

## O USO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE INVERTEBRADOS TERRESTRES NA ECOLOGIA: O QUE, COMO E POR QUÊ?

*Luciana Regina Podgaiski<sup>1\*</sup>, Milton de Souza Mendonça, Jr.<sup>1</sup> & Valério D. Pillar<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Interações. Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, CEP: 91540-000, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia Quantitativa. Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, CEP: 91540-000, RS, Brasil.

E-mails: podgaiski@gmail.com, milton.mendonca@ufrgs.br, vpillar@ufrgs.br

### RESUMO

Tendo em vista a necessidade do monitoramento da biodiversidade frente a distúrbios antrópicos e a compreensão de como estas respostas podem interferir na funcionalidade dos ecossistemas, nós sugerimos o uso de uma abordagem baseada em atributos funcionais. Com especial ênfase aos invertebrados terrestres, os quais são megadiversos e importantes prestadores de serviços ambientais nos ecossistemas, nós revisamos o que são atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades e o porquê. Esta abordagem representa claramente um complemento aos tradicionais descritores taxonômicos, trazendo benefícios ao entendimento de padrões de organização das comunidades e relação com serviços ecossistêmicos.

**Palavras-chave:** Artrópodes; diversidade funcional; serviços ecossistêmicos.

### ABSTRACT

**THE USE OF FUNCTIONAL TRAITS OF TERRESTRIAL INVERTEBRATES IN ECOLOGY: WHAT, HOW AND WHY?** Taking into account the need for monitoring biodiversity in face of disturbances, and the understanding of how these responses can interfere in ecosystem functionality, we suggest using a functional trait-based approach. With emphasis on terrestrial invertebrates, which are mega-diverse and important providers of ecosystem services, we review what functional traits are, how to use them in community monitoring, and why. This approach clearly represents a complement to the traditional taxonomic descriptors, bringing benefits to the understanding of community organization patterns and their relation to ecosystem services.

**Keywords:** Arthropods; functional diversity; ecosystem services.

### RESUMEN

**EL USO DE LOS ATRIBUTOS FUNCIONALES DE INVERTEBRADOS TERRESTRES EN ECOLOGÍA: ¿QUÉ, CÓMO Y PORQUÉ?** Teniendo en cuenta la necesidad de monitorear la biodiversidad frente a las perturbaciones antrópicas, y del entendimiento de cómo estas respuestas pueden interferir en la funcionalidad de los ecosistemas, sugerimos la utilización de un enfoque basado en atributos funcionales. Con un especial énfasis en los invertebrados terrestres, los cuales son megadiversos e importantes proveedores de servicios ambientales de los ecosistemas, repasamos qué son los atributos funcionales, cómo utilizarlos en la descripción y monitoreo de las comunidades, y el porqué. Este enfoque claramente representa un complemento de los descriptores taxonómicos tradicionales, con los consiguientes beneficios para la comprensión de los patrones de organización de las comunidades y su relación con los servicios de los ecosistemas.

**Palabras clave:** Artrópodos; diversidad funcional; servicios ecossistêmicos.

## INTRODUÇÃO

A ação humana no meio ambiente tem afetado profundamente a persistência e a distribuição dos organismos pelo globo, o que por sua vez influencia a prestação de serviços ambientais à humanidade (Chapin *et al.* 2000, Hassan *et al.* 2005, Hooper *et al.* 2005, Landis *et al.* 2008, de Bello *et al.* 2010b). Não somente pela redução da diversidade biológica *per se*, mas essencialmente devido à perda e/ou modificações de atributos biológicos funcionais nas comunidades, serviços tais como polinização (Greenleaf *et al.* 2007), dispersão de sementes (Hughes & Westoby 1992) e controle de doenças e de pragas agrícolas (Bianchi *et al.* 2009) podem ser afetados. O bem-estar da humanidade também é posto em jogo quando os efeitos acontecem nos processos ecossistêmicos como a produtividade primária e decomposição (Heemsbergen *et al.* 2004), os quais apoiam diretamente a produção de alimentos, fibras, água potável, abrigo e remédios (Díaz *et al.* 2005). Esta situação nos obriga a refletir sobre nossa relação com a natureza, e a unir esforços para aliar a rentabilidade e o uso sustentável da terra com a conservação da biodiversidade e dos serviços ambientais (Hutton & Leader-Williams 2003, Tscharrntke *et al.* 2005). Para ajustar os graus de intervenção antrópica dentro destes limites considerados sustentáveis, é necessário um monitoramento das respostas da biodiversidade aos distúrbios e um entendimento sobre como estas respostas interferem na funcionalidade dos ecossistemas.

Invertebrados constituem um grupo animal megadiverso e abundante em praticamente todos os ecossistemas terrestres e aquáticos, desempenhando funções e prestando serviços indispensáveis aos mesmos (ex. Schowalter 2006). Teias alimentares da fauna no solo, por exemplo, podem afetar positivamente a ciclagem de nutrientes através da fragmentação da matéria orgânica e estimular a proliferação de organismos decompositores (Lavelle *et al.* 1993, Gartner & Cardon 2004). Tal processo, por sua vez, permite a manutenção da fertilidade dos solos e da produtividade primária nos ecossistemas (Wardle 1999). Invertebrados são agentes de polinização de flores (Isaacs *et al.* 2008, Pinheiro *et al.* 2008), dispersão e predação de sementes (Parr *et al.* 2007, Lomov *et al.* 2009), os quais são essenciais

à reprodução e a distribuição de plantas. Além disto, constituem recursos alimentares de vários organismos (Gunnarsson 2008) e atuam (no caso de predadores e parasitóides) no controle de pragas agrícolas (Landis *et al.* 2008, Gardiner *et al.* 2009). Devido em parte à sua megadiversidade nos diversos ecossistemas do globo, a fauna de invertebrados permanece até certo ponto desconhecida - estima-se que potencialmente mais de 80% das espécies de artrópodes existentes não estejam descritas taxonomicamente (Hammond 1992, Redak 2000). Esta carência de informações é mais restrita a algumas regiões e/ou táxons em detrimento de outras (os) (Barratt *et al.* 2003) e, especialmente no Brasil, tem sido atribuída à carência de amostragens e, principalmente, de taxônomos (Brandão *et al.* 2003). Como uma forma de simplificação dos procedimentos taxonômicos, estudos ecológicos têm separado os organismos em morfoespécies ou unidades parataxonômicas (PUs, Krell 2004). Com treinamento e estudo, parataxonômos são capazes de identificar morfoespécies de invertebrados com base em diferenças morfológicas reconhecíveis sem comprometer a acurácia científica e a interpretação de padrões ecológicos (Oliver & Beattie 1996, Derraik *et al.* 2002).

Em geral, e em especial no Brasil, a descrição da biodiversidade de invertebrados nas comunidades biológicas vem sendo restrita a aspectos quantitativos clássicos como composição de táxons, índices de riqueza, equitabilidade e diversidade de espécies/morfoespécies, como os de Simpson e Shannon-Wiener (Ganho & Marinoni 2005, Corrêa *et al.* 2006, Podgaiski *et al.* 2007, Campos *et al.* 2009). Apesar de tradicionais, estes indicadores taxonômicos assumem um peso funcional igual para todas as espécies na comunidade, independentemente de suas características, requerimentos e/ou funções. Um passo mais importante no monitoramento desta biodiversidade seria incluir métricas que contemplassem diretamente seus componentes funcionais, ou seja, que informassem sobre as suas propriedades estruturais, de organização e sua relação com os processos e serviços ecossistêmicos. O uso de atributos funcionais pode ser uma ferramenta efetiva neste sentido, capturando dimensões chave da biodiversidade além de serem relativamente fáceis de avaliar (Gaucherand & Lavorel 2007). De acordo com Silva & Brandão (2010), uma abordagem

baseada em atributos funcionais é fortemente preditiva e operacional para táxons hiperdiversos, como os invertebrados, e seria especialmente importante para aqueles nos quais a história de vida das espécies é desconhecida. Mas o que são estes atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades de invertebrados terrestres e por quê?

### O QUÊ?

Atributos são propriedades mensuráveis dos organismos. Atributos funcionais compreendem aquelas propriedades que influenciam fortemente no seu desempenho no ambiente (McGill *et al.* 2006). Tendo em vista que o nicho ecológico é a combinação das condições e recursos que permitem às espécies (e indivíduos) existir, crescer e reproduzir, os atributos funcionais serão as características dos organismos que refletem suas respostas ao ambiente, fazendo uma ligação com sua atividade e função (Hutchinson 1957). Em estudos ecológicos, espécies são frequentemente agrupadas de acordo com seus atributos funcionais para melhorar a compreensão de mecanismos gerais ou complexos e, neste sentido, um tipo funcional

constituiria um conjunto de espécies com respostas similares às condições ambientais ou com efeitos semelhantes em determinado processo ecossistêmico (Hooper *et al.* 2005). Este conceito é parecido com aquele de guilda, para comunidades animais, o qual representa os organismos que exploram a mesma classe de recursos de maneira similar (Root 1967).

Pesquisas em ecologia vegetal estão na vanguarda no uso de atributos funcionais para entender a organização das comunidades (Cornelissen *et al.* 2003, Díaz *et al.* 2007, Pillar *et al.* 2009); somente recentemente invertebrados aquáticos (Poff *et al.* 2006, Vieira *et al.* 2006) e terrestres (Moretti *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010) vêm sendo contemplados em estudos com este enfoque. Em invertebrados, atributos funcionais são, por exemplo, relativos à morfologia/fisiologia (tamanho do corpo e dos apêndices, tipo e tamanho de asas e aparelho bucal, ciclo de vida, reprodução e respiração), comportamento alimentar (hábitos, tipo de recurso utilizado, estratégia de captura do recurso, generalista ou especialista), uso e especialização do hábitat, estratégias de fuga de predadores e de condições ambientais severas, entre outros. A Tabela 1 demonstra a relação de alguns atributos morfológicos de formigas com seu significado funcional (Silva & Brandão 2010).

**Tabela 1.** Atributos morfológicos de formigas e seus significados funcionais. Adaptado de Silva & Brandão (2010).  
*Table 1.* Ant morphological traits and its functional meanings. Adapted from Silva & Brandão (2010).

Atributo	Significado funcional
Tamanho da cabeça	Cabeças largas acomodam maiores músculos mandibulares e podem permitir captura de recurso alimentar maior.
Tamanho da mandíbula	Quanto maior o tamanho da mandíbula, maior pode ser o alimento carregado.
Tamanho e posição dos olhos	Caracteres importantes no forrageamento, principalmente para o desempenho de predadores visuais.
Tamanho de pernas	Pernas maiores podem permitir locomoção mais eficiente e rápida em ambientes heterogêneos, mas, por outro lado pode dificultar a visita a locais estreitos, como fendas ou frestas.
Tamanho do corpo	É considerado chave em relação a muitos aspectos de história de vida, como a utilização de recursos.

Os atributos funcionais podem ser usados no monitoramento e descrição das comunidades a partir de duas abordagens distintas, mas complementares, as quais podem considerar as variações inter (ex. Moretti *et al.* 2009) ou intra-específicas (ex. de

Bello *et al.* 2011) dos atributos nos organismos. O primeiro caso constitui uma abordagem clássica na qual as populações são unidades discretas, e os atributos – e sua funcionalidade – são pertinentes às espécies (Vieira *et al.* 2006, Moretti *et al.* 2009).

Estes podem ser obtidos da literatura biológica/ecológica existente, da observação pessoal de especialistas e/ou adquiridos a partir de mensurações em amostragens da população regional de estudo, neste caso considerando-se os valores médios por táxon. O uso de atributos fixos às espécies embasa-se no pressuposto de que a variabilidade entre espécies será superior àquela encontrada dentro das mesmas. Apesar de bem estabelecida em ecologia (Lavorel & Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003, Díaz *et al.* 2007), esta abordagem está sendo reavaliada devido ao reconhecimento da importância da plasticidade fenotípica e dos efeitos evolutivos de curto prazo (Fussmann *et al.* 2007) modelando a organização das comunidades (Cianciaruso *et al.* 2009, Berg & Ellers 2010, de Bello *et al.* 2011, Carlucci *et al.* 2011).

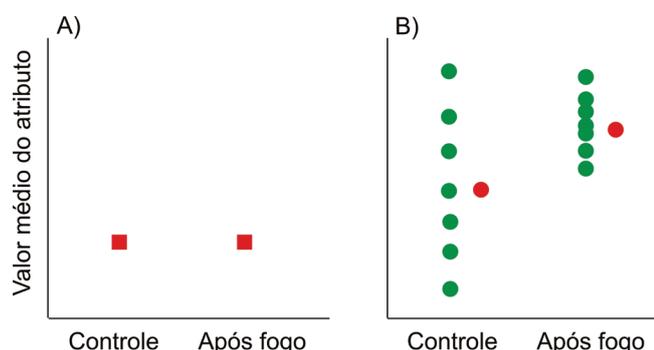
A abordagem baseada na existência de diferenças funcionais entre indivíduos leva em consideração a variabilidade natural dos atributos dentro das espécies, ou outras escalas taxonômicas (Cianciaruso *et al.* 2009). As justificativas para este enfoque estão no fato de que os indivíduos são as entidades discretas dentro das populações (Giacomini 2007), e que é a existência de variabilidade interna que as mantém e regula (Uchmanski 1999, 2000). Desta forma, idealmente todos os indivíduos em uma comunidade deveriam ser contemplados na obtenção dos atributos (Cianciaruso *et al.* 2009), ou, simplificada, pelo menos sub-amostras deles, oriundos de populações sob determinado tratamento, neste caso considerando-se os atributos fixos (ou menos variáveis) a determinadas condições ambientais (de Bello *et al.* 2011, Carlucci *et al.* 2011).

A inclusão de métricas intra-específicas na busca do entendimento funcional permite um conhecimento mais completo da realidade do ecossistema (de Bello *et al.* 2011) considerando a existência de interações entre os indivíduos, e entre eles e o ambiente (Cianciaruso *et al.* 2009, Berg & Ellers 2010, Paine *et al.* 2011). O uso desta abordagem em invertebrados, apesar de não ser prática, é especialmente interessante visto que: 1) estes comumente apresentam plasticidade fenotípica, respondendo às interações com o meio e 2) podem apresentar mudança de atributos (ex. morfológicos, alimentação, hábitat) dependendo do seu sexo e estágio de maturação dentro da mesma espécie. De acordo com Whitman & Agrawal (2009) virtualmente qualquer atributo pode apresentar

plasticidade fenotípica nestes organismos, como cor, tamanho do corpo e apêndices, dependendo de vários fatores, como nutrição, clima/microclima de desenvolvimento e relação com competidores. Na variação de atributos como sexo e desenvolvimento, frequentemente, mas não como regra, fêmeas tendem a ser maiores que os machos, o que seria relacionado com a fecundidade (Head 1995). Além disto, em insetos com desenvolvimento holometabólico, larvas e adultos claramente poderiam ser funcionalmente diferentes, como é o caso de besouros da família Meloidae, nos quais as larvas são predadoras e os adultos, herbívoros (Marinoni *et al.* 2003).

Um exemplo para ilustrar estas duas abordagens é um estudo que investigue os impactos do uso do fogo nos invertebrados em um ecossistema campestre. Neste estudo existiriam parcelas queimadas e parcelas controle (não-queimadas), e os invertebrados seriam coletados em cada parcela alguns dias após o distúrbio. O fogo, pelo menos a curto prazo, provavelmente simplificaria a estrutura da vegetação e da superfície do solo, e modificaria condições abióticas, como luz, temperatura e umidade local. Um pesquisador (A) com uma abordagem clássica de atributos funcionais levará em consideração o conhecimento pré-existente dos atributos das espécies coletadas no estudo, independente do tratamento em que foram encontradas. Espécies ocorrendo tanto nas áreas queimadas quanto no controle apresentariam o mesmo conjunto de atributos funcionais. Por outro lado, um pesquisador (B) que utilize um enfoque funcional intra-específico obterá atributos de todos (ou alguns) indivíduos de dada espécie em cada parcela, observando se as mudanças nas condições ambientais locais selecionam atributos diferenciados da situação controle. A Figura 1 ilustra um possível resultado para os valores de um atributo funcional hipotético de uma espécie de invertebrado considerada pelos pesquisadores A e B no trabalho. Veja que as conclusões podem ser diferentes. A partir dos dados do pesquisador A, não existem diferenças funcionais entre áreas controle e queimadas (Fig. 1A). Observando os resultados do pesquisador B (Fig. 1B) verifica-se que as áreas queimadas selecionam indivíduos com maiores valores do atributo da espécie, enquanto que a situação controle contempla indivíduos com valores do atributo bem distribuídos. O pesquisador que assume valor fixo

para o atributo está perdendo estas informações importantes da organização dos invertebrados no sistema, provavelmente, desconsiderando aspectos



**Figura 1.** Exemplo hipotético de resultados potenciais de dois pesquisadores com diferentes abordagens na análise de um atributo funcional de uma espécie em experimento com o uso do fogo em campos (veja o texto para mais detalhes). A) Abordagem em espécies - considera-se os valores pré-estabelecidos do atributo (quadrados); B) Abordagem em indivíduos - obtém-se dados do atributo em cada parcela (círculos verdes). O círculo vermelho (à direita) representa as médias dos atributos nos tratamentos.

**Figure 1.** Hypothetical example for potential results of two researchers with different approaches to the analysis of functional traits of a single species in a fire experiment in grasslands (see text for more details). A) Species approach - considering pre-established values for the traits (squares). B) Individual approach - obtaining trait values from organisms in each plot (green circles). Red circles (right) represent trait averages in the treatments.

Os atributos funcionais a serem coletados podem ser de diferentes tipos: quantitativo contínuo (comprimento e largura de estruturas morfológicas) ou discreto (número de ovos), binário (presença/ausência de atributos) e nominal (cores). Este último tipo requer um tratamento especial, seja pela sua expansão em atributos binários, ou pelo uso de funções de semelhança apropriadas (Podani 2000). Dados quantitativos ou binários devem ser

padronizados de tal forma que fiquem em uma escala compatível (ex. amplitude padronizada entre 0 e 1, ou variância padronizada). A Tabela 2 apresenta atributos de Carabidae (Coleoptera) com diferentes naturezas, mas escalonados entre 0 e 1 (Vandewalle *et al.* 2010). Muitas vezes, os atributos são fortemente correlacionados entre si, mas com prévio conhecimento, os dados podem ser simplificados sem a perda de informações (Silva & Brandão 2010).

**Tabela 2.** Atributos de Carabidae (Coleoptera) em um estudo em 24 paisagens na Europa. Fonte Vandewalle *et al.* 2010.  
*Table 2.* Carabidae (Coleoptera) traits from a study in 24 landscapes in Europa. From: Vandewalle *et al.* 2010.

Grupo	Atributos	Definição
Morfológico	Forma da asa	0=sem asa, 0.5 = braquíptero; 1= macróptero
	Pubescência do corpo	0=glabro, 1= pubescente
	Tamanho de corpo	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do élitro	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do fêmur	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho da tibia	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do metatarso	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do pronoto	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Diâmetro dos olhos	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho da antena	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
Coloração	Corpo preto	0= outro, 1= preto
	Corpo pálido	0= outro, 1= pálido
	Pernas pretas	0= outro, 1= pretas
	Pernas pálidas	0= outro, 1= pálidas
Hábitat	Antropização	0= hábitat natural, 1= paisagem antrópica

## COMO?

Diferentes métodos e hipóteses podem ser utilizados e testados para caracterizar comunidades de invertebrados terrestres quanto aos seus atributos funcionais e fornecer subsídios ao entendimento de padrões de organização e resposta a distúrbios. Os tópicos que iremos tratar a seguir são respectivos a 1) métricas de diversidade funcional e atributos dominantes para caracterização das comunidades (Moretti *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010) e 2) padrões de organização das comunidades (convergência e divergência de atributos, Pillar *et al.* 2009).

### DIVERSIDADE FUNCIONAL E ATRIBUTOS DOMINANTES

Os índices de diversidade funcional (DF) têm sido utilizados em ecologia de comunidades considerando a dissimilaridade entre espécies quanto aos seus atributos funcionais (ex. Moretti *et al.* 2009). Em outras palavras, a DF mede o grau de sobreposição dos valores dos atributos dentro das comunidades, refletindo como as espécies compartilham o espaço de nicho disponível (Mason *et al.* 2005). Duas assembléias com quantidade similar de espécies podem ter maior ou menor DF dependendo de quão similar/dissimilar são os atributos das suas espécies (Lepš *et al.* 2006). Entre outros índices, a DF pode ser calculada a partir do índice de Rao (ex. Botta-Dukát 2005, de Bello *et al.* 2010a):

$$DF = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

que sintetiza a soma da dissimilaridade dos atributos  $d_{ij}$  entre todos os possíveis pares de espécies ( $i$  e  $j$ ), ponderado pelo produto da abundância relativa das espécies ( $p_i p_j$ ) na comunidade. O parâmetro  $d_{ij}$  varia de 0 a 1, sendo 0 quando duas espécies têm exatamente os mesmos atributos, e 1, quando têm atributos completamente diferentes. Note que este índice é um aprimoramento do índice de diversidade de espécies de Simpson:

$$S = 1 - \sum_{j=1}^s p_j^2$$

e, neste caso, se todos os pares de espécies forem completamente diferentes em relação aos seus atributos (dissimilaridade = 1), os índices (Rao e Simpson) convergem para o mesmo valor de diversidade (veja Lepš *et al.* 2006 para detalhes).

Outro descritor igualmente importante é o atributo médio da comunidade ( $A_m$ ), o qual é utilizado para definir os atributos funcionais dominantes na mesma (Vandewalle *et al.* 2010). Pode ser calculado para cada atributo, como a média dos seus valores ponderado pela abundância relativa das espécies que o carregam (Garnier *et al.* 2004, Pillar *et al.* 2009):

$$A_m = \sum_{i=1}^s p_i x_i$$

em que  $x_i$  é o valor do atributo da  $i$ -ésima espécie. Note que espécies mais abundantes na comunidade terão atributos também dominantes. Atributos médios de comunidades ao longo de gradientes revelam padrões de convergência de atributos gerados por filtros ecológicos (Pillar *et al.* 2009).

DF e  $A_m$  têm sido tradicionalmente empregados em estudos ecológicos a partir da consideração dos atributos em nível específico, ignorando a variabilidade intraespecífica existente (ex. Vandewalle *et al.* 2010). No entanto, recentemente Cianciaruso *et al.* (2009) e de Bello *et al.* (2011) consideraram a importância de usar a variabilidade dos atributos das populações nos cálculos de DF. De Bello *et al.* (2011) apresentam métodos baseados em partição da variância das comunidades (ex. DF entre espécies e DF dentro de espécies) para lidar com esta situação.

Tendo em vista que a literatura ecológica referente a procedimentos de medidas e análises de atributos funcionais têm sido quase que exclusivamente desenvolvida para plantas, Vandewalle *et al.* (2010) exemplificam o uso de índices de atributos funcionais em grupos animais, como os invertebrados. Dentre alguns estudos de caso, os autores monitoraram besouros predadores da família Carabidae em 24 paisagens na Europa com diferentes gradientes de

distúrbio. Os besouros coletados nas localidades foram classificados em 117 espécies e atributos funcionais foram determinados (veja Tabela 2). As paisagens foram caracterizadas em termos de riqueza de habitats (heterogeneidade) e composição (% de cobertura florestal). Com base na hipótese ecológica da heterogeneidade de habitats (ex. Tews *et al.* 2004), foi verificada correlação positiva entre a diversidade taxonômica de espécies e heterogeneidade de habitats. Por outro lado, os índices funcionais foram fortemente associados à composição da paisagem. A DF de caracteres morfológicos foi positivamente correlacionada com o aumento da cobertura florestal, e a análise dos Am revelou a seleção de determinados caracteres ao longo do gradiente. Paisagens mais florestadas selecionaram maior abundância de espécies com maior tamanho corporal, pernas mais longas, com maiores olhos e antenas e de cor escura, enquanto que paisagens mais abertas selecionaram carabídeos pubescentes, de cor clara, com asas completas e associados a ambientes antropizados.

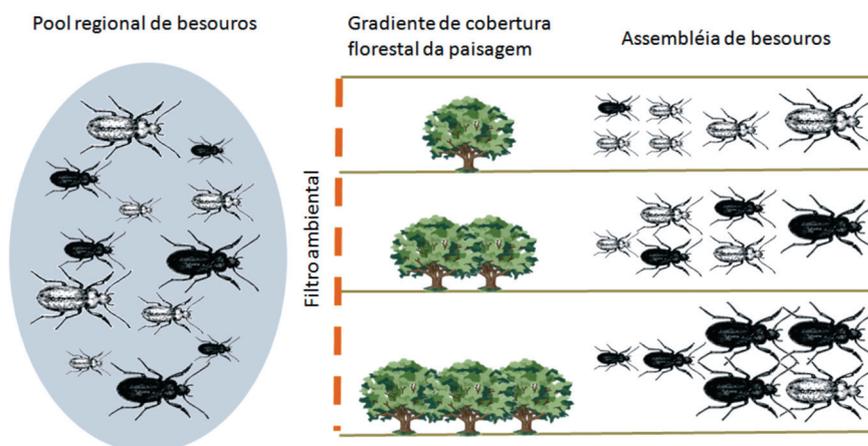
*PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO EM COMUNIDADES*

Modelos neutros têm sido considerados pontos de partida para explicar fenômenos ecológicos, como por exemplo, a hipótese de Hubbell (2001) - que sugere que as comunidades sejam entidades neutras formadas, principalmente, por dispersão e processos estocásticos, sendo todas as espécies funcionalmente

equivalentes. No entanto, dois outros fatores são candidatos a estruturar comunidades com base nas características das suas espécies e indivíduos (Weiher & Keddy 1999): a) o ambiente, pela ação de filtros ambientais, que leva a convergência de atributos e b) as interações entre as espécies, como a competição, que podem levar a divergência de atributos. Ambos efeitos podem ser combinados nas comunidades naturais, e para determinar a contribuição relativa de cada um, é necessário determinar os mecanismos responsáveis.

*Convergência de atributos*

A ação de filtros ambientais modelando as comunidades quanto aos seus atributos funcionais é demonstrada claramente no exemplo anterior sobre a resposta de besouros Carabidae à composição de paisagens na Europa (Vandewalle *et al.* 2010). Neste caso, assumimos que, de um conjunto regional de espécies - com uma dada diversidade de atributos - espécies com requerimentos ecológicos semelhantes são selecionadas pelas condições ambientais, levando a um padrão de convergência de atributos (Pillar *et al.* 2009). A Figura 2 ilustra a seleção de atributos (cor e tamanho) dos besouros no gradiente de cobertura florestal da paisagem (Vandewalle *et al.* 2010). Note que é a média dos atributos (Am) que muda. De acordo com Ribera *et al.* (2001), o ambiente mais perturbado antropicamente, com menor cobertura florestal e maior extensão de práticas agrícolas, seleciona espécies de



**Figura 2.** Convergência de atributos funcionais (cor e tamanho) em besouros Carabidae a partir de um pool regional de espécies através de um filtro ambiental (gradiente de cobertura florestal). Paisagens mais florestadas selecionam maior abundância de besouros grandes e escuros, enquanto que as menos florestadas selecionam besouros menores e mais claros. Exemplo de Vandewalle *et al.* (2010).

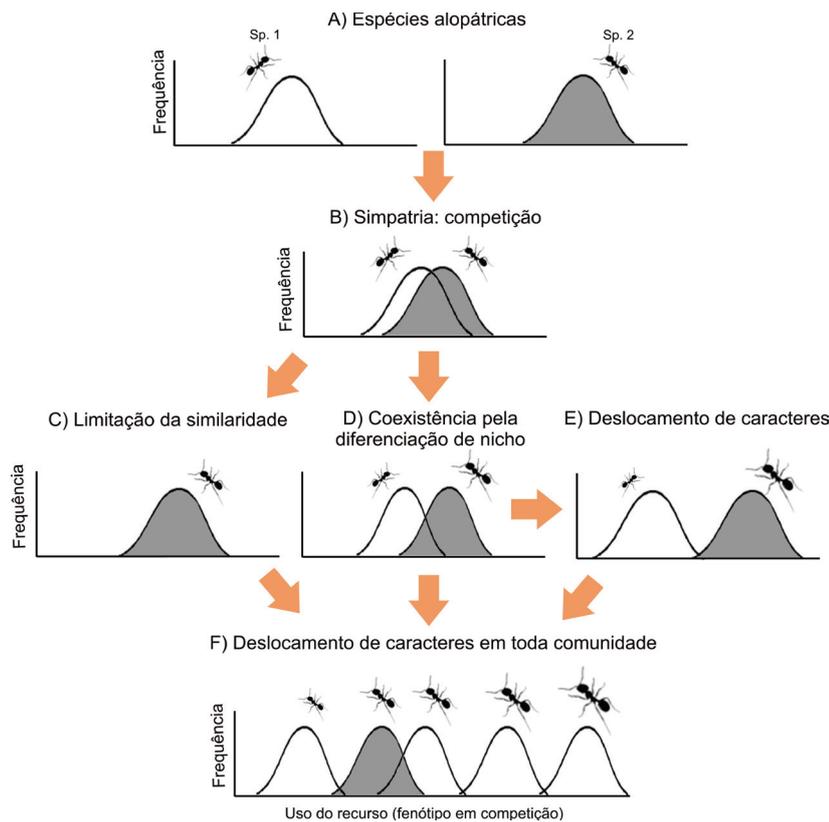
**Figure 2.** Functional trait convergence (color and size) in Carabidae beetles from a regional species pool through environmental filters (forest cover gradient). A more forested landscape selects increased abundance of larger and darker beetles while open landscape selects smaller and paler beetles. Example from Vandewalle *et al.* (2010).

Carabidae com tamanho corporal reduzido devido à necessidade de maior mobilidade dos organismos nestas condições, e espécies mais pálidas, as quais se favorecem de microhabitats mais expostos à radiação solar e a maior proporção de solo sem cobertura.

A filtragem da diversidade funcional regional para a formação de comunidades locais com convergência de caracteres (subdispersão) também foi recentemente apresentada por Makkonen *et al.* (2011), relacionando espécies de colêmbolas e mudanças climáticas. A partir de manipulações experimentais do microclima do solo, constatou-se que a diminuição da umidade e o aumento da temperatura selecionaram espécies de colêmbolas mais tolerantes a seca, com maior tamanho corporal e de hábitos epigéicos. Ou seja, espécies com atributos mais semelhantes entre si, melhor adaptados à situação ambiental, foram selecionadas pelo filtro ecológico.

### *Divergência de atributos*

Interações entre organismos podem levar a um arranjo de espécies que tendem a divergir em relação a seus atributos funcionais (Brown & Wilson 1956). A seleção de atributos diferenciados, que refletem usos de recursos diferentes, é uma maneira de as espécies coexistirem em comunidades organizadas pela competição (Losos 2000). A idéia por trás da teoria é simples: suponhamos que duas espécies com características muito similares (ex. formigas de tamanho e requerimentos ecológicos semelhantes) passem a ocorrer em um mesmo habitat (Figura 3A). Se os recursos no ambiente são limitantes, as espécies irão competir fortemente. Um dos possíveis resultados é que o competidor superior vença e o inferior seja extinto localmente (Figura 3B). Este resultado segue o princípio do limite de similaridade, que estabelece que



**Figura 3.** Divergência de atributos funcionais (tamanho) em formigas a partir de competição interespecífica. Veja o texto para maiores detalhes. Duas espécies de formigas alopatricas, com nichos ecológicos similares (A) competem quando entram em simpatria devido à sobreposição de seus nichos (B). Possíveis resultados do conflito: (C) limitação da similaridade - a espécie competitivamente superior domina e a inferior se torna extinta localmente, e (D) coexistência a partir da diferenciação de nichos (seleção de indivíduos com tamanhos diferenciados a partir da plasticidade fenotípica da espécie), o que pode levar ao processo evolutivo de deslocamentos de caracteres (E). Em conjunto, estes processos podem resultar em deslocamento de caracteres em toda comunidade (F), em que os tamanhos médios das espécies são dispersos e assim, mais uniformemente espaçados do que o esperado ao acaso.

**Figure 3.** Functional trait divergence (body size) in ants through interspecific competition. See text for more details. Two allopatric ant species with similar ecological niche (A) compete when they become sympatric due to niche overlap (B). Possible results of the conflict: (C) limitation of similarity - the superior competitor triumphs and the inferior become locally extinct, and (D) coexistence through niche differentiation (selection of individuals with different body sizes through the species phenotypic plasticity), which could lead to the evolutionary process of character displacement (E). Together, these processes could result in community-wide character displacement (F), where the mean sizes of species are overdispersed, and thereby producing size ratios more equal than would be expected by chance.

a coexistência de duas espécies num mesmo hábitat não é possível caso a sobreposição de seus nichos ecológicos seja muito grande, devido à exclusão competitiva (Connell 1961, MacArthur & Levins 1967). Assim, espera-se que, entre comunidades, espécies competidoras (semelhantes em seus nichos e, portanto semelhantes em seus atributos) devem co-ocorrer menos do que o esperado ao acaso (Diamond 1975).

Por outro lado, uma possibilidade alternativa ao desfecho da competição acima é que as espécies competidoras coexistam a partir da diferenciação de seus nichos ecológicos (nicho realizado). Se esta diferenciação é acompanhada de mudanças morfológicas nos atributos funcionais, o efeito é referido como deslocamento de caracteres (*character displacement*, Brown & Wilson 1956). Isto acontece quando a seleção natural favorece, a longo prazo, em cada população de competidores, indivíduos cujos fenótipos os permitam usar os recursos não usados pelos membros da outra espécie. Como resultado, as populações divergem nos fenótipos, reduzindo o uso de recursos comuns, a competição, e permitindo a coexistência (Losos 2000). Evidências deste tipo são detectadas na natureza quando espécies semelhantes divergem em simpatria, mas não em alopatria (mas veja os critérios de comprovação, Schluter & McPhail 1992), como por exemplo, besouros da família Lucanidae (Kawano 2003).

O deslocamento de caracteres é especialmente prevalente entre espécies com grande plasticidade fenotípica e polimorfismo no uso de recursos, podendo estas características determinarem a direção e as taxas do deslocamento dos atributos (Pfennig *et al.* 2006, Pfennig & Pfennig 2010). A Figura 3D demonstra uma fase inicial ecológica do deslocamento de caracteres, em que a divergência de atributos é induzida ambientalmente, neste caso, selecionando aqueles indivíduos com tamanhos diferenciados (mas ainda presentes dentro da gama de fenótipos da espécie). Já a figura 3E demonstra o deslocamento de caracteres em sua fase evolutiva, no qual as populações em simpatria são bastante diferenciadas das formas alopatricas (Figura 3A), incluído valores de atributos que não estão presentes nas populações originais.

A partir de uma extrapolação do conceito original de deslocamento ecológico de caracteres surge o deslocamento de caracteres em toda a comunidade

(*community-wide character displacement*, Strong *et al.* 1979). Este conceito adaptado para o entendimento da organização das comunidades, prediz que dentro de uma mesma guilda ecológica (organismos que exploram a mesma classe de recursos de maneira similar, Root 1967), ostentam tamanhos médios dos corpos das espécies tendem a ser dispersos e mais uniformemente espaçados (*constant size ratio*; Hutchinson 1959) do que o esperado ao acaso. O tamanho do corpo está relacionado à utilização dos recursos alimentares, e, pelo menos em invertebrados, é também considerado importante para o desempenho dos indivíduos durante o forrageamento em diferentes tipos de microhábitats (Farji-Brener *et al.* 2004). Apesar de representarem diferentes escalas espaço-temporais, os mecanismos responsáveis pelo deslocamento de caracteres em toda comunidade podem ser tanto a limitação da similaridade, a diferenciação dos nichos ecológicos realizados, quanto a coevolução entre os competidores (Figura 3F, Brown *et al.* 2000, Dayan & Simberloff 2005).

Gotelli & Ellison (2002) e Sanders *et al.* (2007) sugerem que, dentre os invertebrados terrestres, as formigas representem um táxon ideal para se testar padrões de organização das comunidades a partir de atributos. Esses organismos, em geral, apresentam hábitos generalistas e existem muitas evidências de que as comunidades são largamente estruturadas pela competição. Nipperess & Beattie (2004) estudaram a organização de espécies de formigas do gênero *Rhytidoponera* na Austrália, e encontraram tamanhos de corpo uniformemente espaçados em escalas espaciais pequenas. Gotelli & Ellison (2002) encontraram, em escalas regionais, distribuições de tamanho de corpo aleatórias e/ou agregadas em florestas e pântanos na Nova Inglaterra (EUA), mas já em escalas locais formigas dos pântanos demonstraram tamanhos de corpo uniformemente distribuídos. Por outro lado, em florestas de Oregon e Califórnia (EUA) não foi detectada competição entre espécies – refletidas na distribuição do tamanho do corpo – em escalas locais, mas sim em escalas regionais (Sanders *et al.* 2007). Estes últimos autores também testaram efeitos do histórico de distúrbio nas áreas amostradas, verificando se áreas queimadas apresentavam padrões de organização diferenciados, visto que o fogo pode atuar como um agente “reiniciador” da organização local. No entanto não foram encontrados resultados significativos do efeito do distúrbio.

Assim, tanto o habitat, a partir dos filtros ambientais, quanto a competição podem atuar na organização das comunidades. Estas tendências paradoxais de convergência e divergência de atributos podem muitas vezes vir a obscurecer uma a outra, levando a um padrão difícil de discriminar, podendo ser considerado à primeira vista, aleatório. Decaëns *et al.* (2011) verificou ação conjunta destes fatores modelando assembléias de minhocas ao longo de um gradiente ambiental em pastagens na França: 1) o habitat e as limitações de dispersão atuaram como filtro ambiental, permitindo que somente espécies com pré-requisitos similares ocorressem nas assembléias, enquanto que 2) a competição entre espécies levou a dispersão de atributos morfológicos, limitando a composição de espécies.

Pillar *et al.* (2009) propõem um método para elucidar padrões de convergência e divergência em gradientes ecológicos abrangendo metacomunidades (conjunto de comunidades). O método envolve a análise de três matrizes de dados contendo atributos mensurados de unidades operacionais taxonômicas (OTUs – indivíduos, populações ou espécies, matriz **B**), suas ocorrências ou abundâncias relativas em comunidades (matriz **W**) e um ou mais fatores ecológicos ou propriedades ecossistêmicas (matriz **E**). Para avaliação de padrões de convergência de atributos, os dados em **B** são transferidos para o nível de comunidade pela multiplicação de **B'W**, resultando numa matriz **T**, cuja associação com a matriz **E** é avaliada pela correlação matricial  $\rho(\mathbf{TE})$  a partir de dissimilaridades ( $\mathbf{D}_T$  e  $\mathbf{D}_E$ ) calculadas a partir de **T** e **E** entre as comunidades. A correlação  $\rho(\mathbf{TE})$  mede a associação entre padrões de convergência de atributos nas comunidades e o fator ou propriedade ecossistêmica considerada. Para avaliação de padrões de divergência de atributos, a mudança de escala da matriz **B** para o nível de comunidades é obtida pela definição de uma matriz **U** de pertinência difusa (no intervalo de 0 a 1) das OTUs obtida a partir das similaridades entre OTUs quanto aos atributos. A multiplicação de **U** e **W** gera **X** ( $\mathbf{X} = \mathbf{U}'\mathbf{W}$ ). A associação da matriz **X** com a matriz **E** é avaliada pela correlação matricial  $\rho(\mathbf{XE})$  de forma análoga a  $\rho(\mathbf{TE})$ . A correlação parcial  $\rho(\mathbf{XE.T})$ , ou seja, a correlação entre  $\mathbf{D}_X$  e  $\mathbf{D}_E$  tendo sido removido o efeito da convergência de atributos ( $\mathbf{D}_T$ ), mede a associação entre padrões de divergência de atributos nas

comunidades e o efeito ecossistêmico considerado. Veja maiores explicações em Pillar *et al.* (2009).

## POR QUÊ?

O uso de atributos funcionais deve ser estimulado em ecologia, pois estes podem capturar dimensões chave da biodiversidade de uma maneira simplificada, abrangente e preditiva. Weiher & Keddy (1995) redefiniram o paradigma sobre a organização das comunidades introduzindo a idéia de que atributos, mais do que os ‘nomes dos táxons’, definem melhor as unidades fundamentais da biodiversidade. Desta forma, para a compreensão de padrões ecológicos, uma abordagem funcional seria suficiente. De acordo com Dollédec *et al.* (2000) e Gayraud *et al.* (2003), até mesmo níveis taxonômicos superiores de invertebrados (como família e gênero) podem fornecer descrição acurada da diversidade funcional de uma localidade, que por sua vez pode ser empregada para examinar padrões de resposta da comunidade sobre regimes de distúrbio, inclusive entre ecoregiões (Poff *et al.* 2006).

O monitoramento da biodiversidade sob o ponto de vista funcional complementa claramente os tradicionais indicadores taxonômicos (como riqueza, diversidade e equitabilidade de espécies), esclarecendo os resultados e permitindo uma visão mais completa dos efeitos de determinado distúrbio (Moretti *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010, Gerish *et al.* 2011). Por exemplo, Gerish *et al.* (2011) encontraram incremento da diversidade de espécies de besouros com o aumento da intensidade do distúrbio de inundação em ecossistemas campestres. No entanto, neste mesmo gradiente a diversidade funcional dos besouros decresceu. Ou seja, apesar de mais espécies, os locais mais perturbados apresentaram espécies mais similares funcionalmente entre si, provavelmente devido a ação de filtros ambientais (convergência).

## SERVIÇOS ECOSSISTÊMICOS

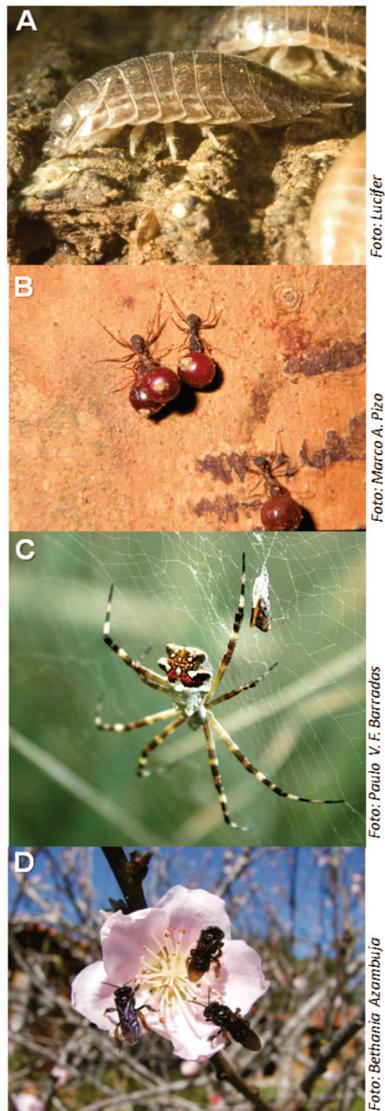
Há um consenso crescente de que o conhecimento da diversidade funcional dos organismos pode contribuir muito à gestão e avaliação dos serviços ambientais (Díaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002, de Bello *et al.* 2010b), uma vez que esta influencia

fortemente as propriedades ecossistêmicas (Hooper *et al.* 2005). Entende-se por serviços ambientais aqueles benefícios providos pelos ecossistemas à humanidade, contribuindo para deixar nossa vida tanto possível quanto agradável (Daily 1997, Díaz *et al.* 2005). Existem aqueles serviços produzidos pela regulação dos processos ecossistêmicos dos quais obtemos benefícios (polinização, herbivoria e controle de doenças e de pestes agrícolas), aqueles de suporte, os quais são necessários para a produção de todos os outros serviços (formação do solo, ciclagem de nutrientes e da água), serviços de provisionamento (alimentos, fibras, combustível, água fresca) e os culturais, que incluem recreação, valores estéticos, educacionais e espirituais. A biodiversidade pode afetar tanto direta quanto indiretamente vários destes serviços, e o seu valor econômico agregado é ainda altamente subestimado (Losey & Vaughan 2006, Kremen *et al.* 2007, Suding *et al.* 2008).

Atualmente, as plantas vasculares terrestres são os organismos mais bem estudados quanto a relação entre atributos funcionais e a provisão de serviços ambientais, seguido dos invertebrados terrestres (de Bello *et al.* 2010b). Tendo em vista a necessidade de compreender quais são as características chave dos organismos, em seus níveis tróficos, que contribuem para este fim, de Bello *et al.* (2010b) apresentam uma compilação do conhecimento já existente no tema para diversos organismos. Estes autores citam os invertebrados terrestres entre os principais organismos responsáveis pela fertilidade do solo e ciclagem de nutrientes, produtividade primária através da dispersão de sementes nas comunidades vegetais, controle biológico de pestes pela predação e polinização a partir das visitas florais, dentre outros (Figura 4AD). Interações entre espécies modelam estes serviços, e seus atributos funcionais estão diretamente envolvidos (Tabela 3).

**Tabela 3.** Serviços e processos ecossistêmicos influenciados por atributos de invertebrados terrestres. Modificado de de Bello *et al.* 2010b.  
*Table 3. Ecosystem services and processes influenced by terrestrial invertebrate traits. Modified from de Bello et al. 2010b.*

Serviços	Processos	Organismos	Atributos relevantes
A) Fertilidade do solo e ciclagem de nutrientes	Decomposição	Detritívoros (ex. Isopoda)	Tamanho do corpo Atividade de escavação Hábito alimentar Ecomorfologia
B) Produtividade primária	Dispersão de sementes	Granívoros (ex. Formicidae)	Tamanho do corpo Padrões de atividade diária Capacidade de forrageamento
C) Controle biológico	Regulação de pestes	Predadores (ex. Araneae)	Tamanho do corpo Mobilidade Hábito alimentar
D) Reprodução vegetal/ produção de cera e mel	Polinização	Polinizadores (ex. Hymenoptera)	Tamanho do corpo Comprimento da probóscide Hábito alimentar Distância de forrageamento



**Figura 4.** Invertebrados terrestres e serviços associados. (A) Detritivoria por *Balloniscus glaber* (Balloniscidae; Isopoda); (B) Remoção de frutos de *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae) por *Acromyrmex* sp. (Formicidae; Hymenoptera); (C) Predação de potenciais insetos-praga por *Argiope argentata* (Araneidae; Araneae); (D) Polinização de pessegueiro por abelhas sem ferrão (Hymenoptera).

**Figure 4.** Terrestrial invertebrates and associated services. (A) Detritivory by *Balloniscus glaber* (Balloniscidae; Isopoda); (B) *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae) fruits removal by *Acromyrmex* sp. (Formicidae; Hymenoptera); (C) Predation of potential pests by *Argiope argentata* (Araneidae; Araneae); (D) Polination of peach-tree by stingless bees (Hymenoptera).

A manutenção da fertilidade do solo e a ciclagem de nutrientes são serviços produzidos a partir do processo de decomposição da serapilheira (Lavelle *et al.* 1993, Gartner & Cardon 2004). Este processo é estimulado por diversos fatores, tanto abióticos, como a temperatura e a umidade locais, a composição química desta matéria orgânica, quanto bióticos, como os organismos que se alimentam do substrato. De uma maneira geral, os animais detritívoros, que incluem

os invertebrados como os isópodes (Figura 4A), diplópodes, minhocas, alguns besouros, colêmbolas e ácaros, consomem este material fragmentando-o e estimulando a ação dos decompositores (fungos e bactérias). Nas comunidades, a dissimilaridade funcional dos invertebrados detritívoros, mais do que sua riqueza de espécies *per se*, é apontada por modelar a perda de massa da serapilheira e a respiração do solo (Heemsbergen *et al.* 2004). Isso ocorre porque a redundância funcional é relativamente comum neste sistema (Andrén & Balandreau 1999, Setälä *et al.* 2005), e espécies funcionalmente dissimilares, isto é, com atributos funcionais contrastantes, podem mostrar interações sinérgicas no processo. Apesar do mesmo nível trófico, estes organismos podem apresentar diferentes atributos como tamanho de corpo, ecomorfologia, comportamentos e atividade de escavação (Tabela 3) afetando de modos distintos (e possivelmente complementares) a fragmentação da serapilheira. Entretanto, evidências desta facilitação podem ser contexto-específicas, e dependentes da qualidade e diversidade dos recursos alimentares disponíveis (veja Zimmer *et al.* 2005).

A dispersão de sementes para longe da planta mãe pode ser realizada abioticamente por fatores diversos (gravidade, vento, água) mas também por animais como as formigas (Figura 4B) e os besouros (Hughes & Westoby 1992, D'hondt *et al.* 2008). Este processo é apontado como um importante serviço ambiental responsável pela distribuição e abundância de muitas espécies vegetais nos ecossistemas terrestres, aumento da diversidade genética e da produtividade primária (Holldobler & Wilson 1990, Wenny *et al.* 2001). Formigas podem ser granívoras e levar sementes diretamente para o interior dos seus ninhos para consumo próprio (algumas plantas inclusive atraem formigas através do elaiosoma de sementes, Wenny *et al.* 2001), das quais, algumas podem sobreviver e germinar (Hughes & Westoby 1992). Besouros rola-bosta (Scarabaeidae), por outro lado, contribuem para a dispersão através da movimentação e/ou enterro de fezes de vertebrados que consumiram sementes (D'hondt *et al.* 2008). O panorama geral do serviço de dispersão de sementes de um ecossistema depende diretamente dos organismos envolvidos no processo e de seus atributos funcionais, como o tamanho do corpo, a capacidade de forrageamento e seus padrões de atividades diárias (de Bello *et al.* 2010b, Tabela 2).

Por exemplo, tamanhos de corpo grande poderiam permitir o transporte de sementes maiores ou a movimentação de maiores pelotas fecais por maiores distâncias.

O controle biológico de pragas e pestes em ambientes agrícolas é um serviço que oferece benefícios econômicos e ambientais permitindo a manutenção dos rendimentos do homem sem o uso agressivo dos pesticidas no ambiente (Bianchi *et al.* 2009). Para isso, no entanto, a paisagem deve apresentar um nível mínimo de complexidade estrutural (Sunderland & Samu 2000), com mosaicos de culturas agrícolas e ambientes naturais, fornecendo habitat adequado para predadores naturais. Aranhas (Figura 4C) representam um grupo predador com complementaridade funcional na captura de presas (Díaz *et al.* 2005). Elas apresentam guildas relativamente bem definidas ocupando diversos microhabitats (Cardoso *et al.* 2011) e, por isso, podem preda eficientemente desde gafanhotos a afídeos (Maloney *et al.* 2003). Há espécies que movimentam-se ativamente na vegetação e no solo; algumas capturam por espreita e emboscada permanecendo à espera de suas presas em flores e vegetação; outras usam teias orbiculares, tridimensionais, em forma de lençol ou funil para este fim (Romero & Vasconcellos-Neto 2007). As diferentes estratégias alimentares, refletidas por diferenciados atributos funcionais (Tabela 3), podem garantir a eficiência do serviço em agroecossistemas.

De maneira similar ao controle biológico, a polinização das culturas agrícolas também depende de oferta de habitat adequado aos polinizadores na paisagem (Isaacs *et al.* 2008). Como grande parte das frutas e legumes requer polinização, este processo é considerado crucial à nutrição humana (Díaz *et al.* 2005). A polinização, que representa a transferência de pólen entre flores, ligada à reprodução sexual das plantas, encontra nos invertebrados terrestres agentes importantes (ex. abelhas, besouros, moscas, borboletas e mariposas). Vespas e abelhas estão entre os principais polinizadores (Figura 4C), e sabe-se que o aumento do seu tamanho corporal aumenta significativamente a sua distância de forrageamento (Greenleaf *et al.* 2007). Este atributo determina a escala espacial na qual as abelhas podem oferecer o serviço, influenciando a estrutura genética e

estrutural das populações vegetais naturais, e também a produtividade nas culturas agrícolas.

A ação do homem no planeta, seja pela fragmentação, degradação, destruição de habitats naturais e criação de outros efeitos antrópicos, leva a uma simplificação e empobrecimento dos sistemas naturais complexos, afetando a biodiversidade e seus serviços produzidos (Chapin *et al.* 2000, Hooper *et al.* 2005). A perda e a modificação da diversidade de espécies - seja no número de espécies, na sua abundância relativa, na composição ou nas interações entre as espécies - refletem em mudanças na diversidade funcional, a qual é apontada como determinante no funcionamento dos ecossistemas (Chapin *et al.* 2000, Hassan *et al.* 2005). Neste sentido, para melhor compreender como a dinâmica de uma comunidade que sofreu distúrbio irá influenciar suas funções, monitoramentos devem contemplar os seguintes aspectos: (1) como a comunidade responde a mudança, a partir de **atributos-resposta** e (2) como esta comunidade alterada afeta os processos, através dos **atributos-efeito** (Suding *et al.* 2008, Minden & Kleyer 2011). Um exemplo clássico deste tipo de monitoramento com artrópodes é o trabalho de Larsen *et al.* (2005) que demonstra que a intensificação da agricultura leva ao declínio da função de polinização. Os autores classificaram o tamanho corporal de abelhas tanto como um atributo resposta quanto como efeito pois, diante do gradiente de perturbação, o mesmo foi positivamente correlacionado com a probabilidade de extinção (resposta) e com a eficiência de polinização (efeito). Abelhas maiores, polinizadoras mais eficientes, são aquelas com maior risco de extinção frente ao incremento agrícola.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar de sua importância intrínseca e, especialmente, de ordem ecológico-econômica, as pesquisas com atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia estão apenas iniciando. Assim como para plantas (Cornelissen *et al.* 2003) e invertebrados aquáticos (Vieira *et al.* 2006), é fundamental a definição de protocolos padronizados para coleta dos atributos nos diferentes grupos. A variabilidade dos atributos nos indivíduos, pertencentes às diferentes classes etárias e

sexo, dentro das espécies, devem ser levadas em consideração na obtenção de dados e análises para melhor representar a realidade do ecossistema (de Bello *et al.* 2011). Os esforços devem ser direcionados ao entendimento da organização das comunidades e para a busca da caracterização daqueles atributos que respondem a distúrbios e influenciam processos e serviços ecossistêmicos. Contudo, cabe salientar que este novo enfoque não representa uma substituição aos tradicionais índices taxonômicos, e sim um complemento aos mesmos no monitoramento da biodiversidade (Vandewalle *et al.* 2010). A avaliação de mudanças na composição funcional das comunidades em conjunto com a composição de espécies pode ser um grande passo em direção ao entendimento da relação entre padrões ecológicos, práticas de manejo e produção de serviços ecossistêmicos (Mason *et al.* 2005, Petchey *et al.* 2007).

**AGRADECIMENTOS:** Este estudo contou com apoio da CAPES.

## REFERÊNCIAS

- ANDRÉN, O. & BALANDREAU, J. 1999. Biodiversity and soil functioning- From black box to can of worms? *Applied Soil Ecology*, 13: 105-108, [http://dx.doi.org/10.1016/S0929-1393\(99\)00025-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0929-1393(99)00025-6)
- BARRATT, B.I.P.; DERRAIK, J.G.B.; RUFAUT, C.G.; GOODMAN, A.J. & DICKINSON, K.J.M. 2003. Morphospecies as a substitute for Coleoptera species identification, and the value of experience in improving accuracy. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 33: 583-590, <http://dx.doi.org/10.1080/03014223.2003.9517746>
- BERG, M.P. & ELLERS, J. 2010. Trait plasticity in species interactions: a driving force of community dynamics. *Evolutionary Ecology*, 24: 617-629, <http://dx.doi.org/10.1007/s10682-009-9347-8>
- BIANCHI, F.J.; BOOIJ, C.J. & TSCHARNTKE, T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society*, 273: 1715-1727, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- BOTTA-DUKÁT, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16: 533-540, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- BRANDÃO, C.R.F.; CANCELLO, E.M. & YAMAMOTO, C.I. 2003. Invertebrados terrestres. Pp. 1-64. In: T.M. Lewinsohn (org.). Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira. Sumário Executivo. MMA, Brasília, DF. 520p.
- BROWN, W.L., JR. & WILSON, E.O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*, 5: 49-64, <http://dx.doi.org/10.2307/2411924>
- BROWN, J.H.; FOX, B.J. & KELT, D.A. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *American Naturalist*, 156: 314-321, <http://dx.doi.org/10.1086/303385>
- CAMPOS, L.A.; BERTOLIN, T.B.P.; TEIXEIRA, R.A. & MARTINS, F.S. 2009. Diversidade de Pentatomoidea (Hemiptera, Heteroptera) em três fragmentos de Mata Atlântica no sul de Santa Catarina. *Iheringia*, 99: 165-171, <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212009000200008>
- CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUÉ, R. & CODDINGTON, J.A. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *Plos One*, 6: 1-10, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0021710>
- CARLUCCI, M.B.; STREIT, H.; DUARTE, L.D.S. & PILLAR, V.D. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree saplings communities. *Journal of Vegetation Science* (accepted).
- CHAPIN, F.S., III; ZAVELETA, E.S.; EVINER, V.T., NAYLOR, R.L.; VITOUSEK, P.M.; LAVOREL, S.; REYNOLDS, H.L.; HOOPER, D.U.; SALA, O.E.; HOBBIE, S.E.; MACK, M.C. & DIAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242, <http://dx.doi.org/10.1038/35012241>
- CIANCIARUSO, M.V.; BATALHA, M.A.; GASTON, K.J. & PETCHY, O.L. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90: 81-89, <http://dx.doi.org/10.1890/07-1864.1>
- CONNELL, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723, <http://dx.doi.org/10.2307/1933500>
- 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. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits

- worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380, <http://dx.doi.org/10.1071/BT02124>
- CORRÊA, M.M.; FERNANDES, W.D. & LEAL, I.R. 2006. Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em capões do Pantanal Sul Matogrossense: Relações entre riqueza de espécies e complexidade estrutural da área. *Neotropical Entomology*, 35: 724-730.
- DAILY, G.C. 1997. *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington, DC. 392p.
- DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*, 8: 875-894, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00791.x>
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; ALBERT, C.H.; THUILLER, W.; GRIGULIS, K.; DOLEZAL, J.; JANEČEK, Š. & LEPŠ, J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 163-174, <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>
- DE BELLO, F.; LAVERGNE, S.; MEYNARD, C.N.; LEPŠ, J. & THUILLER, W. 2010a. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21: 992-1000, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; HARRINGTON, R.; CORNELISSEN, J.H.C.; BARDGETT, R.D.; BERG, M.P.; CIPRIOTTI, P.; FELD, C.K.; HERING, D.; DA SILVA, P.M.; POTTS, S.G.; SANDIN, L.; SOUSA, J.P.; STORKEY, J.; WARDLE, D.A. & HARRISON, P.A. 2010b. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2873-2893, <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- DECAËNS, T.; MARGERIE, P.; RENAULT, J.; BUREAU, F.; AUBERT, M. & HEDDE, M. 2011. Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*, 37: 212-219, <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2011.02.004>
- DERRAIK, J.G. B.; CLOSS, G.P.; DICKINSON, K.J.M.; SIRVID, P.; BARRATT, B.A.I.P. & PATRICK, B.H. 2002. Arthropod morphospecies versus taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology*, 16: 1015-1023, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00358.x>
- D'HONDT, B.; BOSSUYT, B.; BONTE, D. & HOFFMANN, M. 2008. Dung beetles as secondary seed dispersers in a temperate grassland. *Basic and applied Ecology*, 9: 542-549, <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.002>
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 543p.
- DÍAZ, S. & M. CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 646-655, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- DÍAZ, S.; TILMAN, D.; FARGIONE, J.; CHAPIN, F.I.; DIRZO, R.; KITZBERGER, T.; GEMMILL, B.; ZOBEL, M.; VILÁ, M.; MITCHELL, C.; WILBY, A.; DAILY, G.C.; GALETTI, M.; LAURANCE, W.F.; PRETTY, J.; NAYLOR, R.L.; POWER, A. & HARVELL, D. 2005. Biodiversity regulation of ecosystem services. Pp. 297-329. In: R. Hassan, R. Scholes & N. Ash (eds.). *Ecosystems and human well-being: Current state and trends: Findings of the condition and trends working group*. Island Press, Washington, D.C. 948p.
- DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K. & ROBSON, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS*, 104: 20684-20689, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- DOLLÉDEC, S.; OLIVIER, J.M. & STATZNER, B. 2000. Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie*, 148: 25-43.
- FARJI-BRENER, A.G.; BARRANTES, G. & RUGGIERO, A. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos*, 104: 165-171, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12740.x>
- FUSSMANN, G.F.; LOREAU, M. & ABRAMS, P.A. 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, 21: 465-477, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x>
- GANHO, N.G. & MARINONI, R.C. 2005. A diversidade inventarial de Coleoptera (Insecta) em uma paisagem antropizada do Bioma Araucária. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 535-543, <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262005000400014>
- GARDINER, M.M.; LANDIS, D.A.; GRATTON, C.; DIFONZO, C.D.; O'NEAL, M.; CHACON, J.M., WAYO, M.T.; SCHMIDT, N.P.; MUELLER, E.E. & HEIMPEL, G.E. 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19: 143-154, <http://dx.doi.org/10.1890/07-1265.1>

- GARNIER, E.; CORTEZ, J., BILLES, G., NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C. & TOUSSAINT, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630-2637, <http://dx.doi.org/10.1890/03-0799>
- GARTNER, T.B. & CARDON, G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12738.x>
- GAUCHERAND, S. & LAVOREL, S. 2007. New method for rapid assessment of the functional composition of herbaceous plant communities. *Austral Ecology*, 32: 927-936, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01781.x>
- GAYRAUD, S.; STATZNER, B.; BADY, P.; HAYBACH, A.; SCHÖLL, F.; USSEGLIO-POLATERA, P. & BACCHI, M. 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, 48: 2045-2064, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01139.x>
- GERISCH, M.; AGOSTINELLI, V.; HENLE, K. & DZIOCK, F. 2011. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19749.x>
- GIACOMINI, H.C. 2007. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazônica*, 37: 431-446, <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672007000300015>
- GOTELLI, N.J. & ELLISON, A.M. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99: 591-599, <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11734.x>
- GREENLEAF, S.S.; WILLIAMS, N.M.; WINFREE, R. & KREMEN, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153: 589-596, <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- GUNNARSSON, B. 2008. Bird predation on spiders: ecological mechanisms and evolutionary consequences. *The journal of Arachnology*, 35: 509-529, <http://dx.doi.org/10.1636/RT07-64.1>
- HAMMOND, P.M. 1992. Species inventory. Pp.17-39. In: B. GROOMBRIDGE (ed.). *Global biodiversity: status of the Earth's living resources*. Chapman and Hall, London, UK.450p.
- HASSAN, R.; SCHOLLES, R. & ASH, N. 2005. *Ecosystems and human well-being: Current state and trends: Findings of the condition and trends working group*. Island Press, Washington, D.C. 948p.
- HEAD, G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). *Evolution*, 49: 776-781, <http://dx.doi.org/10.2307/2410330>
- HEEMSBERGEN, D.A.; BERG, M.P.; LOREAU, M.; VAN HAL, J.R.; FABER, J.H. & VERHOEF, H.A. 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306: 1019-1020, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1101865>
- HOOOPER, 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. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 71: 3-35, <http://dx.doi.org/10.1890/04-0922>
- HOLLDÖBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 732p.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 375p.
- HUGHES, L. & WESTOBY, M. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, 73: 1285-1299, <http://dx.doi.org/10.2307/1940676>
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159, <http://dx.doi.org/10.1086/282070>
- HUTTON, J.M. & LEADER-WILLIAMS, N. 2003. Sustainable use and incentive-driven conservation: realigning human and conservation interests. *Oryx*, 37: 215-226, <http://dx.doi.org/10.1017/S0030605303000395>
- ISAACS, R.; TUELL, J.; FIEDLER, A.; GARDINER, M.M. & LANDIS, D. 2009. Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and Environment*, 7: 196-203, <http://dx.doi.org/10.1890/080035>
- KAWANO, K. 2003. Character displacement in Stag Beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96: 503-511, [http://dx.doi.org/10.1603/0013-8746\(2003\)096\[0503:CDISBC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0503:CDISBC]2.0.CO;2)
- KRELL, F. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies - pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting.

- Biodiversity and Conservation*, 13: 795-812, <http://dx.doi.org/10.1023/B:BIOC.0000011727.53780.63>
- KREMEN, C.; WILLIAMS, N.M.; AIZEN, M.A.; GEMMILL-HERREN, B.; LEBUHN, G.; MINCKLEY, R.; PACKER, L.; POTTS, S.G.; ROULSTON, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; VÁZQUEZ, P.D.; WINFREE, R.; ADAMS, L.; CRONE, E.E.; GREENLEAF, S.S.; KEITT, T.H.; KLEIN, A.M.; REGETZ, J. & RICKETTS, J.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10: 299-314, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- LANDIS, D.A.; GARDINER, M.M.; VAN DER WERFB, W. & SWINTONC, S.M. 2008. Increasing corn for biofuel production reduces biocontrol services in agricultural landscapes. *PNAS*, 105: 20552-20557, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0804951106>
- LARSEN, T.H.; WILLIAMS, N.M. & KREMEN, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8: 538-547, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x>
- LAVELLE, P.; BLANCHART, E.; MARTIN, A.; MARTIN, S.; BAROIS, S.; TOUTAIN, F.; SPAIN, A. & SCHAEFER, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in the terrestrial ecosystem- Application to soil in the humid tropics. *Biotropica*, 25: 130-150, <http://dx.doi.org/10.2307/2389178>
- LAVOREL, S. & GARNIER, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- LEPŠ, J.; DE BELLO, F.; LAVOREL, S. & BERMAN, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78: 481-501.
- LOMOV, B.; KEITH, D.A. & HOCHULI, D.F. 2009. Linking ecological function to species composition in ecological restoration: Seed removal by ants in recreated woodland. *Austral Ecology*, 34: 751-760, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01981.x>
- LOSOS, J.B. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS*, 97: 5693-5695, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.97.11.5693>
- LOSEY, J.E. & VAUGHAN, M. 2006. The economic value of ecological services provide by insects. *Bioscience*, 56: 311-326, [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:TEVOES\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2)
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385, <http://dx.doi.org/10.1086/282505>
- MAKKONEN, M.; BERG, M.P.; VAN HAL, J.R.; CALLAGHAN, T.V.; PRESS, M.C. & AERTS, R. 2011. Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology & Biochemistry*, 43: 377-384, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.004>
- MALONEY, D.; DRUMMOND, F.A. & ALFORD, R. 2003. Spider predation in agroecosystems: Can spiders effectively control pest populations? Maine Agricultural and Forest Experiments Station, *Technical Bulletin*, 190.
- MARINONI, R.C.; GANHO, N.G.; MONNÉ, M.L. & MERMUDES, J.R.M. 2003. *Hábitos alimentares em Coleoptera (Insecta)*. Holos Editora, Riberão Preto, SP. 64p.
- 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: 112-118, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- MCGILL, B.J.; ENQUIST, B.J.; WEIHER, E. & WESTOBY, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 178-185, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- MINDEN, V. & KLEYER, M. 2011. Testing the effect-response framework: key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *Journal of Vegetation Science*, 22: 387-401, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01272.x>
- MORETTI, M.; DE BELLO, F.; ROBERTS, S.P.M. & POTTS, S.G. 2009. Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology*, 78: 98-108, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01462.x>
- NIPPERESS, D.A. & BEATTIE, A.J. 2004. Morphological dispersion of *Rhytidoponera* assemblages: the importance of spatial scale and null model. *Ecology*, 85: 2728-2736, <http://dx.doi.org/10.1890/03-0741>
- OLIVER, I. & BEATTIE, A.J. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10: 99-109, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010099.x>
- PAINE, C.E.T.; BARALOTO, C.; CHAVE, J. & HÉRAULT, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological

- constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120: 720-727, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19110.x>
- PARR, L.; ANDERSEN, A.N.; CHASTAGNO, C. & DUFFAUD, C. 2007. Savanna fires increase rates and distances of seed dispersal by ants. *Oecologia*, 151: 33-41, <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-006-0570-5>
- PETCHEY, O.L.; EVANS, K.L.; FISHBURN, I.S. & GASTON, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76: 977-985, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01271.x>
- PFENNIG, D.W.; RICE, A.M. & MARTIN, R.A. 2006. Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology*, 87: 769-779, <http://dx.doi.org/10.1890/05-0787>
- PFENNIG, D.W. & PFENNIG, K.S. 2010. Character displacement and the origins of diversity. *The American Naturalist*, 176: S22-S44, <http://dx.doi.org/10.1086/657056>
- PILLAR, V.D.; DUARTE, L.D.S.; SOSINSKI, E.E. & JONER, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05666.x>
- PINHEIRO, M.; ESPINDOLA, B.A.; HARTE-ARQUES, B. & MIOTTO, S.T.S. 2008. Floral resources used by insects in a grassland community in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 3: 469-489.
- PODANI, J. 2000. *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 407p.
- PODGAISKI, L.R.; OTT, R.; RODRIGUES, E.N.L.R.; BUCKUP, E.H. & MARQUES, M.A.L. 2007. Araneofauna (Arachnida; Araneae) do Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 7: 197-212, <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032007000200023>
- POFF, N.L.; OLDEN, J.D.; VIEIRA, N.K.M.; FINN, D.S.; SIMMONS, M.P. & KONDRATIEFF, B.C. 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: trait-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 730-755, [http://dx.doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)025\[0730:FTN ONA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1899/0887-3593(2006)025[0730:FTN ONA]2.0.CO;2)
- REDAK, R.A. 2000. Arthropods and multispecies habitat conservation plans: Are we missing something? *Environmental Management*, 26: 97-107, <http://dx.doi.org/10.1007/s002670010065>
- RIBERA, I.; DOLÉDEC, S.; DOWNIE, I.S. & FOSTER, G.N. 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82: 1112-1129, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1112:EOLDAS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1112:EOLDAS]2.0.CO;2)
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350, <http://dx.doi.org/10.2307/1942327>
- ROMERO, G.Q. & VASCONCELLOS-NETTO, J. 2007. Aranhas sobre plantas: dos comportamentos de forrageamentos às associações específicas. Pp. 67-87. In: M.O. Gonzaga, A.J. Santos & H.F. Japyanssú (orgs.). *Ecologia e comportamento de aranhas*. Interciência, Rio de Janeiro, RJ. 400p.
- SANDERS, N.J.; GOTELLI, N.J.; WITTMAN, S.E.; RATCHFORD, J.S.; ELLISON, A.M. & JULES, E.S. 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography*, 34: 1632-1641, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01714.x>
- SCHOWALTER, T.D. 2006. *Insect Ecology: an ecosystem approach*. Academic Press, San Diego, CA. 572p.
- SETÁLÁ, H.; BERG, M. & JONES, T.H. 2005. Trophic structure and functional redundancy in soil communities. Pp. 236-249. In: R.D. Bardgett, D.W. Hopkins & M. Usher (eds.). *Biological diversity and function in soils*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 428p.
- SCHLUTER, D. & MCPHAIL, J.D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *American Naturalist*, 140: 85-108, <http://dx.doi.org/10.1086/285404>
- SILVA, R.R. & BRANDÃO, C.R.F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80: 107-124, <http://dx.doi.org/10.1890/08-1298.1>
- STRONG, D.R.; SZYSKA, L.A. & SIMBERLOFF, D. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913, <http://dx.doi.org/10.2307/2407653>
- SUDING, K.N.; LAVOREL, S.; CHAPIN, F.S., III; CORNELISSEN, J.H.C.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; GOLDBERG, D.; HOOPER, D.U.; JACKSON, S.T. & NAVAS, M. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14: 1-16, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>

- SUNDERLAND, K.D. & SAMU, F. 2000. Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 1-13, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00635.x>
- TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBÖRGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M. & JELTSCH, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92, <http://dx.doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- TSCHARNTKE, T.; KLEIN, A.M.; KRUESS, A.; STEFFAN-DEWENTER, I. & THIES, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity -ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8: 857-874, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- UCHMANSKI, J. 1999. What promotes persistence of a single population: an individual-based model. *Ecological Modelling*, 115: 227-241, [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00179-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00179-3)
- UCHMANSKI, J. 2000. Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos*, 90: 539-548, <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900312.x>
- VANDEWALLE, M.; DE BELLO, F.; BERG, M.P.; BOLGER, T.; DOLÉDEC, S.; DUBS, F.; FELD, C.K.; HARRINGTON, R.; HARRISON, P.A.; LAVOREL, S.; MARTINS DA SILVA, P.; MORETTI, M.; NIEMELÄ, J.; SANTOS, P.; SATTLER, T.; SOUSA, J.P.; SYKES, M.T.; VANBERGEN, A.J. & WOODCOCK, B.A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2921-2947, <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- VIEIRA, N.K.M.; POFF, N.L.; CARLISLE, D.M.; MOULTON, S.R.; KOSKI, M.L. & KONDRATIEFF, B.C. 2006. *A database of lotic invertebrate traits for North America*. U.S. Geological Survey Data Series 187, US Department of the Interior, Reston, Virginia. 15p.
- WARDLE, D.A. 1999. How soil food webs make plants grow. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 418-420, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01640-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01640-7)
- WEIHER, E. & KEDDY, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74: 159-165, <http://dx.doi.org/10.2307/3545686>
- WEIHER, E. & KEDDY, P.A. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. Pp. 251-271. *In: E. Weiher & P. Keddy (eds.). Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 418p.
- WENNY, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 51-74.
- WHITMAN, D.W. & AGRAWAL, A.A. 2009. What is phenotypic plasticity and Why is it important? Pp. 1-63. *In: D.W. Whitman & T.N. Ananthakrishnan (eds.). Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences*. Science Publishers, Enfield, NH. 894p., <http://dx.doi.org/10.1201/b10201-2>
- ZIMMER, M.; KAUTZ, G. & TOPP, W. 2005. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology*, 19: 7-16, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00926.x>

Submetido em 01/09/2011

Aceito em 07/12/2011