto, traços como dieta, massa corporal, área de vida e estratégia de uso do habitat podem mediar a resposta das espécies a variações ambientais e perturbações antrópicas.

A diversidade funcional, entendida como a extensão e a distribuição do espaço ocupado por traços funcionais em uma comunidade (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013), tem sido amplamente utilizada para avaliar como mudanças ambientais afetam a organização ecológica das assembleias. Diferentemente de métricas taxonômicas tradicionais, índices funcionais permitem detectar alterações na estrutura interna das comunidades e inferir possíveis impactos sobre processos ecossistêmicos (Flynn et al., 2009). No entanto, evidências indicam que mudanças ambientais nem sempre resultam em perda imediata de diversidade funcional agregada, podendo ocorrer reorganizações

internas ou substituição entre espécies funcionalmente semelhantes antes que ocorra erosão funcional detectável (Villéger et al., 2010; Mouillot et al., 2013). Entre vertebrados terrestres, mamíferos de médio e grande porte exercem papel desproporcional no funcionamento dos ecossistemas tropicais. Grandes frugívoros, por exemplo, são fundamentais para a dispersão de sementes de grande porte e para a manutenção da dinâmica florestal (Peres & van Roosmalen, 2002; Terborgh et al., 2008). A massa corporal e a área de vida estão associadas à vulnerabilidade a distúrbios, especialmente à caça (Peres, 2000; Cardillo et al., 2005). A pressão cinegética atua como filtro seletivo funcionalmente assimétrico, removendo preferencialmente espécies de grande porte e alterando a composição funcional das assembleias (Peres & Palacios, 2007; Benítez-López et al., 2017).

Na Amazônia, a combinação entre mudanças estruturais na vegetação e pressões antrópicas, como desmatamento, fragmentação e caça, tem promovido alterações na composição de mamíferos terrestres (Benchimol & Peres, 2015; Barlow et al., 2016). Embora grande parte da literatura tenha se concentrado em florestas de terra firme, ecossistemas naturalmente restritivos, como as florestas de areia branca (campinaranas), permanecem menos investigados sob a perspectiva funcional.

As campinaranas amazônicas são caracterizadas por solos altamente oligotróficos, vegetação de menor porte e estrutura vertical reduzida quando comparadas às florestas de terra firme (Adeney et al., 2016; Fine & Baraloto, 2016). Essas condições ambientais impõem restrições ecológicas que podem atuar como filtros naturais, potencialmente limitando a diversidade funcional e a redundância ecológica das assembleias. Em ambientes com baixa produtividade e menor biomassa, a perda de espécies funcionalmente únicas pode ter implicações desproporcionais para o funcionamento do ecossistema.

Apesar da reconhecida importância ecológica das campinaranas, ainda são escassos estudos que investiguem como gradientes naturais de estrutura da vegetação interagem com pressões antrópicas para moldar a diversidade funcional de mamíferos de médio e grande porte nesses ambientes. Compreender esses padrões é fundamental para avaliar a vulnerabilidade funcional dessas assembleias e para subsidiar estratégias de conservação baseadas não apenas na manutenção da riqueza de espécies, mas também na preservação de funções ecológicas-chave.

Diante desse contexto, esta dissertação tem como objetivo investigar como variáveis ambientais e antrópicas influenciam a organização funcional de assembleias de mamíferos de médio e grande porte em florestas de areia branca na Amazônia. Ao integrar métricas agregadas de diversidade funcional com análises multivariadas baseadas em traços, busca-se avaliar se gradientes ambientais e a proximidade de habitações humanas atuam como filtros funcionais, moldando a composição e a estrutura das assembleias.

Essa abordagem contribui para o avanço do entendimento sobre os mecanismos que estruturam comunidades em ambientes naturalmente restritivos e amplia a aplicação do arcabouço funcional na ecologia de mamíferos neotropicais.

REFERÊNCIAS

- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., et al. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, 535, 144–147. <https://doi.org/10.1038/nature18326>
- Benítez-López, A., Alkemade, R., & Verweij, P. A. (2017). The impacts of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, 356(6334), 180–183. <https://doi.org/10.1126/science.aaj1891>
- Benchimol, M., & Peres, C. A. (2015). Predicting local extinctions of Amazonian vertebrates in forest islands created by a mega dam. *Biological Conservation*, 187, 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.005>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., et al. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738), 1239–1241. <https://doi.org/10.1126/science.1116030>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Fine, P. V. A., & Baraloto, C. (2016). Habitat endemism in white-sand forests: insights into the mechanisms of lineage diversification and community assembly of the Neotropical flora. *Biotropica*, 48(1), 24–33. <https://doi.org/10.1111/btp.12319>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., et al. (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>

- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Peres, C. A. (2000). Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology*, 14(1), 240–253. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98485.x>
- Peres, C. A., & Palacios, E. (2007). Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests. *Biotropica*, 39(3), 304–315. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00272.x>
- Peres, C. A., & van Roosmalen, M. G. M. (2002). Primate frugivory in two species-rich Neotropical forests: Implications for the demography of large-seeded plants. *Journal of Tropical Ecology*, 18(6), 785–804. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002509>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N. C. A., et al. (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89(6), 1757–1768. <https://doi.org/10.1890/07-0479.1>

- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00556.x>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Weiher, E., & Keddy, P. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. *Oikos*, 74(1), 159–164. <https://doi.org/10.2307/3545686>

CAPÍTULO 1 ARTIGO

NASCIMENTO, Edney Matos do; CASTRO, Renilce Carvalho de; CASTRO, Renan Ministerio; LUTHER, David; ROSA, Clarissa; BOBROWIEC, Paulo (2026) **Gradientes ambientais e pressão humana moldam a composição funcional de mamíferos de médio e grande porte em florestas de areia branca da Amazônia central**

Gradientes ambientais e pressão humana moldam a composição funcional de mamíferos de médio e grande porte em florestas de areia branca da Amazônia central

Edney Matos do Nascimento^{1,2*}, Renilce Carvalho de Castro^{1,2}, Renan Ministerio Castro^{1,2}, David Luther³, Clarissa Alves da Rosa^{1,2,4} & Paulo Estefano Dineli Bobrowiec^{1,2,5}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.

² Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.

³ Department of Biology, George Mason University, College of Science, United States of America.

⁴ Coordenação de Dinâmica Ambiental, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.

⁵ Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.

RESUMO

1. Gradientes ambientais e pressões antrópicas podem atuar como filtros funcionais, moldando a composição de assembleias biológicas por meio da seleção de traços específicos. Em ecossistemas tropicais naturalmente restritivos, como florestas de areia branca, esses processos permanecem pouco investigados sob a perspectiva funcional dos organismos.

2. Neste estudo, avaliamos a influência da estrutura da vegetação (altura e abertura do dossel), do gradiente hidrológico (HAND) e da proximidade de habitações humanas sobre a diversidade funcional de mamíferos de médio e grande porte na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central.

3. Amostramos 42 parcelas distribuídas em três módulos do sistema RAPELD, utilizando armadilhas fotográficas durante dois períodos sazonais (2024–2025), totalizando 4.421 câmeras-dia. Registramos 21 espécies e 372 registros independentes.
4. A diversidade funcional foi quantificada por meio do índice quadrático de Rao (Rao's Q), riqueza funcional (FRic) e singularidade funcional em nível de assembleia (U), com base em quatro traços ecológicos: massa corporal, dieta, área de vida e vulnerabilidade à caça. A influência das variáveis ambientais foi avaliada por GLMMs, e a filtragem funcional foi investigada por meio das análises RLQ e fourth-corner.
5. Nenhuma das variáveis ambientais ou antrópicas apresentou efeito significativo sobre os índices agregados de diversidade funcional, indicando estabilidade na magnitude do espaço funcional ocupado pelas assembleias ao longo dos gradientes locais.
6. Em contraste, as análises multivariadas revelaram associações não aleatórias entre traços funcionais e variáveis ambientais. Espécies frugívoras de grande porte e ampla área de vida, frequentemente caçadas para consumo, estiveram associadas a áreas com dossel mais alto e maior distância das residências humanas. Espécies onívoras pouco visadas pela caça foram mais frequentes em áreas de dossel mais aberto e próximas às habitações.
7. Esses resultados indicam que, mesmo na ausência de variação detectável nos índices funcionais agregados, gradientes ambientais e pressões antrópicas atuam como filtros baseados em traços, promovendo reorganização funcional interna das assembleias.
8. Nossos achados destacam a importância de abordagens funcionais integradas para detectar respostas ecológicas sutis e reforçam o papel das florestas de areia branca como sistemas-chave para compreender os mecanismos que estruturam assembleias em ambientes tropicais naturalmente restritivos.

PALAVRAS-CHAVE

Análises RLQ e fourth-corner; ecologia funcional; filtragem ambiental; mamíferos terrestres; campinarana; pressão de caça; traços ecológicos; Amazônia Central.

INTRODUÇÃO

A compreensão dos mecanismos que estruturam comunidades biológicas é essencial para distinguir a importância relativa de fatores bióticos e abióticos na organização das assembleias (Chesson, 2000; Chase & Leibold, 2003). Em ecossistemas tropicais, a estruturação das comunidades é fortemente influenciada pela interação entre processos ecológicos complexos e características físicas do ambiente, como topografia e estrutura da vegetação, que atuam como filtros ambientais determinantes da ocorrência e abundância das espécies (Keddy, 1992).

Em florestas tropicais, pequenas variações topográficas e hidrológicas influenciam a drenagem do solo, a profundidade do lençol freático e outras características edáficas, resultando em mudanças na estrutura e na composição da vegetação (Clark & Clark, 2000; Guilherme et al., 2012; Pimentel et al., 2025). Esses gradientes ambientais moldam a fitofisionomia e a biomassa florestal, isto é, afetam a altura do dossel, a complexidade estrutural e, conseqüentemente, a disponibilidade de recursos (alimento, abrigo, por exemplo) para a fauna (Peres, 2000; Malhi et al., 2006; Quesada et al., 2012; Schietti et al., 2013). Solos mais drenados e com lençol freático mais profundo estão associados a florestas com maior biomassa, produtividade e árvores de maior porte, enquanto áreas com lençol freático raso ou sujeitas a alagamentos frequentemente sustentam vegetação de menor porte e produtividade reduzida (Sousa et al., 2022). Essa variação estrutural da vegetação cria gradientes de micro-habitats e disponibilidade de recursos que modulam a distribuição e abundância das espécies da fauna (Santos-Filho et al., 2024).

Gradientes ambientais atuam como filtros ecológicos que favorecem espécies com determinadas características funcionais, levando à redução da frequência ou exclusão local de indivíduos cujos traços não são compatíveis com as condições ambientais predominantes (Cornwell & Ackerly, 2009). Tradicionalmente, estudos de comunidades têm focado na composição, riqueza e abundância relativa das espécies (Cadotte et al., 2011; Gagic et al., 2015). Embora fundamentais para compreender os efeitos dos fatores ambientais sobre abundância e composição, tais métricas apresentam limitações, pois não consideram diferenças morfológicas, ecológicas e comportamentais das espécies (Mason et al., 2005; Ernst et al., 2006; Villéger et al., 2008). Enquanto a diversidade taxonômica tende a revelar padrões gerais de distribuição de espécies, o enfoque em traços funcionais permite identificar respostas mais específicas das assembleias aos gradientes ambientais e explicar melhor os mecanismos ecológicos subjacentes (Cadotte et al., 2011; Pease et al., 2012), incluindo aspectos relacionados à estabilidade e resiliência dos ecossistemas em face de mudanças ambientais. Dessa forma, a abordagem funcional tem se consolidado como um método complementar e promissor para compreender os mecanismos que estruturam comunidades biológicas, pois permite relacionar traços de espécies às variáveis ambientais e revelar processos que não são capturados por métricas taxonômicas tradicionais (Keddy, 1992; Dray & Legendre, 2008).

Mamíferos de médio e grande porte têm sido bons modelos para estudos de diversidade funcional, pois ocupam amplos espaços no espectro de traços funcionais e são particularmente sensíveis a alterações na estrutura do habitat e às perturbações antropogênicas (Dirzo et al., 2014; Ripple et al., 2015; Cox et al., 2021). Traços como massa corporal, dieta, área de vida e vulnerabilidade à caça são dimensões centrais da ecologia funcional desses organismos e refletem diferentes estratégias de uso do habitat. A massa corporal está associada ao metabolismo dos organismos (Brown et al., 2004) e

correlaciona-se positivamente com padrões de mobilidade e dispersão em mamíferos (Bowman et al., 2002); a dieta reflete a especialização trófica e a dependência de recursos (Kissling et al., 2014); a área de vida representa a necessidade de continuidade de habitat e disponibilidade de alimento (Tucker et al., 2014); e a vulnerabilidade à caça constitui um filtro antrópico direto sobre espécies de interesse alimentar ou percebidas como ameaça aos humanos (Peres & Palacios, 2007; Bogoni et al., 2018). Em conjunto, esses traços determinam como as espécies respondem simultaneamente a gradientes ambientais e à pressão antrópica, moldando inclusive os serviços ecossistêmicos promovidos pelas assembleias.

A estrutura da vegetação modula a distribuição de mamíferos terrestres ao influenciar a disponibilidade de recursos alimentares, a permeabilidade do ambiente e oportunidades de deslocamento, afetando não apenas a composição, mas também a diversidade funcional das assembleias por meio da filtragem de traços ecológicos associados a diferentes estratégias de uso do habitat (Michalski & Peres, 2007; Zimbres et al., 2017; González-Varo et al., 2023). A disponibilidade hídrica concentra recursos e orienta o uso de zonas ripárias (Bodmer, 1990; Haugaasen & Peres, 2005). Estressores antropogênicos (ex: desmatamento, mudança do uso do solo, pressão de caça) atuam como filtros ambientais seletivos, promovendo a redução desproporcional de espécies com maior massa corporal e maiores áreas de vida. Esse processo afeta especialmente grandes herbívoros e frugívoros, resultando em mudanças na estrutura e na composição das comunidades de mamíferos (Peres & Palacios, 2007; Benítez-López et al., 2017; Scabin & Peres, 2021). Além disso, diferentes estressores antropogênicos, como intensidade de uso do ambiente por humano e proximidade de assentamentos, têm sido associados a variações na composição e na abundância da fauna em sistemas tropicais,

evidenciando a influência das atividades humanas sobre essas assembleias (Reis & Benchimol, 2026).

A maioria dos estudos da influência de fatores ambientais e antrópicos sobre mamíferos amazônicos tem sido concentrado em florestas de terra firme e métricas taxonômicas (Haugaasen & Peres, 2005; Michalski & Peres, 2007; Alvarenga et al., 2018). Consequentemente, nosso conhecimento ainda é limitado sobre como gradientes ambientais e antrópicos atuam como filtros para moldar a diversidade funcional de mamíferos em ecossistemas de areia branca, ambientes caracterizados por solos oligotróficos, vegetação altamente especializada e elevada heterogeneidade estrutural, que historicamente têm sido pouco explorados sob uma perspectiva funcional, especialmente para a fauna (Damasco et al., 2013; Adeney et al., 2016).

Neste estudo, nós avaliamos a influência de variáveis ambientais (estrutura da vegetação e profundidade do lençol freático) e antrópica (distância de casas) sobre a diversidade funcional de mamíferos de médio e grande porte em florestas de areia branca na Amazônia Central. Especificamente, analisamos como a diversidade funcional, mensurada pelos índices quadrático de Rao (Rao's Q), riqueza funcional (FRic) e singularidade funcional (U), responde às variações ambientais e antrópicas. Além disso, avaliamos como traços funcionais (massa corporal, área de vida, dieta e vulnerabilidade à caça) são filtrados ao longo desses gradientes, refletindo respostas diferentes das espécies. Assumindo que as relações entre traços funcionais e gradientes ambientais direcionam a composição das assembleias (McGill et al., 2006), nós prevemos que: (i) a riqueza funcional, a diversidade funcional e a singularidade funcional serão maiores em áreas mais distantes das casas e com maior altura de dossel, e menores em sítios com dossel mais aberto; (ii) sítios com lençol freático mais profundo apresentarão maior diversidade funcional; (iii) espécies carnívoras caçadas por retaliação e frugívoros de

grande porte, normalmente caçados para consumo, e com ampla área de vida serão mais frequentes em sítios de dossel mais alto e distantes das casas; e (iv) espécies onívoras e insetívoras não caçadas intencionalmente estarão associadas a sítios de dossel aberto.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

Nós conduzimos as amostragens na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro (RDS Rio Negro: 60°44'27" W; 3°04'14" S), localizada no estado do Amazonas, Brasil, abrangendo os municípios de Novo Airão, Iranduba e Manacapuru. Criada em 2008, a RDS Rio Negro possui 103.086 hectares (Fig. 1) e integra o Sistema Estadual de Unidades de Conservação do Amazonas (SEUC) e o Programa Áreas Protegidas da Amazônia (ARPA). O clima na região da RDS Rio Negro é equatorial úmido, caracterizado por elevadas temperaturas e pluviosidade ao longo de todo o ano. Dados climatológicos entre 1991 e 2020 indicam temperaturas médias anuais de 27 °C e totais pluviométricos superiores a 2.000 mm, com maior concentração de chuvas entre dezembro e maio e um período relativamente mais seco entre junho e novembro (INMET, 2022).

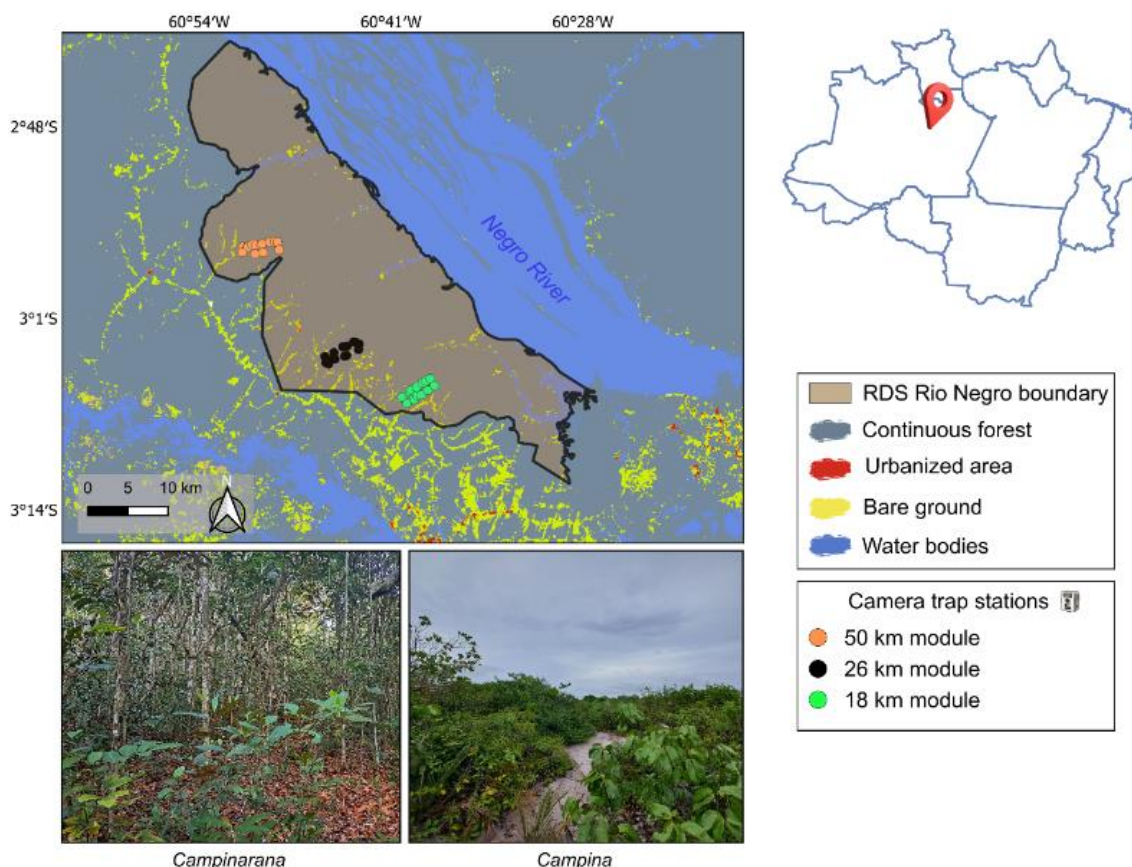


Fig. 1. Distribuição dos módulos e parcelas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central, Brasil. As estações de armadilhas fotográficas são indicadas por pontos coloridos (laranja: módulo km 50; preto: módulo km 26; verde: módulo km 18). O mapa inserido no canto superior esquerdo mostra a localização da RDS na Amazônia Legal brasileira. As fotografias no canto inferior ilustram a vegetação de campinarana e campina da área de estudo.

A região apresenta extensas áreas associadas a ecossistemas de areia branca, incluindo campinas e campinaranas, caracterizados por solos altamente arenosos, intensamente lixiviados e pobres em nutrientes, que sustentam vegetação especializada e estruturalmente distinta do sistema de terra firme (Anderson, 1981; Adeney et al., 2016). Esses ecossistemas apresentam elevada heterogeneidade estrutural, resultante de variações em microtopografia e condições hidrológicas, que influenciam a drenagem do solo e a profundidade do lençol freático, gerando mosaicos de fisionomias vegetais em escalas espaciais reduzidas (Damasco et al., 2013; Adeney et al., 2016). As campinaranas incluem formações florestadas e arbustivas com dossel descontínuo (Fine et al., 2010),

enquanto as campinas apresentam solos expostos e vegetação de porte baixo, composta por arbustos e árvores esparsas (Adeney et al., 2016).

Delineamento amostral e amostragem dos mamíferos de médio e grande porte

Nós amostramos os mamíferos de médio e grande porte utilizando o sistema RAPELD, que integra Inventários Rápidos (Rapid Assessment Program – RAP) e Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD), permitindo a amostragem padronizada e comparável ao longo de gradientes ambientais em escalas espaciais locais e regionais (Magnusson et al., 2005). Na RDS Rio Negro, nós amostramos três módulos que são acessados por estrada de terra a partir dos km 50, km 26 e km 18 da rodovia AM-352. Cada módulo é composto por duas trilhas principais paralelas de 5 km, distantes 1 km entre si. Cada trilha principal possui cinco plotes uniformemente distribuídos a cada um quilômetro (500, 1500, 2500, 3500 e 4500 m). Os módulos também incluem plotes adicionais instalados às margens dos riachos na vegetação ripária. Diferente dos plotes de distribuição uniforme, plotes ripários não seguem espaçamento regular, mas são alocados quando a trilha principal corta algum curso d'água. Cada plote possui 250 m de comprimento e seguem a curva de nível do terreno para assegurar homogeneidade no tipo de solo (Magnusson et al., 2005). Nós amostramos 26 plotes uniformemente distribuídos e 16 plotes ripários, totalizando 42 unidades amostrais (Fig. 1).

Nós usamos armadilhas fotográficas para registrar os mamíferos de médio e grande porte seguindo o protocolo proposto por Rosa et al. (2025) para o sistema RAPELD. Em cada plote nós instalamos uma armadilha fotográfica (Bushnell 24MP Prime Combo Low Glow ou Reconyx HP2X Hyperfire 2), fixada em troncos de árvores, a uma altura entre 30 e 50 cm do solo, direcionados para possíveis trilhas de passagem dos animais. As amostragens foram realizadas em dois períodos (julho–outubro de 2024 e janeiro–fevereiro de 2025), durante a estação seca e chuvosa. O número de dias de

funcionamento por câmera variou de 38 a 135 dias (média $\pm$ DP; 105 ± 27 dias), totalizando um esforço de 4.421 câmeras-dia (câmeras dia = somatório do número de armadilhas fotográficas instaladas multiplicado pelo número de dias de amostragem).

Nós consideramos como mamíferos de médio e grande porte as espécies terrestres com massa corporal igual ou superior a 1 kg para os médios mamíferos e maior que 20 kg para os grandes mamíferos, conforme adotado em guias clássicos de mamíferos neotropicais (Emmons & Feer, 1997). As espécies foram identificadas usando guias de campo especializados (Emmons & Feer, 1997; Reis et al., 2015; Barros, 2022) e confirmadas por especialistas quando necessário. Nós consideramos eventos independentes, os registros consecutivos de uma mesma espécie com intervalo mínimo de 1 hora. Quando mais de um indivíduo da mesma espécie foi fotografado simultaneamente ou em intervalos menores que 1 hora, o registro foi contabilizado apenas uma vez.

Traços funcionais das espécies

Nós utilizamos quatro traços funcionais amplamente reconhecidos por refletirem respostas de mamíferos de médio e grande porte a gradientes ambientais e pressões antrópicas: (i) massa corporal, (ii) dieta, (iii) área de vida, e (iv) vulnerabilidade à caça (Peres, 2000; Cardillo et al., 2005; Wilman et al., 2014; Broekman et al., 2024; Dirzo et al., 2014). Os valores de cada traço estão apresentados na Tabela S1. Esses traços nos permitem inferir os mecanismos de filtragem funcional relacionados aos fatores ambientais e antrópicos que modulam a diversidade funcional e a persistência das assembleias nos ecossistemas de areia branca. A massa corporal é um dos principais atributos biológicos que estruturam a variação em características ecológicas e de história de vida em mamíferos, estando associada a padrões alométricos em taxas reprodutivas, densidade populacional e outros processos demográficos (Peters, 1983; Calder, 1984).

Espécies de maior porte tendem a apresentar densidades populacionais mais baixas, reprodução mais lenta e maior suscetibilidade à caça e à extinção local (Purvis et al., 2000; Cardillo et al., 2005; Ripple et al., 2014). Os valores de massa corporal utilizados correspondem à massa média por espécie e foram obtidos a partir de compilações taxonômicas amplamente utilizadas em estudos ecológicos e macro ecológicos de mamíferos, bem como de guias especializados da fauna neotropical, como Reis et al. (2011), Paglia et al. (2012) e Tucker et al. (2014). A dieta representa a especialização trófica e a dependência de recursos alimentares. Nós categorizamos a dieta dos mamíferos em frugívoros, onívoros, insetívoros e carnívoros, conforme o principal item alimentar descrito por Paglia et al. (2012) e Wilman et al. (2014). Para fins analíticos, adotamos uma abordagem funcional mais ampla ao agrupar, na categoria “frugívoros”, todas as espécies fitófagas, incluindo aquelas tradicionalmente classificadas como herbívoras e frugívoras. Essa decisão baseia-se na similaridade funcional entre esses grupos, uma vez que ambos dependem predominantemente de recursos de origem vegetal e desempenham papéis ecológicos convergentes, como consumo de biomassa vegetal e potencial dispersão de sementes. Tal simplificação permitiu reduzir a redundância categórica e aumentar a robustez das análises, mantendo a coerência ecológica das dietas consideradas. A área de vida corresponde à área utilizada por um indivíduo para atividades normais de alimentação, reprodução e abrigo (Burt, 1943), refletindo sua demanda espacial e padrões de mobilidade e uso do habitat. Espécies com grandes áreas de vida tendem a ser mais sensíveis à perturbação ambiental, pois necessitam de extensos ambientes contínuos para manter populações viáveis, apresentando maior risco de declínio em paisagens alteradas (Woodroffe, 1998; Crooks, 2002; Ofstad et al., 2016). As estimativas de área de vida correspondem a valores médios por espécie reportados na literatura, derivados de estudos empíricos baseados em telemetria e monitoramento de

longo prazo, como Jetz et al. (2004) e Tucker et al. (2014). Informações complementares foram consultadas em compilações taxonômicas e ecológicas de Reis et al. (2011). A caça constitui um dos principais impactos antrópicos sobre mamíferos tropicais, promovendo reduções populacionais seletivas e alterações na composição das assembleias (Peres, 2000; Peres & Palacios, 2007; Dirzo et al., 2014). Assim, a vulnerabilidade à caça pode ser interpretada como um filtro antrópico direto, afetando desproporcionalmente espécies de maior porte ou de interesse alimentar. Com base nos padrões descritos na literatura amazônica, classificamos as espécies em três categorias operacionais: (i) caçadas para consumo (espécies visadas especificamente para consumo humano), (ii) caçadas por retaliação (espécies caçadas devido a ameaças aos animais de criação ou à segurança humana), e (iii) não caçadas (espécies não caçadas por não serem usadas para alimentação ou por motivo de segurança).

Variáveis ambientais

Nós usamos quatro variáveis preditoras que caracterizaram a estrutura da vegetação, o gradiente hidrológico e a influência antrópica: altura do dossel, abertura do dossel, elevação relativa ao lençol freático (HAND) e distância das casas (Tabela S2). As variáveis de estrutura da vegetação (altura e abertura do dossel) foram obtidas a partir de levantamentos com LiDAR (Light Detection and Ranging) realizados ao longo dos 250 m de cada plote, com medições a cada 10 m (totalizando 25 segmentos por plote), conforme Torralvo et al. (2019). Embora o levantamento com LiDAR tenha extraído 13 variáveis estruturais (Tabela S2), usamos apenas a altura média do dossel e a abertura do dossel, por apresentarem maior poder explicativo em uma Análise de Componentes Principais (PCA) e menor colinearidade, reduzindo a complexidade dos modelos estatísticos.

A posição vertical em relação ao canal de drenagem mais próximo foi quantificada por meio do índice Height Above Nearest Drainage (HAND), que corresponde à elevação relativa do terreno acima da rede hidrográfica mais próxima, estimada a partir de um modelo digital de elevação previamente normalizado. Além de representar a variação topográfica local, o HAND é amplamente utilizado como indicador indireto do potencial de drenagem superficial e apresenta forte associação com a profundidade do lençol freático e com gradientes altimétricos do terreno (Nobre et al., 2011; Rennó et al., 2008). Com resolução espacial de 30 m, a camada raster do HAND foi obtida a partir do modelo global (<https://registry.opendata.aws/glo-30-hand/>) e os valores correspondentes a cada parcela amostral foram extraídos no ambiente R, versão 4.5.0 (R Core Team, 2024).

A distância das casas foi calculada como a distância linear mínima (m) entre cada armadilha fotográfica e a residência com ocupação humana mais próxima, a partir de imagens de satélite de alta resolução e ferramentas de geoprocessamento em ambiente SIG. Embora a influência humana em mamíferos envolva múltiplas dimensões, incluindo acessibilidade, esforço de caça, mobilidade dos caçadores e uso diferencial da paisagem, utilizamos essa métrica como um proxy espacial para estressores antropogênicos (Reis & Benchimol, 2026). Essa escolha baseia-se em evidências de que a intensidade da caça em florestas tropicais tende a decrescer com o aumento da distância em relação às moradias humanas, refletindo custos energéticos, restrições logísticas e padrões de uso do território (Peres, 2000; Benchimol & Peres, 2015). Entendemos, contudo, que a “pegada humana” é um fenômeno complexo e multifacetado, e que a distância das casas representa apenas uma dimensão espacial desse gradiente de perturbação.

Análise estatísticas

Para quantificar a diversidade funcional das assembleias de mamíferos, adotamos três índices: índice quadrático de Rao (Rao's Q), a singularidade funcional em nível de

assembleia (U) e a riqueza funcional (FRic). O Rao's Q considera simultaneamente as diferenças de traços entre todos os pares de espécies e as abundâncias relativas de cada espécie na comunidade (Botta-Dukát, 2005). Valores mais altos de Rao's Q indicam comunidades compostas por espécies funcionalmente mais distintas; o índice incorpora simultaneamente as distâncias funcionais entre espécies e suas abundâncias relativas, de modo que espécies com maior abundância relativa contribuem proporcionalmente mais para o valor do índice, podendo aumentar o Rao's Q quando são funcionalmente distintas das demais espécies, ou reduzir sua magnitude quando dominam comunidades compostas por traços semelhantes (Botta-Dukát, 2005; Laliberté & Legendre, 2010). A singularidade funcional da assembleia (U) é um índice que reflete o quão única é a composição funcional de uma comunidade em relação à máxima diferenciação possível dada a distribuição de abundâncias daquela comunidade. O índice U é definido como a razão entre Rao's Q e o índice de diversidade de Simpson (D), representando a proporção da diversidade funcional observada em relação à diversidade funcional máxima esperada para aquela comunidade (Ricotta et al., 2016). Por fim, a riqueza funcional (FRic) quantifica a amplitude do espaço de traços ocupado pelas espécies de uma comunidade, (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). Valores maiores de FRic correspondem a assembleias que ocupam uma maior porção do espaço de traços possível, o que indica maior variedade de funções ecológicas. Assembleias com menos de três espécies foram excluídas para quantificar os índices funcionais, pois eles dependem da dissimilaridade funcional entre espécies (Rao's Q), do volume ocupado no espaço de traços (FRic) e da posição relativa das espécies no espaço funcional (U) (Botta-Dukát, 2005; Mason et al., 2005; Violle et al., 2007).

Nós calculamos a singularidade funcional de cada espécie (K_i), definida como a contribuição relativa de cada táxon para a diversidade funcional total da comunidade

(Ricotta et al., 2016). Esse índice de singularidade em nível de espécie nos permite identificar quais espécies desempenham funções únicas ou insubstituíveis dentro da assembleia (Ricotta et al., 2016).

Os índices foram calculados utilizando o pacote *FD* (Laliberté et al., 2014), com base na distância de Gower, que permite a inclusão simultânea de traços contínuos e categóricos. Para otimizar o peso entre diferentes tipos de traços, utilizamos a função 'gawdis' do pacote *gawdis* (De Bello et al., 2021), com os parâmetros 'w.type = optimized' e 'opti.maxiter = 300'. Como o esforço amostral diferiu entre plotes, a matriz de espécies foi construída a partir do número de registros independentes por plote, padronizados pelo esforço de amostragem (número de câmeras-dia) e multiplicados por 100, resultando em um índice de abundância relativa. A influência das variáveis ambientais sobre os três índices de diversidade funcional foi avaliada usando Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) com o Template Model Builder (TMB) e distribuição Gaussiana no pacote *glmmTMB* (Brooks et al., 2017). Os modelos incorporaram os módulos como efeitos aleatórios para levar em conta potenciais autocorrelações espaciais dentro de cada módulo. Os coeficientes de determinação marginal (R^2_m), representando a variância explicada apenas pelos efeitos fixos, e condicional (R^2_c), representando a variância explicada pelos efeitos fixos e aleatórios combinados, foram estimados por meio da função 'r.squaredGLMM' do pacote *MuMIn* (Barton, 2020). Nós verificamos a distribuição de resíduos, super/subdispersão e a presença de outliers usando a função 'simulateResiduals' do pacote *DHARMA* (Hartig, 2024). Nossos diagnósticos residuais indicaram que todos os GLMM apresentaram um ajuste adequado. Para facilitar a comparação do efeito entre as variáveis preditoras, todas elas foram padronizadas para uma média de zero e um desvio padrão de um antes da análise GLMM usando a função 'decostand' no pacote *vegan* (Oksanen et al., 2019).

Filtragem de traços funcionais

Para investigar a filtragem de traços funcionais pelas variáveis ambientais, utilizamos a abordagem RLQ (Dolédec et al., 1996) combinada à análise fourth-corner (Legendre et al., 1997), conforme a estrutura integrativa proposta por Dray & Legendre (2008) Dray et al. (2014). A análise RLQ é um método multivariado que integra os traços funcionais das espécies (tabela Q) com variáveis ambientais (tabela R), levando em conta a estrutura da comunidade (abundância/ocorrência das espécies; tabela L). A tabela L (abundância relativa das espécies por parcela) foi ordenada por uma Análise de Correspondência (CA), enquanto as tabelas R (variáveis ambientais) e Q (traços funcionais) foram ordenadas por uma Análise de Componentes Principais de Hill-Smith, apropriada para variáveis contínuas e categóricas. Os eixos da CA serviram como pesos para vincular os gradientes ambientais e os traços funcionais à distribuição das espécies. Como no cálculo dos índices funcionais, a matriz de espécies (L) também foi padronizada pelo esforço amostral. A análise RLQ foi realizada com a função 'rlq' do pacote *ade4* (Dray & Dufour, 2007).

Em seguida, aplicamos a análise fourth-corner para testar diretamente as relações entre traços funcionais e variáveis ambientais. Nós rodamos o modelo 2, que considera a hipótese de que a distribuição de espécies com características fixas (independentes do local) não é influenciada pelas condições ambientais, e o modelo 4, que considera que a distribuição de espécies sob condições ambientais fixas não é influenciada por características funcionais (Dray et al., 2014). A significância de cada modelo foi avaliada pela função 'randtest' e a combinação desses dois modelos foi avaliada pela função 'fourthcorner2' do pacote *ade4*, com base em 49.999 permutações. Os valores de p foram ajustados pelo método de controle da taxa de descoberta falsa (FDR) (Dray et al., 2014). Para relacionar diretamente os eixos da RLQ aos traços e às variáveis ambientais,

utilizamos a função 'fourthcorner.rlq', também disponível no pacote *ade4*. Diferente dos índices de diversidade funcional, as análises RLQ e fourth-corner não requerem um número mínimo de espécies por plote, permitindo a inclusão de assembleias com uma única espécie. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R (R Core Team, 2024).

RESULTADOS

Nós registramos 21 espécies de mamíferos de médio e grande porte, totalizando 372 registros independentes (Tabela S1). Nenhuma espécie foi registrada em todos os plots, e *Didelphis marsupialis* foi a única espécie registrada em mais da metade dos plots (54.8%), enquanto *Passalites nemorivagus* (45.2%) e *Mazama americana* (42.9%) apresentaram ampla, porém não majoritária, distribuição espacial nos 42 plots amostrados. Por outro lado, *Herpailurus yagouaroundi*, *Nasua nasua* e *Priodontes maximus* foram registradas em apenas um plote (Tabela S1). O número médio de espécies por plote variou de 1 a 8 (3.5 ± 1.6 ; média $\pm$ DP) e o número de registros variou de 1 a 31 (8.9 ± 7.1).

Singularidade funcional no nível das espécies

Os valores do índice de singularidade funcional (K_i) variaram de 0.27 a 0.72 entre as 21 espécies amostradas (Fig. 2). *Tamandua tetradactyla* ($K_i = 0.27$) e *Cabassous unicinctus* ($K_i = 0.28$) tiveram os traços mais redundantes dentro da comunidade. Por outro lado, espécies de carnívoros caçadas para retaliação como *Puma concolor* ($K_i = 0.72$), *Panthera onca* ($K_i = 0.68$) e *Leopardus pardalis* ($K_i = 0.55$), exibiram elevada singularidade funcional (Fig. 2). Os valores de K_i tiveram grande variação para os outros níveis de caça (consumed: 0.28 a 0.58; not hunted: 0.27 a 0.49; retaliation: 0.44 a 0.72) e

dieta (carnívoro: 0.44 a 0.72; frugívoro: 0.31 a 0.58; insetívoro: 0.27 a 0.49; onívoro: 0.28 a 0.41).

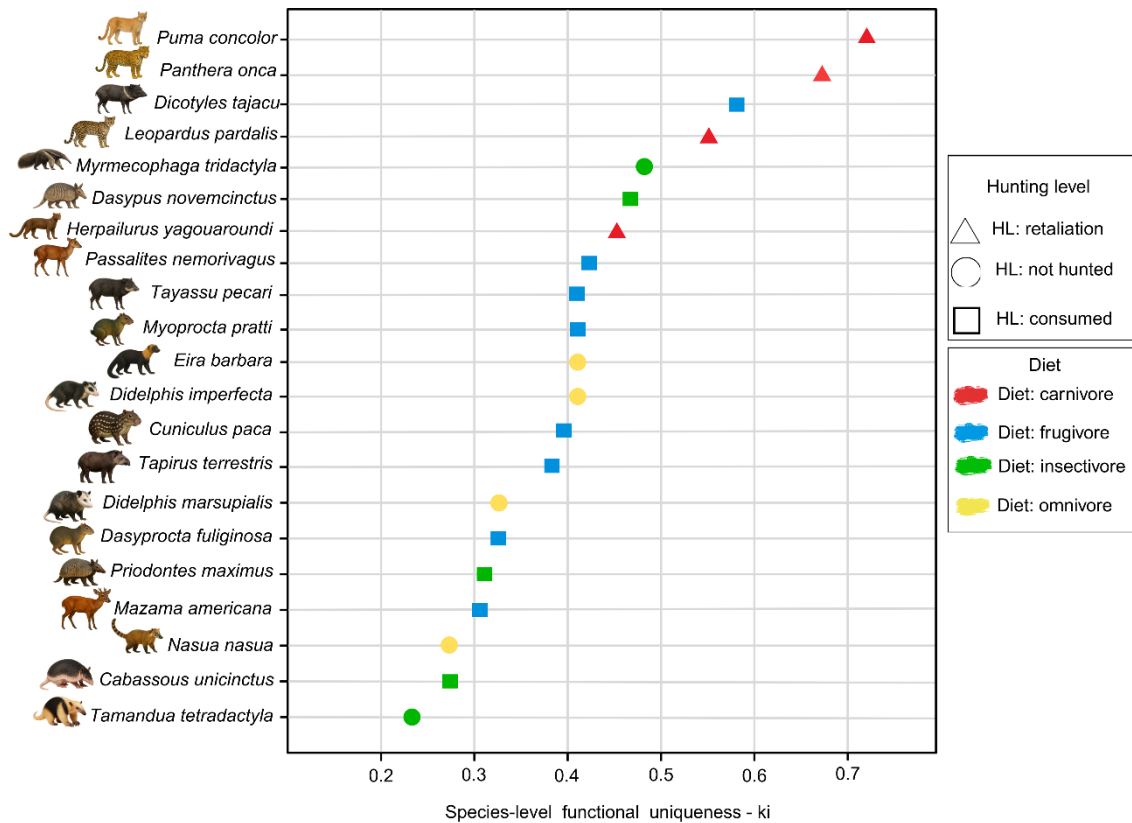


Fig. 2. Singularidade funcional em nível de espécie (K_i) de mamíferos de médio e grande porte registrados em florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central. A forma dos símbolos indica o nível de caça das espécies: triângulos para espécies caçadas por retaliação, círculos para espécies não caçadas e quadrados para espécies consumidas. A cor dos símbolos indica a dieta das espécies: vermelho para carnívoros, azul para frugívoros, verde para insetívoros e amarelo para onívoros.

Relação entre diversidade funcional e variáveis ambientais

Nenhuma das variáveis ambientais avaliadas apresentou efeito significativo sobre os índices de diversidade funcional (Rao's Q), singularidade funcional em nível de assembleia (U) ou riqueza funcional (FRic) (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) da relação entre os índices de diversidade funcional (Q), singularidade funcional (U) e riqueza funcional (FRic) e as variáveis ambientais em áreas de florestas de areia branca na

Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central, Brasil. R^2m = R^2 marginal; R^2c = R^2 condicional.

Functional index	Environmental variable	z-value	p-value	R^2m	R^2c
Functional diversity (Q)	Hand	0.93	0.34	0.09	0.21
	Max canopy height	-0.85	0.39		
	Canopy openness	0.03	0.97		
	House distance	-1.09	0.27		
Uniqueness (U)	Hand	0.91	0.35	0.10	0.41
	Max canopy height	-1.20	0.22		
	Canopy openness	0.49	0.62		
	House distance	-0.34	0.73		
Functional richness (FRic)	Hand	-0.25	0.79	0.04	0.04
	Max canopy height	-0.74	0.45		
	Canopy openness	-0.02	0.98		
	House distance	0.08	0.93		

Resposta dos traços funcionais às variáveis ambientais

Os dois primeiros eixos da análise RLQ explicaram 98.6% da variância projetada entre traços funcionais das espécies de mamíferos e as variáveis ambientais (Tabela 2), indicando forte covariação entre ambiente, traços e composição das assembleias. O primeiro eixo do RLQ concentrou a maior parte dessa variação ($R = 59.1\%$, $L = 59.4\%$, $Q = 50.4\%$; Tabela 2). Ao longo da ordenação RLQ, mamíferos onívoros e com baixa vulnerabilidade a caça, como *D. marsupialis*, *D. imperfecta*, *N. nasua* e *Eira barbara*, foram associados à ambientes com dossel mais aberto (Fig. 4; Fig. S1). Em contraste, mamíferos com maior massa corporal e maior área de vida, incluindo frugívoros que são

caçados para consumo, como *Dicotyles tajacu*, *Tayassu pecari* e *Tapirus terrestris*, foram associados a áreas com dossel mais alto e maior distância das casas (Fig. 3; Fig. S1).

Tabela 2. Resultados da análise RLQ utilizando a composição de espécies de mamíferos de médio e grande porte (Tabela L), variáveis ambientais (Tabela R) e traços funcionais (Tabela Q) obtidos em áreas de florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central. Resumo dos autovalores da análise RLQ, porcentagem de inércia acumulada para os dois primeiros eixos RLQ, inércia projetada (e % da variância explicada) para as matrizes R e Q, e correlação (e % da variância explicada) com a análise de correspondência da matriz L.

	Axis 1	Axis 2
RLQ axis eigenvalues	1.174	0.073
Cumulated projected inertia (%)	92.87	98.61
RLQ projected inertia (and %): table R	1.08 (59.1)	0.27 (14.8)
RLQ projected inertia (and %): table Q	1.35 (50.4)	0.97 (36.2)
RLQ correlation (and %): table L	0.49 (59.4)	0.33 (41.6)

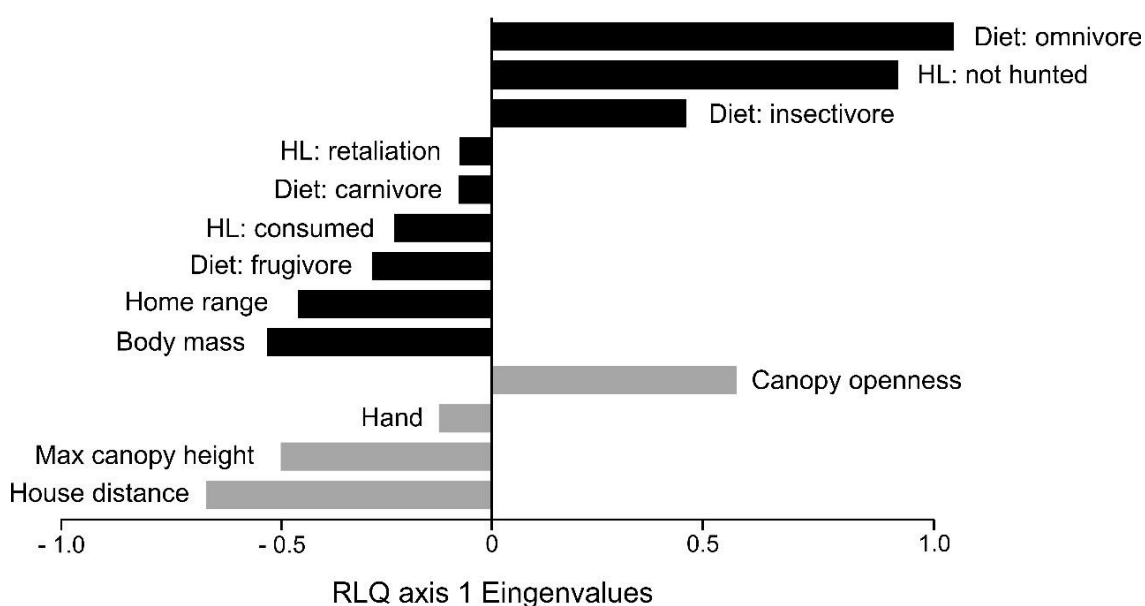


Fig. 3. Análise RLQ relacionando os traços das espécies de mamíferos (barras pretas) e as variáveis ambientais (barras cinza) ao longo do eixo 1 da RLQ.

Análise fourth-corner

A análise fourth-corner mostrou que a composição das espécies de mamíferos foi significativamente associada tanto às variáveis ambientais (modelo 2: $p = 0.0005$) quanto às características funcionais das espécies (modelo 4: $p = 0.020$), indicando que a distribuição das espécies ao longo do gradiente não é aleatória, mas mediada por filtros ambientais e funcionais. A combinação dos modelos 2 e 4 também evidenciou relações significativas entre os traços funcionais e as variáveis ambientais ($p = 0.026$).

A integração da análise RLQ e fourth-corner identificou seis relações traço-ambiente significativas (Fig. 4). Espécies com maior massa corporal, maior área de vida, de dieta frugívora e consumidas foram negativamente relacionadas com o primeiro eixo RLQ das variáveis ambientais (AxR1). Enquanto espécies de dieta onívoras não caçadas foram positivamente relacionadas com o (AxR1). As variáveis ambientais, altura do dossel e distância das casas também foram negativamente relacionadas com o primeiro eixo RLQ dos traços funcionais (AxQ1). Em contraste, a abertura do dossel foi positivamente relacionada com o (AxQ1).



Fig. 4. Análises de fourth-corner mostrando a significância das relações entre traços e ambiente para mamíferos de médio e grande porte registrados em florestas de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central. (a) Testes de fourth-corner entre traços funcionais e os dois primeiros eixos da RLQ para as

variáveis ambientais (AxR1/AxR2), e (b) para os traços funcionais (AxQ1/AxQ2). Retângulos azuis indicam uma relação significativamente positiva, e retângulos vermelhos indicam uma relação significativamente negativa. Linhas pretas separam diferentes variáveis, e linhas cinza separam diferentes níveis de uma mesma variável categórica.

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que as assembleias de mamíferos de médio e grande porte em florestas de areia branca na Amazônia são estruturadas por uma combinação de variáveis ambientais e antrópicas, refletindo padrões não aleatórios de associação entre traços funcionais e gradientes ecológicos. A altura do dossel, a abertura do dossel e a distância das casas foram os principais preditores da organização funcional das assembleias. Mamíferos terrestres frugívoros de grande massa corporal e ampla área de vida, que são alvos de caça para consumo, ocorreram preferencialmente em áreas com dossel mais alto e mais afastadas de casas, enquanto espécies onívoras e pouco visadas para caça estiveram mais associadas a áreas de dossel mais aberto e próximas das casas. Em conjunto, esses resultados indicam que condições ambientais e fatores antrópicos atuam de forma integrada na filtragem funcional, influenciando a ocorrência e persistência de espécies com atributos específicos de dieta, massa corporal, área de vida e vulnerabilidade à caça.

Diversos estudos com mamíferos de médio e grande porte têm indicado que atributos ligados à estrutura da vegetação podem atuar como filtros de espécies via traços funcionais (Sukma et al., 2019; Gorczynski et al., 2023; Teixeira-Santos & Simeone, 2024). Em florestas tropicais antropizadas, fragmentos com maior complexidade estrutural da vegetação tendem a sustentar maior diversidade funcional de mamíferos, com destaque para o efeito positivo da densidade do dossel e densidade de árvores (Teixeira-Santos & Simeone, 2024). Padrões semelhantes foram observados em

ambientes savânicos africanos indicando que a homogeneização estrutural da vegetação ao longo de um gradiente de cobertura do dossel reduz a diversidade funcional, bem como a riqueza e a diversidade taxonômica de diferentes grupos animais, incluindo mamíferos (McCleery et al., 2018). No Cerrado brasileiro, a diversidade funcional de mamíferos responde tanto a características locais da vegetação quanto à configuração da paisagem, com espécies florestais dependentes de ambientes com maior cobertura de floresta verticalmente mais densa (Oliveira et al., 2019). No ecótono Mata Atlântica–Cerrado, paisagens com maior cobertura florestal e maior conectividade tendem a sustentar assembleias de mamíferos terrestres com maior diversidade funcional (Magioli et al., 2016). Além disso, diferentes estressores associados à antropização atuam como filtros seletivos sobre assembleias de mamíferos, afetando desproporcionalmente espécies com maior sensibilidade a mudanças no habitat, como frugívoros e carnívoros de grande porte, e promovendo declínios populacionais desses grupos. Mudança estrutural da vegetação e perturbações humanas causam efeitos que refletem nas respostas funcionais desses grupos, incluindo alterações na área de vida, evasão de áreas perturbadas e redução de ocorrência. No contexto de estressores antropogênicos, a pressão de caça destaca-se como um dos principais mecanismos associados a mudanças consistentes na estrutura e na composição das comunidades (Peres, 2000; Peres & Palacios, 2007) que posteriormente reflete nos traços funcionais.

Diferente do esperado, os índices funcionais não foram influenciados por nenhuma das variáveis preditoras analisadas. A ausência de efeito das variáveis preditoras sobre os índices de diversidade funcional sugere que, ao longo dos gradientes ambientais avaliados, a magnitude da diversidade funcional se manteve relativamente estável, mesmo diante de variações na composição das assembleias. Em ecossistemas de areia branca, variações locais na estrutura da vegetação e na topografia podem não ser

suficientes para gerar mudanças detectáveis nos índices funcionais medidos. Além disso, a elevada substituição de espécies por outras funcionalmente semelhantes ao longo desses gradientes pode resultar em estabilidade dos índices, apesar de mudanças na identidade das espécies. A ausência de resposta à distância das casas pode indicar que a intensidade atual do distúrbio antrópico ainda não ultrapassou limiares capazes de gerar erosão funcional nessas assembleias. Assim, os efeitos das variáveis ambientais e antrópicas podem se manifestar primariamente em mudanças na abundância ou na ocorrência de espécies individuais, ou na frequência de determinados traços, sem necessariamente afetar a estrutura funcional da comunidade (Villéger et al., 2010; Mouillot et al., 2013). Mamíferos de médio e grande porte tendem a responder mais a processos em escalas espaciais amplas, sendo sua diversidade funcional mais influenciada por atributos da paisagem, como conectividade e cobertura de habitats, do que por variações locais da vegetação e topografia (Benchimol & Peres, 2015).

A significância observada tanto nos modelos 2 e 4 da análise fourth-corner, quanto da sua combinação, indica que a associação entre variáveis ambientais e traços funcionais não é um artefato da distribuição espacial das espécies isoladamente, nem apenas das diferenças dos traços entre elas. Esses resultados fornecem evidências robustas da filtragem ambiental baseada em traços funcionais, na qual o ambiente seleciona espécies com características funcionais específicas. Assim, a estrutura funcional das assembleias reflete respostas consistentes aos gradientes ambientais, e não padrões aleatórios de composição de espécies.

Embora as variáveis ambientais não tenham influenciado os índices agregados de diversidade funcional (Rao's Q, FRic e U), as análises multivariadas (RLQ e fourth-corner) indicaram associações estruturadas e não aleatórias entre traços funcionais e gradientes ambientais. Esses resultados indicam que a estrutura da vegetação e a

proximidade de habitações humanas atuam como filtros funcionais, moldando a composição das assembleias por meio da seleção de traços específicos, mesmo sem alterar a magnitude global do espaço funcional ocupado pela comunidade. As análises RLQ e *fourth-corner* detalharam esses padrões ao indicar que espécies de maior massa corporal e ampla área de vida, como *T. terrestris*, *T. pecari* e *D. tajacu*, estiveram associadas a áreas com dossel mais alto e maior distância das casas. A associação dessas espécies com maior distância das casas é compatível com o padrão de depleção de grandes vertebrados em torno de assentamentos humanos, no qual a caça reduz seletivamente a ocorrência de espécies sensíveis nas áreas mais acessíveis para humanos (Peres, 2000; Peres & Palacios, 2007; Abrahams et al., 2017). Evidências de longo prazo na Amazônia Central reforçam que esse efeito pode persistir por décadas, com redução ou até extinção de populações de espécies de maior porte mesmo em paisagens relativamente florestadas (Sampaio et al., 2010). Nesse sentido, estressores antropogênicos associados à acessibilidade humana, incluindo perturbação direta, ruído e maior intensidade de uso do ambiente, podem induzir respostas comportamentais de não sobreposição espaço-temporal em espécies mais sensíveis, particularmente grandes mamíferos (Gaynor et al., 2018). A ocorrência dessas espécies em áreas de dossel mais elevado reflete a sua dependência de ambientes florestais estruturalmente complexos e evidencia um uso seletivo, não aleatório, do habitat por grandes ungulados em paisagens tropicais (Tobler, 2009; García et al., 2012; Cordeiro et al., 2016). Embora *D. tajacu* seja geralmente considerada mais tolerante a perturbações do que o *T. pecari* (Peres, 2000; Peres & Palacios, 2007), a coexistência e a distribuição relativa dessas espécies podem variar com a estrutura do habitat e com pressões humanas, reforçando que gradientes ambientais e antrópicos atuam como filtros de traços.

Por outro lado, a frequência de espécies onívoras pouco visadas pela caça, como *N. nasua*, *D. marsupialis*, *D. imperfecta* e *E. barbara*, em áreas de dossel mais aberto sugere que as clareiras naturais das campinaranas podem influenciar a composição funcional das assembleias, favorecendo estratégias alimentares generalistas. Ambientes com dossel mais aberto na nossa área de estudo tendem a apresentar maior heterogeneidade espacial e temporal de recursos (Adeney et al., 2016), condição que pode favorecer espécies com estratégias generalistas, geralmente associadas a maior plasticidade alimentar e comportamental em paisagens antropizadas (McKinney & Lockwood, 1999). *D. marsupialis* apresenta ampla tolerância a ambientes antropizados e pode persistir em matrizes urbanas, mantendo conectividade populacional mesmo sob intensa modificação da paisagem (Henao-Sáenz et al., 2024). Em *N. nasua*, estudos indicam uma dieta variada e flexibilidade no uso do espaço compatíveis com sua ocorrência em paisagens estruturalmente heterogêneas como observado na nossa área de estudo (Gompper & Decker, 1998; Beisiegel & Mantovani, 2006). A proximidade dessas espécies às residências humanas é consistente com seu menor valor cinegético, o que as torna menos suscetíveis à caça de subsistência do que grandes frugívoros (Peres, 2000; Peres & Palacios, 2007).

Conclusões e implicações para conservação

A conservação de florestas de areia branca é fundamental e deve considerar a manutenção de atributos estruturais da vegetação que sustentam traços funcionais chave. Frugívoros de grande porte, com ampla área de vida e frequentemente caçados para consumo como *T. terrestris*, *T. pecari* e *D. tajacu* foram as espécies associadas a maior vulnerabilidade à pressão antrópica na nossa área de estudo. Essas espécies ocorreram preferencialmente em florestas com dossel elevado, áreas comumente alvo de exploração madeireira, e evitaram a proximidade de habitações humanas, possivelmente como

estratégia de redução da pressão de caça. A redução da frequência de grandes frugívoros pode comprometer funções ecológicas essenciais, como a dispersão de sementes de grandes árvores e o transporte de propágulos a longas distâncias, afetando a regeneração e potencialmente a estrutura da vegetação ao longo do tempo (Peres & van Roosmalen, 2002; Terborgh et al., 2008; Bogoni et al., 2018).

Em ecossistemas de areia branca da Amazônia, o risco de extinções locais é potencialmente maior em razão de características intrínsecas desse ambiente, como a vegetação mais baixa e esparsa, a baixa fertilidade do solo e a menor biomassa e riqueza de espécies vegetais e animais quando comparados às florestas de terra firme (Adeney et al., 2016; Fine & Baraloto, 2016). A combinação de alta singularidade funcional e baixa abundância de grandes frugívoros pode limitar a capacidade de compensação funcional dessas assembleias frente a alterações antrópicas. Embora nossos resultados não indiquem alterações nos índices de diversidade funcional, os padrões de associação entre traços e gradientes ambientais sugerem que mudanças na estrutura da vegetação e no uso humano do território podem alterar a frequência de traços específicos antes que efeitos mais amplos nas assembleias sejam detectados.

A abordagem funcional usada em nosso estudo oferece um arcabouço importante para compreender a organização e a vulnerabilidade das assembleias em ecossistemas de areia branca na Amazônia, permitindo avaliar sua importância ecológica e sua sensibilidade a alterações ambientais. Ao integrar variáveis ambientais, traços funcionais das espécies e filtros antrópicos, nossos resultados demonstram que as florestas de areia branca constituem sistemas-modelo relevantes para investigar como gradientes naturais e pressões humanas moldam a diversidade funcional em ecossistemas tropicais. Essa perspectiva contribui para ampliar o entendimento dos mecanismos que estruturam assembleias em ambientes naturalmente restritivos e reforça o valor de abordagens

baseadas em traços como base conceitual para avaliações ecológicas e conservacionistas em paisagens tropicais.

REFERÊNCIAS

- Abrahams, M. I., Peres, C. A., & Costa, H. C. M. (2017). Measuring local depletion of terrestrial game vertebrates by central-place hunters in rural Amazonia. *PLoS ONE*, *12*(10), e0186653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186653>
- Adeney, J. M., Christensen, N. L., Vicentini, A., & Cohn-Haft, M. (2016). White-sand ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, *48*, 7–23. <https://doi.org/10.1111/btp.12293>
- Alvarenga, G. C., Ramalho, E. E., Baccaro, F. B., Rocha, D. G., Ferreira-Ferreira, J., & Bobrowiec, P. E. D. (2018). Spatial patterns of medium and large size mammal assemblages in várzea and terra firme forests, Central Amazonia, Brazil. *PLoS ONE*, *13*(5), e0198120. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198120>
- Anderson, A. B. (1981). White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, *13*(3), 199–210. <https://doi.org/10.2307/2388125>
- Barros, Y. M. (2022). *Guia de identificação de partes de felinos [Guide to identification of felid body parts]*. Freeland Brasil. <https://www.freeland.org.br/post/guia-de-identifica%C3%A7%C3%A3o-de-partes-de-felinos>
- Barton, K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference* (R package version 1.43.17). <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Beisiegel, B. M., & Mantovani, W. (2006). Habitat use, home range and foraging of the coati (*Nasua nasua*) in a Brazilian Atlantic Forest area. *Journal of Zoology*, *269*, 77–83. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00083.x>
- Benchimol, M., & Peres, C. A. (2015). Predicting local extinctions of Amazonian vertebrates in forest islands created by a mega dam. *Biological Conservation*, *187*, 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.005>

- Benítez-López, A., Alkemade, R., Schipper, A. M., Ingram, D. J., Verweij, P. A., Eikelboom, J. A. J., & Huijbregts, M. A. J. (2017). The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, 356(6334), 180–183.
<https://doi.org/10.1126/science.aaj1891>
- Bodmer, R. E. (1990). Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology*, 6(2), 191–201.
<https://doi.org/10.1017/S0266467400004314>
- Bogoni, J. A., Pires, J. S. R., Graipel, M. E., Peroni, N., & Peres, C. A. (2018). Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS ONE*, 13(9), e0204515.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204515>
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533–540.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Bowman, J., Jaeger, J. A. G., & Fahrig, L. (2002). Dispersal distance of mammals is proportional to home-range size. *Ecology*, 83(7), 2049–2055.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2049:DDOMIP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2049:DDOMIP]2.0.CO;2)
- Broekman, M. J. E., Santini, L., Isaac, N. J. B., & Carbone, C. (2024). Global determinants of mammalian home range size. *Journal of Animal Ecology*, 93(1), 45–57.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.14073>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a

metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>

Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals.

Journal of Mammalogy, 24(3), 346–352. <https://doi.org/10.2307/1374834>

Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>

Calder, W. A. (1983). Body size, mortality, and longevity. *Journal of Theoretical Biology*, 102(1), 135–144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(83\)90266-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(83)90266-7)

Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R. P., Sechrest, W., Orme, C. D. L., & Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738), 1239–1241.

<https://doi.org/10.1126/science.1116030>

Cordeiro, J. L., Fragoso, J. M. V., Crawshaw, D., & Oliveira, L. F. B. (2016). Lowland tapir distribution and habitat loss in South America. *PeerJ*.

<https://doi.org/10.7717/peerj.2456>

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>

Clark, D. B., & Clark, D. A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137(1–3), 185–198.

[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00327-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00327-8)

Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait

distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>

Cox, D. T. C., Gardner, A. S., & Gaston, K. J. (2021). Diel niche variation in mammals associated with expanded trait space. *Nature Communications*, 12, 1753. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22023-4>

Crooks, K. R. (2002). Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 16(2), 488–502. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00386.x>

Damasco, G., Vicentini, A., Castilho, C. V., Pimentel, T. P., & Nascimento, H. E. M. (2013). Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 24(2), 384–394. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01464.x>

De Bello, F., Botta-Dukát, Z., Lepš, J., & Fibich, P. (2021). Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 443–448. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13537>

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J. F., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3(2), 143–166. <https://doi.org/10.1007/BF02427859>

Dray, S., & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>

Dray, S., & Legendre, P. (2008). Testing the species traits–environment relationships:

The fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 3400–3412.

<https://doi.org/10.1890/08-0349.1>

Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., & ter Braak, C. J. F. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95, 14–21.

<https://doi.org/10.1890/13-0196.1>

Emmons, L. H., & Feer, F. (1997). *Neotropical rainforest mammals: A field guide* (2nd ed.). University of Chicago Press.

Ernst, R., Linsenmair, K. E., & Rödel, M. O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133(2), 143–155.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.028>

Fine, P. V. A., & Baraloto, C. (2016). Habitat endemism in white-sand forests: Insights into the mechanisms of diversification and community assembly. *Biotropica*, 48(1), 24–33. <https://doi.org/10.1111/btp.12301>

Fine, P. V. A., García-Villacorta, R., Pitman, N. C. A., Mesones, I., & Kembel, S. W. (2010). A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97(3), 283–305. <https://doi.org/10.3417/2008068>

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., & Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B*, 282(1801), 20142620. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>

García, M. J., Medici, E. P., Naranjo, E. J., Novarino, W., & Leonardo, R. S. (2012). Distribution, habitat and adaptability of the genus *Tapirus*. *Integrative Zoology*, 7(4),

346–355. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00317.x>

Gaynor, K. M., Hojnowski, C. E., Carter, N. H., & Brashares, J. S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360(6394), 1232–1235. <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>

Gompper, M. E., & Decker, D. M. (1998). *Nasua nasua*. *Mammalian Species*, 580, 1–9. <https://doi.org/10.2307/3504444>

González-Varo, J. P., Albrecht, J., Arroyo, J. M., & Sutherland, W. J. (2023). Frugivore-mediated seed dispersal in fragmented landscapes: Compositional and functional turnover from forest to matrix. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(44), e2302440120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2302440120>

Gorczynski, D., Rovero, F., Mtui, A., Shinyambala, S., Martine, J., Hsieh, C., Frishkoff, L., & Beaudrot, L. (2023). Tropical forest mammal occupancy and functional diversity increase with microhabitat surface area. *Ecology*, 104(12), e4181. <https://doi.org/10.1002/ecy.4181>

Guilherme, F. A. G., Ferreira, T. O., Assis, M. A., Torrado, P. V., & Morellato, L. P. C. (2012). Soil profile, relief features and their relation to structure and distribution of Brazilian Atlantic rain forest trees. *Scientia Agricola*, 69(1), 61–69. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162012000100009>

Hartig, F. (2024). *DHARMa: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models* (R package version 0.4.6). <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa>

Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2005). Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21(2), 133–145. <https://doi.org/10.1017/S026646740400207X>

Henao-Sáenz, C., Herrera-Pérez, J., & Soto-Calderon, I. D. (2024). Diversity and spatial

genetic structure of the common opossum (*Didelphis marsupialis*) in an urban matrix of Northwestern Colombia. *Mammalian Biology*, 104(5), 573–581.

<https://doi.org/10.1007/s42991-024-00434-2>

Instituto Nacional de Meteorologia. (2022). *Normais climatológicas do Brasil 1991–2020*. Ministério da Agricultura e Pecuária. <https://portal.inmet.gov.br/normais>

Jetz, W., Carbone, C., Fulford, J., & Brown, J. H. (2004). The scaling of animal space use. *Science*, 306(5694), 266–268. <https://doi.org/10.1126/science.1102138>

Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>

Kissling, W. D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B. S., Sandom, C. J., Nielsen, K. T., & Svenning, J. C. (2014). Establishing macroecological trait datasets: Digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. *Ecology and Evolution*, 4(14), 2913–2930.

<https://doi.org/10.1002/ece3.1136>

Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). *FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*. <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html>

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.

<https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

Legendre, P., Galzin, R., & Harmelin-Vivien, M. L. (1997). Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78(2), 547–562.

[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0547:RBTHST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0547:RBTHST]2.0.CO;2)

Magioli, M., Ferraz, K. M. P. M. B., Setz, E. Z. F., Percequillo, A. R., Rondon, M. V. S., Kuhnen, V. V., & Rodrigues, M. G. (2016). Connectivity maintains mammal

assemblages functional diversity within agricultural and fragmented landscapes.

European Journal of Wildlife Research, 62(4), 431–446. <https://doi.org/10.1007/s10344-016-1017-x>

Magnusson, W. E., Lima, A. P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F. R. C., Castilho, C. V., & Kinupp, V. F. (2005). RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2).

<https://www.biotaneotropica.org.br/BN/article/view/143>

Malhi, Y., Wood, D., Baker, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., et al. (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12(7), 1107–1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01120.x>

Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>

McCleery, R. A., Monadjem, A., Baiser, B., Fletcher, R. J., Jr., Vickers, K., & Kruger, L. (2018). Animal diversity declines with broad-scale homogenization of canopy cover in African savannas. *Biological Conservation*, 226, 54–62.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.020>

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: Some winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)

Mendonça, B. A. F., Fernandes Filho, E. I., & Schaefer, C. E. G. R. (2017). Soil–

vegetation relationships and community structure in a terra firme white-sand vegetation gradient in Viruá National Park, northern Amazon, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89(2), 1269–1293. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160666>

Michalski, F., & Peres, C. A. (2007). Disturbance-mediated mammal persistence and abundance–area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology*, 21, 1626–1640. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00797.x>

Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>

Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00261.x>

Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Hodnett, M., Rennó, C. D., Rodrigues, G., Silveira, A., Waterloo, M., & Saleska, S. (2011). Height above the nearest drainage—A hydrologically relevant new terrain model. *Journal of Hydrology*, 404(1–2), 13–29. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.03.051>

Ofstad, E. G., Herfindal, I., Solberg, E. J., & Sæther, B.-E. (2016). Home ranges, habitat and body mass: Simple correlates of home range size in mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 20161234. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1234>

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). *vegan: Community ecology package* (R package version 2.5-6). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Oliveira, R. F., de Moraes, A. R., & Terribile, L. C. (2019). Effects of landscape and

patch attributes on the functional diversity of medium- and large-sized mammals in the Brazilian Cerrado. *Mammal Research*, 65(2), 301–308. <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00471-0>

Paglia, A. P., da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Herrmann, G., Aguiar, L. M. S., Chiarello, A. G., Leite, Y. L. R., Costa, L. P., Siciliano, S., Kierulff, M. C. M., Mendes, S. L., Tavares, V. C., Mittermeier, R. A., & Patton, J. L. (2012). *Annotated checklist of Brazilian mammals* (2nd ed.). Occasional Papers in Conservation Biology No. 6. Conservation International.

Pease, A. A., González-Díaz, A. A., Rodiles-Hernández, R., & Winemiller, K. O. (2012). Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57(6), 1060–1075. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02768.x>

Peres, C. A. (2000). Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology*, 14, 240–253. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98485.x>

Peres, C. A., & van Roosmalen, M. G. M. (2002). Primate frugivory in two species-rich neotropical forests: Implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (pp. 407–423). CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0407>

Peres, C. A., & Palacios, E. (2007). Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica*, 39(3), 304–315. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00272.x>

Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge University

Press.

Pimentel, B. E. N., Jerônimo, L. B., de Paula, M. T., Lencinas, M. V., Martínez Pastur, G., et al. (2025). Relationship between forest structure and soil characteristics with flooded and non-flooded rainforests of northern Amazonia (Brazil). *Forests*, 16(5), 793. <https://doi.org/10.3390/f16050793>

Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G., & Mace, G. M. (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1456), 1947–1952. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1234>

Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., Czimczik, C. I., Baker, T. R., Patiño, S., Fyllas, N. M., Hodnett, M. G., Herrera, R., Almeida, S., et al. (2012). Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 9, 2203–2224. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>

QGIS Development Team. (2024). *QGIS geographic information system* (Version 3.34.11). Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.org>

R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A., & Lima, I. P. (2011). *Mamíferos do Brasil [Mammals of Brazil]* (2nd ed.). Nélío R. dos Reis. <https://pt.scribd.com/document/473328728/126081718-MAMIFEROS-DO-BRASIL-2-EDICAO-REIS-2011-pdf>

Reis, M. L., Raíces, D. S. L., Martins, J. V. F., Sampaio, R., Laranjeira, T. O., & Constantino, P. A. L. (2015). *Guia de identificação de espécies alvo de aves e mamíferos: Região 5 [Guide to identification of target bird and mammal species: Region 5]*. GKNoronha. https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/monitoramento/guia_identificacao_de_aves_e_mamiferos_5.pdf

Reis, Y. M. S., & Benchimol, M. (2026). Game harvest in the most populous Amazonian sustainable-use protected area: Insights from community-based monitoring. *Human Ecology*, 54, 13. <https://doi.org/10.1007/s10745-026-00661-w>

Rennó, C. D., Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Soares, J. V., Hodnett, M. G., Tomasella, J., & Waterloo, M. J. (2008). HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3469–3481. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.03.018>

Ricotta, C., de Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B. E., & Pavoine, S. (2016). Measuring the functional redundancy of biological communities: A quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1386–1395. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12604>

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>

Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., & Painter, L. E. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4), e1400103. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400103>

Rosa, C., Lima-Silva, B., Senden, R. D., Camacho, A. A., Jesus, A., Rabelo, R. M., Graipel, M. E., Endo, W., Ochoa, A. C., Gatica, A., Bocchiglieri, A., Brocardo, C. R., Prasniewski, V. M., Szinwelski, N., Castro, A. B., Fogliatti, E. F., Fadini, R. F., & Bergallo, H. G. (2025). Protocolo para amostragem de mamíferos de médio e grande porte terrestres e arborícolas com armadilhas fotográficas em parcelas RAPELD. *EDUCAmazônia*, 18 (Special Issue).

- Sampaio, R., Lima, A. P., Magnusson, W. E., & Peres, C. A. (2010). Long-term persistence of midsized to large-bodied mammals in Amazonian landscapes under varying contexts of forest cover. *Biodiversity and Conservation*, 19(8), 2421–2439. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9848-3>
- Santos-Filho, M., Ribeiro, T., da Silva, D. J., et al. (2024). Drivers of functional diversity in small-bodied mammals across a deforestation frontier in the southern Brazilian Amazon. *Mammal Research*, 69, 271–282. <https://doi.org/10.1007/s13364-024-00740-7>
- Scabin, A. B., & Peres, C. A. (2021). Hunting pressure modulates the composition and size structure of terrestrial and arboreal vertebrates in Amazonian forests. *Biodiversity and Conservation*, 30(12), 3613–3632. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02266-9>
- Schietti, J., Emílio, T., Rennó, C. D., Drucker, D. P., Costa, F. R. C., Nogueira, A., Baccaro, F. B., Figueiredo, F. O. G., Castilho, C. V., Kinupp, V. F., Guillaumet, J.-L., & Magnusson, W. E. (2013). Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1–2), 241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Sousa, T. R., Schietti, J., Ribeiro, I. O., Emílio, T., Fernández, R. H., ter Steege, H., Castilho, C. V., Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Pontes-Lopes, A., Silva, C. V. J., Silveira, J. M., Derroire, G., Castro, W., Monteagudo Mendoza, A., Ruschel, A., Prieto, A., Lima, A. J. N., Rudas, A., ... Costa, F. R. C. (2022). Water table depth modulates productivity and biomass across Amazonian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 31(8), 1571–1588. <https://doi.org/10.1111/geb.13531>
- Sukma, H. T., Di Stefano, J., Swan, M., & Sitters, H. (2019). Mammal functional diversity increases with vegetation structural complexity in two forest types. *Forest Ecology and Management*, 433, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.035>

Teixeira-Santos, J., & Simeone, D. (2024). Mammal functional diversity increases with forest patch complexity in tropical mining areas. *Acta Oecologica*, 122, 103972.

<https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103972>

Terborgh, J., Peres, C. A., Núñez, P., Goetz, H., & Wilkinson, K. (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89(7), 1757–1768. <https://doi.org/10.1890/07-0479.1>

Tobler, M. W., Carrillo-Percegué, S. E., & Powell, G. (2009). Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in southeastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3), 261–270.

<https://doi.org/10.1017/S0266467409005896>

Torralvo, K., Lima, A., & Rosa, C. A. (2019). Vegetation structure data obtained with ground-based LiDAR in permanent RAPELD plots in the Tapajós National Forest, Brazil. *PPBio Data Repository*. <https://search.dataone.org/view/PPBioAmOc.577.2>

Tucker, M. A., Ord, T. J., & Rogers, T. L. (2014). Evolutionary predictors of mammalian home range size: Body mass, diet and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1105–1114. <https://doi.org/10.1111/geb.12194>

Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522. <https://doi.org/10.1890/09-1310.1>

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.

<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

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. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>

Woodroffe, R. (1998). Edge effects and the extinction of populations inside protected

areas. *Science*, 280(5372), 2126–2128. <https://doi.org/10.1126/science.280.5372.2126>

Zimbres, B., Peres, C. A., & Machado, R. B. (2017). Terrestrial mammal responses to habitat structure and quality of remnant riparian forests in an Amazonian cattle-ranching landscape. *Biological Conservation*, 206, 283–292.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.033>

MATERIAL SUPLEMENTAR

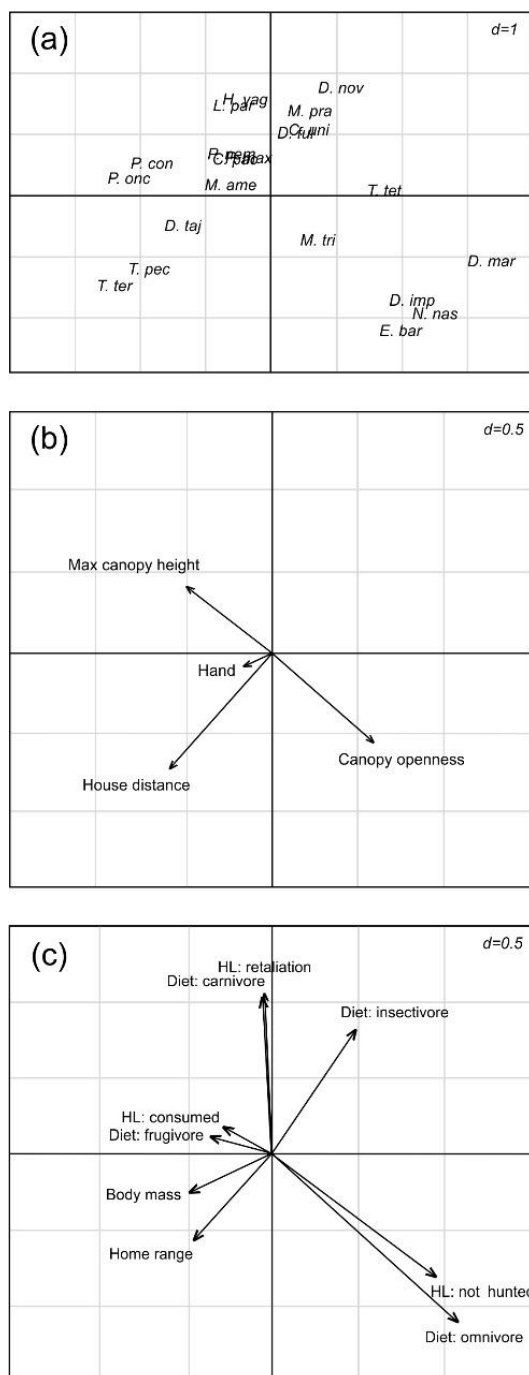


Fig. S1. Primeiros dois eixos de ordenação da análise RLQ para mamíferos de médio e grande porte registrados em áreas de floresta de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Amazônia Central. (a) Ordenação das espécies de mamíferos de médio e grande porte com base em seus escores nos eixos da RLQ; (b) Projeção das variáveis ambientais em escala local e de paisagem; (c) Projeção dos traços funcionais dos mamíferos. Abreviações: HAND = Altura Acima da Drenagem Mais Próxima; House dist. = distância das residências; HL = nível de caça. O nome completo das espécies abreviadas na ordenação (a) pode ser encontrado na Tabela

Tabela S1. Abundância e traços funcionais utilizados como preditores da distribuição de espécies de mamíferos de médio e grande porte nas áreas de floresta de areia branca da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Amazônia Central.

Species	Abbreviation	Records	Body mass (Kg)	Diet	Home range (km ²)	Huting level
<i>Cabassous unicinctus</i>	<i>C. uni</i>	3	5.4	Insectivore	4.1	Consumed
<i>Cuniculus paca</i>	<i>C. pac</i>	11	9.3	Frugivore	2	Consumed
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	<i>D. ful</i>	11	4.0	Frugivore	0.03	Consumed
<i>Dasypus novemcinctus</i>	<i>D. nov</i>	6	3.7	Insectivore	0.2	Consumed
<i>Dicotyles tajacu</i>	<i>D. taj</i>	8	35.0	Frugivore	10.7	Consumed
<i>Didelphis imperfecta</i>	<i>D. imp</i>	3	1.0	Omnivore	0.1	Not hunted
<i>Didelphis marsupialis</i>	<i>D. mar</i>	23	1.0	Omnivore	0.1	Not hunted
<i>Eira barbara</i>	<i>E. bar</i>	5	10.0	Omnivore	5.3	Not hunted
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	<i>H. yag</i>	1	6.0	Carnivore	50	Retaliation
<i>Leopardus pardalis</i>	<i>L. par</i>	10	9.5	Carnivore	46	Retaliation
<i>Mazama americana</i>	<i>M. ame</i>	18	48.0	Frugivore	0.7	Consumed
<i>Myoprocta pratti</i>	<i>M. pra</i>	3	1.2	Frugivore	0.01	Consumed
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	<i>M. tri</i>	2	30.5	Insectivore	11.9	Not hunted
<i>Nasua nasua</i>	<i>N. nas</i>	1	5.1	Omnivore	4.5	Not hunted
<i>Panthera onca</i>	<i>P. onc</i>	5	158.0	Carnivore	142.1	Retaliation
<i>Passalites nemorivagus</i>	<i>P. nem</i>	19	25.0	Frugivore	0.3	Consumed
<i>Priodontes maximus</i>	<i>P. max</i>	1	26.8	Insectivore	7.3	Consumed
<i>Puma concolor</i>	<i>P. con</i>	7	70.0	Carnivore	193.4	Retaliation
<i>Tamandua tetradactyla</i>	<i>T. tet</i>	4	5.2	Insectivore	3.8	Not hunted
<i>Tapirus terrestris</i>	<i>T. ter</i>	4	260.0	Frugivore	29.7	Consumed
<i>Tayassu pecari</i>	<i>T. pec</i>	4	45.0	Frugivore	80	Consumed

Tabela S2. Descrição, média e desvio padrão de 2 variáveis ambientais locais e 12 variáveis de estrutura da vegetação derivadas do processamento de dados LiDAR LTP (Light Detection and Ranging – Low Topography Profiling).

Variable	Acronym	Mean $\pm$ SD	Description
Hand		5.85 $\pm$ 6.57	Shortest linear distance between the sampling point and the nearest residence.
House distance		1426.40 $\pm$ 910.40	Relative elevation above the local water table at the sampling point.
Maximum height	H.MAX.Max	29.76 $\pm$ 4.72	Highest point (return) detected in the plot.
95% Maximum height	H.MAX.0.95	28.47 $\pm$ 4.63	Maximum height determined from the 95% greatest heights.
Maximum height LOSS	H.MAX.Loess	29.64 $\pm$ 6.04	Maximum height determined with LOESS regression (Local Polynomial Regression Fitting).
Canopy opening	P.skyshots	7.60 $\pm$ 6.03	Number of skyshots (when the laser pulse does not detect any targets and it does not return to the sensor); represents unobstructed areas in the vegetation cover.
Canopy opening ratio	P.P.skyshots	31.31 $\pm$ 13.93	Percentage of skyshots relative to the total pulses emitted by the sensor; indicates the proportion of vegetation cover.
Clearing opening at 5 meters	Gap.5m	0.43 $\pm$ 0.10	Fraction of clearings computed at 5 meters above the ground; represents the proportion of area without vegetation cover at that height.

Clearing opening at 10 meters	Gap.10m	0.69 ± 0.10	Fraction of clearings computed at 10 meters above the ground; represents the proportion of area without vegetation cover at that height.
Clearing opening at 15 meters	Gap.15m	0.86 ± 0.08	Fraction of clearings computed at 15 meters above the ground; represents the proportion of area without vegetation cover at that height.
Leaf area index	LAI	4.73 ± 1.10	Sum of leaf area density (LAD) along the vertical profile of the vegetation, representing the total amount of foliage.
Leaf area index up to 15 meters	LAI_0_15	2.09 ± 0.67	Leaf area index derived from the sum of the leaf area density (LAD) in the vertical profile of the vegetation, limited to the height of 0 to 15 meters above the ground.
Leaf area index + 15 meters	LAI_m_15	2.73 ± 1.00	Leaf area index derived from the sum of the leaf area density (LAD) in the vertical profile of the vegetation, considering only heights over 15 meters; reflects foliage in the upper layers of the vegetation.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo representa uma das primeiras avaliações integradas da diversidade funcional de mamíferos em ecossistemas de areia branca sob a influência simultânea de gradientes ambientais naturais e da proximidade de habitações humanas. Assim ele amplia a compreensão sobre os mecanismos que estruturam assembleias de mamíferos nesses ecossistemas amazônicos naturalmente restritivos. Ao investigar a organização funcional em florestas de campinarana, demonstrou-se que a estabilidade aparente dos índices agregados de diversidade funcional não implica ausência de resposta ecológica. Pelo contrário, reorganizações internas na distribuição de traços revelam que filtros ambientais e antrópicos atuam de forma integrada, moldando a composição funcional mesmo sem alterar a magnitude do espaço funcional ocupado.

Os resultados evidenciam que, em ambientes de baixa fertilidade e menor biomassa, mudanças na frequência de espécies com atributos ecológicos únicos podem preceder processos mais amplos de erosão funcional. Assim, a avaliação da integridade ecológica deve considerar não apenas a extensão do espaço funcional, mas também sua organização interna e a manutenção de traços associados a funções-chave. Ao integrar métricas agregadas e análises multivariadas baseadas em traços, este estudo reforça a importância de abordagens funcionais para detectar respostas ecológicas sutis que escapam a métricas taxonômicas tradicionais. Além disso, evidencia que, mesmo em unidades de conservação de uso sustentável, a presença humana pode atuar como moduladora da organização funcional das assembleias.

De forma mais ampla, os achados consolidam as florestas de areia branca como sistemas-modelo para investigar a interação entre restrições ambientais naturais e pressões antrópicas. Ao contribuir para o entendimento dos processos que regulam a diversidade funcional em ambientes tropicais, este estudo oferece bases conceituais e

aplicadas para estratégias de conservação que priorizem não apenas espécies, mas também as funções ecológicas que sustentam a resiliência dos ecossistemas.

DECLARAÇÃO DE USO DE INTELIGÊNCIA ARTIFICIAL

O presente estudo fez uso de ferramentas de inteligência artificial generativa exclusivamente como suporte auxiliar em etapas específicas da pesquisa. Em particular, a IA foi empregada para (i) apoio na análises de dados, (ii) revisão linguística e aprimoramento da redação científica.

O uso dessas ferramentas foi restrito a funções de assistência, não substituindo a interpretação científica, a tomada de decisões analíticas ou a elaboração intelectual dos autores. Todo o conteúdo apresentado neste trabalho foi revisado criticamente e validado pelos autores, que assumem integral responsabilidade pela originalidade, precisão e integridade das informações.

Em conformidade com a Portaria CNPq nº 2.664/2026, declaramos explicitamente o uso dessas ferramentas, bem como sua finalidade, assegurando transparência metodológica e respeito aos princípios de integridade científica. Ressalta-se que nenhuma ferramenta de inteligência artificial foi utilizada como autora ou coautora deste manuscrito, nem para geração de dados ou resultados não verificados.