

Projeto de Mestrado

**Habitat e diversidade funcional de árvores em
florestas de terra firme da Amazônia Central**

Marcel Caritá Vaz

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

Departamento de Ecologia

Instituto de Biociências

Universidade de São Paulo

Fevereiro de 2009

Resumo

A perda de espécies pode implicar no empobrecimento dos ecossistemas o que por sua vez pode alterar dramaticamente os serviços ecológicos prestados por eles às sociedades humanas tanto numa escala regional quanto global. A Floresta Amazônica presta serviços globais como seqüestro de carbono e regulação do clima e da precipitação. Diversidade funcional é um meio pelo qual podemos estudar os efeitos da diversidade de espécies nesses serviços. Propomo-nos a estudar a diversidade funcional de árvores das florestas de terra firme localizadas nas áreas controle (mata primária e contínua) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, em Manaus. Serão analisadas características funcionais das 100 espécies mais comuns (70% da área basal) e que estão envolvidas em diferentes processos ecológicos, como decomposição, transpiração e fixação de carbono; entre elas: área foliar específica, área foliar, força tensil foliar, conteúdo de matéria seca foliar, densidade da madeira e altura máxima. Características como deciduidade, tamanho e massa das sementes e síndromes de polinização e dispersão serão obtidos na literatura ou em bancos de dados. Com base nessas características calcularemos a diversidade funcional para cada tipo de hábitat, definido pela análise multivariada de diferentes características de solo e topografia (dados já disponíveis), e a compararemos com a diversidade de espécies dos mesmos locais. O objetivo é testar a hipótese de que gradientes ambientais geram nichos para grupos funcionais, mas que a composição específica dentro desses grupos está condicionada à história recente de extinções e colonizações locais.

Introdução

Nas últimas décadas as florestas tropicais sofreram taxas alarmantes de desmatamento (Laurance, 1999). O efeito mais visível desse fenômeno é a perda da biodiversidade, posto que tal processo é irreversível. Porém, a maior preocupação atualmente se dá em relação aos serviços prestados pelos ecossistemas naturais para as sociedades humanas (*cf.* Diaz *et al.*, 2007a). Laurance (1999) cita alguns exemplos desses serviços. Em escala local ou regional, temos a manutenção de mananciais, rios e bacias hidrográficas, a proteção do solo contra a erosão e a regulação do clima. Já outros serviços têm alcance global, como o seqüestro de carbono da atmosfera, a absorção da radiação solar e a manutenção dos padrões globais de precipitação.

Esses serviços são intrinsecamente dependentes de características e processos ecossistêmicos tais como produtividade primária, ciclagem de nutrientes, dinâmica da água, transferências tróficas, resistência e resiliência (Diaz *et al.*, 2007b). Esses processos se referem ao funcionamento dos ecossistemas e, por sua vez, dependem da diversidade de espécies presente e das suas características funcionais (Hooper *et al.*, 2005).

Nesse contexto, a principal questão que emerge é em que medida a perda de espécies afeta o funcionamento dos ecossistemas. Grime (1997) especula que uma alta biodiversidade pode ser vital para ecossistemas estruturalmente diversos, como é o caso das florestas tropicais, e que mesmo nesses ambientes haveria certa tolerância à perda de espécies sem que os principais processos ecossistêmicos fossem dramaticamente alterados. Haveria, portanto, um ponto crítico a partir do qual a perda de espécies resultaria num prejuízo cada vez maior ao funcionamento do ecossistema, algo já

demonstrado por uma série de estudos em ecossistemas mais simples, como campos e pradarias (Tilman *et al.*, 1997; Hooper e Vitousek, 1997).

Um modo de explicar esse fenômeno é que duas ou mais espécies diferentes podem ter efeitos muito semelhantes sobre determinados processos ecossistêmicos. Essas espécies são ditas redundantes, ou seja, ao se perder uma delas, a outra pode vir a substituí-la, mantendo o funcionamento do ecossistema (Walker e Langridge, 2002). Isso nos leva a crer que uma alta biodiversidade pode ter um efeito tampão, amortecendo grandes impactos como a diminuição da frequência de uma espécie ou até sua extinção (Walker, 1992). Daí a importância de uma alta biodiversidade.

Considerando-se os efeitos das espécies sobre o ecossistema, é possível classificá-las em tipos ou grupos funcionais (Lavorel *et al.*, 1997). Assim, chegamos à definição de grupo funcional: conjunto de espécies que têm efeitos similares em um processo ecossistêmico específico (Vitousek e Hooper, 1994). Porém, para detectar esses efeitos é preciso estudar características (a que chamamos atributos funcionais) dessas espécies que estejam direta ou indiretamente relacionados aos processos ecossistêmicos em questão. Atributos funcionais brutos são aqueles diretamente relacionados aos efeitos da espécie sobre o ecossistema, porém são muito difíceis de se medir, e é por isso que recorreremos aos atributos suaves, outras características mais fáceis de se medir e que se correlacionam bem com as primeiras (Walker e Langridge, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003).

A classificação em grupos funcionais, porém, traz uma série de críticas. Solbrig (1994) a considera uma classificação arbitrária, pois as espécies são reunidas com base em critérios de similaridade escolhidos pelo pesquisador, afinal qualquer espécie difere funcionalmente de outra em certo grau e que a reunião de espécies em um mesmo grupo dependerá da precisão da análise dos seus atributos (Vitousek e Hooper, 1994).

Uma alternativa a essa metodologia é o cálculo da diversidade funcional (DF), definida por Tilman (2001) como a medida dos componentes da biodiversidade que influenciam o funcionamento de um ecossistema. Apesar de ser um conceito muito interessante, na prática é muito difícil de ser medido. De fato os ecólogos funcionais ainda estão longe de acordar sobre o melhor método de se medi-la, e hoje é grande o número de formas diferentes de se calcular DF (Petchey *et al.*, 2004).

Díaz e Cabido (2001) nos oferecem uma definição mais prática e mensurável de DF: são valores e amplitudes de atributos funcionais dos organismos presentes em um dado ecossistema. O que se propõe aqui é que cada espécie possua um valor médio para cada atributo funcional estudado, permitindo-se calcular a amplitude, distribuição e frequência desses valores no ecossistema. Isso está de acordo com Hooper *et al.* (2005), que dizem que as propriedades dos ecossistemas dependem em boa parte da biodiversidade em termos dos atributos funcionais dos organismos presentes e na distribuição e abundância desses organismos através do espaço e do tempo.

Uma linha de pesquisa interessante é se estudar as relações entre DF e diversidade de espécies (DS), como o fizeram Petchey e Gaston (2002). Valendo-se de simulações com dados reais, esses autores verificaram como a DF real se distanciava da DF hipotetizada por um modelo nulo. Mas McGill *et al.* (2006) nos sugere que trabalhos centrados em atributos funcionais deveriam focar na variação dos valores ao longo de gradientes ambientais de temperatura, umidade e tipos de solo.

De fato, foi o que fizeram Kraft *et al.* (2008) ao estudar como valores de atributos funcionais de mais de mil espécies arbóreas estavam distribuídos ao longo de um gradiente micro-topográfico na Amazônia equatoriana. A topografia e o tipo de solo já se provaram capazes de afetar a biomassa da comunidade arbórea em outro trabalho na Floresta Amazônia (Castilho *et al.*, 2006).

Finalmente, é possível testar uma hipótese sobre a alta diversidade de plantas em florestas tropicais não contemplada na revisão de Wright (2002), onde se nota que nenhuma hipótese dá conta de explicar toda a diversidade encontrada nesses locais. Essa nova hipótese, baseada na idéia original de Fox (1987), diz que gradientes ambientais produzem diferentes nichos funcionais, ou seja, ambientes que só podem ser ocupados por determinados grupos funcionais, sendo esse um processo determinístico. Já a composição de espécies dentro dos grupos funcionais estaria mais condicionada à história de migrações e extinções locais de espécies, mais ligada a processos estocásticos e à limitação de dispersão das espécies presentes. Há inclusive alguns trabalhos com comunidades de plantas que fornecem evidências que apóiam essa hipótese (Walker e Langridge, 2002; Fukami *et al.*, 2005).

Justificativa

A abordagem funcional da biodiversidade marca uma mudança de foco da ecologia da conservação, que passa a não mais se preocupar somente com a preservação das espécies *per se*, mas porque a perda dessas espécies implica em perdas ambientais, sociais, econômicas e até culturais; uma visão mais pragmática, enfim. A escolha da Floresta Amazônica como local de trabalho reflete a urgente necessidade de se entender esse sistema importantíssimo para a regulação climática do planeta tanto quanto para o sustento de milhões de pessoas que dependem dos recursos fornecidos por ela antes que o avanço do desmatamento torne irreversível a manutenção desses serviços. No que se refere à ecologia de comunidades, o teste da hipótese de Fox (1987), caso se confirme, permitirá a conciliação das duas teorias mais famosas porém antagônicas: a teoria de nicho e a teoria neutra. Finalmente, esse projeto faz parte de outro bem maior, *Functional biodiversity effects on ecosystem processes, ecosystem services and*

sustainability in the Américas: an interdisciplinary approach (IAI CRN 2015), coordenado por S. Díaz do Instituto Multidisciplinário Vegetal da Universidade de Córdoba, Argentina (no Brasil o projeto é coordenado por A. A. de Oliveira) e financiado pelo *Inter-American Institute for Global Change Research*. Essa cooperação permitirá livre fluxo de informações entre os grupos de trabalho permitindo comparações entre os dados de diversidade funcional de diferentes localidades (Argentina, Bolívia, Brasil e Costa Rica) num gradiente latitudinal.

Objetivos

Propomos com esse trabalho estudar as relações entre DF e DS da comunidade arbórea ao longo de um gradiente edafo-topográfico de uma parcela permanente de floresta de terra firme na Amazônia Central. Ademais, testaremos a hipótese de que num mesmo tipo de ambiente há convergência dos atributos funcionais, mesmo que a composição de espécies possa variar numa escala espacial menor. Os atributos estudados fazem parte da lista elaborada por Cornelissen *et al.* (2003) e serão descritos adiante.

São apresentados a seguir os resultados possíveis para o estudo das relações entre DS e DF, seguidos das hipóteses que o embasam.

Diversidade de espécies (DS) e funcional (DF) variam de forma parecida

Esse seria o resultado esperado caso a relação DS x DF fosse linear, ou seja, se cada espécie ocupasse um lugar exclusivo no espaço funcional. Nesse caso as espécies teriam uma sobreposição de papéis mínima nessa comunidade.

DS varia mais que DF

Haveria uma certa redundância funcional das espécies, isto é, várias espécies possuiriam a mesma função e por isso a constância da DF frente a uma oscilação maior da DS. Comunidades mais diversas costumam ser mais estáveis posto que são mais resilientes frente à perda de espécies (Grime, 1997; Tilman, 2001).

DS varia menos que DF

Aqui temos o oposto: por menor que seja a mudança da composição de espécies, será grande o efeito na DF. Isso pode ser verdade em ecossistemas com poucas espécies, como campos ou pradarias (pensemos, por exemplo, no efeito da retirada de espécies de leguminosa na produtividade de uma comunidade dominada por gramíneas num solo bem pobre em N), porém não acreditamos que seja o caso das florestas tropicais, com centenas de espécies arbóreas em um único hectare.

Nenhuma delas varia

Esse cenário pode ter duas causas. A primeira é a simples ausência de efeito da topografia ou do tipo de solo sobre a diversidade local, fazendo com que a composição de espécies não se altere ao longo do gradiente. A segunda é que, embora não tenham variado a DS e a DF, a variação na composição de espécies de um local para outro tenha sido em acórdância com a funcionalidade da espécie substituída, ou seja, a espécie que entra é do mesmo grupo funcional da que sai, o que sustentaria a hipótese de nichos funcionais. As duas alternativas podem ser facilmente separadas observando se houve alteração significativa da composição de espécies.

Materiais e métodos

Área de estudo

O trabalho será desenvolvido nas áreas controles, ou seja, de floresta contínua e primária, do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), mantido pelo Instituto de Pesquisas Amazônicas (INPA) e pelo Smithsonian Institute (SI). Essas áreas se situam cerca de 80km a norte de Manaus (2°30'S, 60°W), ao longo da rodovia BR-174 (Manaus - Boa Vista). O solo, em sua maior parte, é classificado como latossolo amarelo (Fearnside e Filho, 2001), composto entre 80% e 85% de argila, geralmente muito lixiviado e pobre em nutrientes (Ranzani, 1980; Chauvel, 1982). O clima local é classificado como Am (Köppen, 1948) e apresenta temperatura média anual de 26°C e precipitação anual que pode variar entre 1900 e 2300mm.

A vegetação se encontra em áreas de terra firme, possui dossel fechado com altura média de 30m, mas conta com árvores emergentes que podem alcançar 55m de altura (Ránkin de Merona *et al.*, 1992). Entre as árvores, dominam as famílias Leguminosae, Lecythydaceae, Sapotaceae e Burseraceae (Gascon e Bierregard, 2001) e, em apenas um hectare, podem ser encontradas mais de 280 espécies de árvores (Oliveira e Mori, 1999).

Fatores edáficos e topografia

Uma série de medidas de solo e topografia já foi realizada nos locais de estudo, sendo esses dados de responsabilidade de K. Harms, da Universidade da Louisiana, que muito gentilmente aceitou cedê-los. Essas medidas vão desde análises de conteúdo de nutrientes (N, P), argila e areia até quantidade de matéria orgânica. Esses dados serão utilizados para a discriminação dos principais habitats encontrados pelas plantas nos

locais de estudo. Isso será feito por meio de análises multivariadas envolvendo os fatores edáficos escolhidos (como em Harms *et al.*, 2001).

Atributos funcionais

A metodologia aqui empregada seguirá o protocolo elaborado por Cornelissen *et al.* (2003), segundo o qual certas características eco-fisiológicas das espécies de plantas (atributos funcionais pesados) podem ser inferidas através de características morfológicas das mesmas (atributos funcionais leves), estas bem mais fáceis de se medir. Elaboramos uma lista com as espécies de árvores mais representativas da área de estudo. Essa lista é composta de cerca de 120 espécies cujos indivíduos somados respondem por 70% de toda a área basal amostrada em uma área previamente amostrada (4ha da parcela permanente Cabo Frio, uma das áreas controle do PDBFF). Os atributos escolhidos para serem medidos, acompanhados das justificativas para medi-los, são descritos na tabela 1. Outros atributos dessas espécies, como tamanho e peso dos propágulos, taxa de crescimento diamétrico e síndrome de polinização e dispersão serão retirados da literatura específica e de bancos de dados sempre que possível. Serão amostrados seis indivíduos por espécie cuja abundância na área de estudo seja pelo menos um indivíduo por hectare e três, para as espécies mais raras que isso. Essa metodologia assume que a variação intra-específica dos valores dos atributos será sempre menor que a variação interespecífica.

Tabela 1. Lista de atributos funcionais que serão medidos, descrição e importância de se estudá-los com base nos processos e serviços ecossistêmicos que influenciam (Cornelissen *et al.* 2003).

Atributo funcional	Descrição e unidade	Amostras (unidades/indivíduo)	Processos fisiológicos e ecossistêmicos relacionados
<i>Área foliar específica*</i>	Área foliar dividida pela massa seca (cm ² .g ⁻¹)	5 folhas mais novas, expandidas e não danificadas de um ramo exposto ao sol	Taxa de crescimento relativo, taxa fotossintética máxima, investimento em defesa estrutural e vida útil foliares.
<i>Tamanho da folha*</i>	Área do limbo foliar (cm ²) ^{\$\$}	5 folhas;	Equilíbrio hídrico, captação de luz, trocas gasosas.
<i>Espessura foliar*</i>	Espessura na porção média da folha (mm)	5 folhas; evita-se medir as nervuras primárias	Potencial hídrico, taxa de assimilação de carbono.
<i>Força tensil foliar</i>	Resistência à tração (N.mm ⁻¹)	3 folhas	Investimento em defesa estrutural foliar, resistência a danos, vida útil foliar, decomposição.
<i>Conteúdo de matéria seca foliar*</i>	Massa úmida em função da massa seca (g.g ⁻¹)	5 folhas	Vida útil foliar, taxa de crescimento relativo, resistência a danos, conteúdo de água, flamabilidade, produtividade.
<i>Densidade da madeira</i>	Volume úmido sobre massa seca (g.cm ⁻³)	Uma seção com pelo menos 1cm de diâmetro do ramo coletado	Altura máxima, longevidade, taxa de crescimento relativo, resistência a danos, armazenamento de carbono.
<i>Altura máxima</i>	Categorias de 5m	Medida única por indivíduo	Competição por luz, fecundidade, tempo de regeneração.

* As mesmas amostras serão usadas para essas diferentes medidas. ^{\$\$} Desconsideram-se perdas de área foliar causadas por herbívoros ou patógenos.

Índices de diversidade

Para DS serão usados: riqueza de espécies, equitabilidade, índice de Shannon-Wiener e de Simpson. Para DF serão usados, comparativamente, vários índices:

- FD (Petchey e Gaston, 2006);
- FAD (Walker e Langridge, 2002);
- *Rao's quadratic entropy* (Botta-Dukát, 2005);
- *Convex-hull volume* (Cornwell *et al.*, 2006);
- FD_{var} (Mason *et al.*, 2003).

Na prática, cada um desses índices analisa melhor um ou dois dos componentes da DF (S. Díaz, com. pess.), que são riqueza, equitatividade e divergência (Mason *et al.*, 2005). Esses componentes da DF também serão analisados separadamente para uma melhor compreensão dos resultados com os índices de DF.

Análise estatística e modelo nulo

Seguiremos basicamente o procedimento utilizado por Kraft *et al.* (2008). Nesse trabalho, foi criado um modelo nulo que previa uma distribuição aleatória dos valores dos atributos funcionais ao longo do gradiente ambiental. Além desse modelo testaremos o modelo nulo de translação de Tórus (Harms *et al.*, 2001), que conserva os padrões espaciais dos habitats e das espécies, enquanto transloca um em função do outro. Para tanto vamos gerar um modelo nulo de comunidade onde as espécies apresentam a mesma estrutura espacial, mas são translocadas uma em relação às outras no espaço dos atributos dos habitats. A cada simulação de translação das espécies, calcularemos os valores médios de DF e DS para cada habitat definido, criando, portanto, a distribuição de valores esperados pelo modelo nulo ($n = 5000$). Desta forma

poderemos verificar quais valores observados de DF e DS são maiores ou menores do que o esperado para o modelo nulo com alfa de 0,05 (Gotteli e Graves, 1996). Na comparação entre DF e DS, utilizaremos simulações onde os valores de DF e DS são permutados e recalculados novamente para cada ambiente (Manly, 1997). Verificaremos se a DF e a DS variam mais entre ambientes do que dentro de um mesmo ambiente.

Cronograma

Esse projeto foi planejado para ser concluído em no máximo dois anos e meio a partir de janeiro de 2009, sendo que o auxílio foi solicitado para um período de 2 anos a contar de agosto de 2009, cobrindo os dois anos finais. As atividades a serem desenvolvidas ao longo desse períodos estão detalhadas na tabela 2.

Tabela 2. Planejamento das atividades a serem desenvolvidas ao longo do curso de mestrado. As atividades do 1º semestre já estão em andamento.

Atividade	2009		2010		2011
	1º semestre	2º semestre	1º semestre	2º semestre	1º semestre
Revisão bibliográfica	X	X	X	X	
Coleta de dados	X				
Processamento	X	X			
Análise		X	X	X	
Créditos em disciplinas		X	X		
Participação em congressos e encontros		X		X	
Redação de relatórios			X		X
Redação de artigo científico			X	X	X
Qualificação				X	
Redação final				X	X
Apresentação					X

Referências bibliográficas

BOTTA-DUKÁT, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, p. 533-540, 2005.

CASTILHO, C. V. DE; MAGNUSSON, W. E.; ARAÚJO, R. N. O. DE; LUIZÃO, R. C. C.; LUIZÃO, F. J.; LIMA, A. P.; HIGUCHI, N. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management**, v. 234, p. 85-96, 2006.

CHAUVEL, A. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos, dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. **Acta Amazônica** (supl.), v. 12, p. 47-60, 1982.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v. 87, p. 1465-1471, 2006.

DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

DIAZ, S.; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Science**, v.104, n. 52, p. 20684-20689, 2007a.

DIAZ, S.; LAVOREL, S.; CHAPIN, F. S. III; TECCO, P. A.; GURVICH, D. E.; GRIGULIS, K. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITELKA, L. (Orgs.). **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Berlin: Springer-Verlag, 2007b. P. 81-91.

FEARNSIDE, P. M.; FILHO, L. Soil and development in Amazonia: lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. *in* BIERREGAARD, R. O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T. E.; MESQUITA, R. (ed.) **Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest**. 2001, Yale University press, New Haven.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null models in ecology**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1996.

FOX, B. J. Species assembly and the evolution of community structure. **Evolutionary Ecology**, v. 1, p. 201-213, 2004.

FUKAMI, T.; BEZEMER, T. M.; MORTIMER, S. R.; VAN DER PUTTEN, W. H. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. **Ecology Letters**, v. 8, p. 1283-1290, 2005.

GASCON, C.; BIERREGAARD, R. O. The biological Dynamics of forest fragments Project: the study site, experimental design, and research activity. *in* BIERREGAARD, R. O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T. E.; MESQUITA, R. (ed.) **Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest**. 2001, Yale University press, New Haven.

GRIME, J. P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. **Science**, v. 277, p.1260-1261, 1997.

HARMS, K.; CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 947-959, 2001.

HOOPER, D. U.; CHAPIN, F. S. III; EWEL, J. J.; HECTOR, A; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, p. 3-35, 2005.

HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. **Science**, v. 277, p.1302-1305, 1997.

KÖPPEN, W. **Climatologia**. Cidade do México: Fondo Cultura Economica, 1948.

KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v. 322, p. 580-582, 2008.

LAURANCE, W. F. Reflections on the tropical deforestation crisis. **Biological Conservation**, v. 91, p. 109-117, 1999.

LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 12, n. 12, p. 474-478, 1997.

MANLY, B. F. J. **Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology**. 2nd Ed., London: Chapman and Hall 1997.

MASON, N. W. H.; MACGILLIVRAY, K.; STEEL, J. B.; WILSON, J. B. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, p. 571-578, 2003.

MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, p. 112-118, 2005.

MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 178-185, 2006.

OLIVEIRA, A. A. DE; MORI, S. A. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. **Biodiversity and Conservation**, v. 8, p. 1219-1244, 1999.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, p. 402-411, 2002.

PETCHEY, O. L.; HECTOR, A.; GASTON, K. J. How do different measures of functional diversity perform? **Ecology**, v. 85, n. 3, p. 847-857, 2004.

RANKIN-DE-MERONA, J. M.; PRANCE, G. T.; HUTCHINGS, R. W.; SILVA, M. F.; RODRIGUES, W. A.; UEHLING, M. E. Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the central Amazon. **Acta Amazônica**, v. 22, p. 493-534, 1992.

RANZANI, G. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. **Acta Amazônica**, v. 10, p. 7-41, 1980.

SOLBRIG, O. T. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (Orgs.) **Biodiversity and ecosystem function**. Berlin: Springer-Verlag, 1994. P. 97-116.

TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M.; SIEMANN, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, p. 1300-1302, 1997.

TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. **Encyclopedia of biodiversity**. San Diego: Academic Press, 2001. P. 109-120.

VITOUSEK, P. M.; HOOPER, D. U. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (Orgs.) **Biodiversity and ecosystem function**. Berlin: Springer-Verlag, 1994. P. 3-14.

WALKER, B. H. Biodiversity and ecological redundancy. **Conservation Biology**, vol. 6, p. 18-23, 1992.

WALKER, B. H.; LANGRIDGE, J. L. Measuring functional diversity in plant communities with mixed life forms: a problem of hard and soft attributes. **Ecosystems**, v. 5, p. 529-538, 2002.

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, p. 1-14, 2002.