

DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COMUNIDADES: DISCUSSÕES CONCEITUAIS E IMPORTANTES AVANÇOS METODOLÓGICOS

Analice Maria Calaça^{1,2} & Carlos Eduardo Viveiros Grelle^{2}*

¹ Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Ilha do Fundão, Caixa Postal 68020, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 21941-590

² Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Laboratório de Vertebrados, Ilha do Fundão, Caixa Postal 68020, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 21941-590
E-mails: analicecalaca@gmail.com, grellece@biologia.ufrj.br

RESUMO

A diversidade funcional é um dos componentes da biodiversidade que leva em conta as diferenças morfológicas, ecológicas e comportamentais entre as espécies e indivíduos e tem sido considerada uma importante medida para avaliar a influência das espécies nos processos ecológicos. Nosso objetivo foi fazer uma análise geral sobre os artigos conduzidos com o termo “Functional Diversity” para avaliar como a ciência no âmbito da diversidade funcional está estruturada ao longo do tempo, os principais métodos utilizados e os processos ecológicos abordados. Foram avaliados 415 artigos dentro das especificações de interesse, aos quais Estados Unidos, França e Alemanha foram os países com maior concentração de pesquisas com diversidade funcional. Na América do Sul, o Brasil liderou as pesquisas, com 48% dos artigos. Cerca de 43% dos trabalhos analisados não justificaram a escolha dos atributos com base no processo do ecossistema em questão, possivelmente por que muitos são de regras de montagem, que não avaliam a diversidade funcional na perspectiva do funcionamento do ecossistema. Dos trabalhos em que foi possível verificar os padrões e processos do ecossistema, aqueles que tratavam de aquisição de recursos representaram a maioria, seguido pelos de interações biológicas, aqui consideradas como um processo do ecossistema. Em relação às abordagens, foi possível observar um aumento na complexidade dos assuntos ao longo dos anos com diferentes aspectos analisados. Frente a todas as discussões metodológicas, foi possível verificar um número crescente de artigos sobre o tema e a incorporação de novos enfoques que têm contribuído para o aumento do conhecimento dos padrões que geram e mantêm a biodiversidade e sua relação com os processos do ecossistema.

Palavras-chave: atributos funcionais; entropia quadrática; grupos funcionais; índice de diversidade funcional; processos do ecossistema.

ABSTRACT - REVIEW ON STUDIES CONDUCTED WITH FUNCTIONAL DIVERSITY

Functional diversity is a component of biodiversity that takes into account the differences in morphology, ecology and behavior between species and individuals, and has been considered an important measure to evaluate the influence of species in ecological processes. Thus, the study aimed to make a general assessment of the articles with the term “Functional Diversity” to evaluate how science in the context of functional diversity is structured over time, what are the approaches, the main methods used and the ecological processes discussed. Were evaluated 415 articles within the specifications of interest, to which the United States, France and Germany were the countries with the highest concentration of research with functional diversity. In South America, Brazil led the research, with 48% of the articles. Approximately 43% of the reviewed articles did not justify the choice of the attributes based on the process of the ecosystem in question. With regard the patterns and ecosystem processes, those that dealt with resource acquisition accounted for the majority, followed by biological interactions. We observed an increase in the complexity of the issues over the years with different aspects analyzed. Even with all the methodological discussions, we found an increasing number of articles with the subject and incorporating new approaches that have contributed to the increased of knowledge of the patterns that generate and maintain biodiversity and its relationship to ecosystem processes.

Keywords: ecosystem processes; functional diversity indices; functional groups; functional traits; Rao’s quadratic entropy.

INTRODUÇÃO

A biodiversidade é um conceito amplo que abrange variações entre as espécies, dentro de seus genótipos e fenótipos, além de variações espaciais e temporais nas comunidades e ecossistemas. Assim, é formada por vários componentes, sendo a riqueza e a diversidade os mais usados em estudos ecológicos (Gaston 1996, Purvis & Hector 2000, Magurran 2004). Entretanto, essas medidas partem do pressuposto de que todas as espécies e indivíduos são equivalentes em seus papéis ecológicos, mas há amplo suporte de que diferentes organismos desempenham diversificadas funções em seu ambiente (Grime 1998, Lawton 1994). Consequentemente, por estes componentes não considerarem as diferenças morfológicas, ecológicas e comportamentais entre espécies, não são bons parâmetros para medir processos ou a influência de distúrbios, ao contrário do argumento crescente e do estudo moderno da diversidade funcional (Ernst *et al.* 2006, Villéger *et al.* 2010).

Dentre os inúmeros conceitos de diversidade funcional, o mais utilizado foi proposto por Tilman (2001) e se refere ao valor e a amplitude dos atributos que influenciam no funcionamento do ecossistema, permitindo, desse modo, a incorporação das diferenças nos papéis desempenhados pelas espécies e suas contribuições para as relações de diversidade e funcionamento do ecossistema (Díaz & Cabido 2001). Esse conceito é voltado para a diversidade relacionada à produtividade ambiental, onde supostamente ambientes com maior diversidade de espécies funcionariam de maneira mais efetiva em termos do aumento das taxas dos processos (Tilman 2001). Outro aspecto utilizado para definir a diversidade funcional, abrange o conceito de regras de montagem de comunidades (Keddy 1992), sendo a diversidade funcional resultado das diferenças nos atributos das espécies que permitem a sua coexistência mediada pela complementaridade no uso de recursos e diferenciação dos nichos. Quanto maior a diferenciação, maior é a complementaridade e o uso efetivo dos recursos (MacArthur & Levins 1967, Díaz *et al.* 1998, Petchey & Gaston 2002a, Mouillot *et al.* 2007).

Atualmente, existe amplo debate sobre os mecanismos que permeiam as relações entre

diversidade e funcionamento do ecossistema e a maneira mais adequada de se calcular diversidade funcional (Tilman *et al.* 1997, Tilman 2001, Hooper *et al.* 2005). Seu ponto mais crítico está relacionado à escolha adequada dos atributos (Petchey & Gaston 2006), que devem estar diretamente ligados a funções de interesse e dos objetivos do trabalho (Petchey & Gaston 2006, Cadotte *et al.* 2009, Mouchet *et al.* 2010, Lavorel *et al.* 2013, Rosado *et al.* 2013) e, quando relacionados com gradientes ambientais, devem ter uma grande probabilidade de serem afetados pelo gradiente (Cianciaruso *et al.* 2009a, Albert *et al.* 2010, Laughlin *et al.* 2011).

A definição de atributos também deve ser explícita e clara. Violle *et al.* (2007) propõem que os atributos individuais devam ser tratados de maneira distinta (considerados como atributos funcionais ou “traits”, em inglês) e com terminologias diferentes daqueles que envolvam populações (que eles recomendam utilizar “parâmetros demográficos”) ou comunidades (“propriedades”). Portanto, os atributos funcionais são definidos como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em nível individual, e seus valores—atributos—, obtidos em qualquer lugar e tempo, sendo, variáveis. Como esses aspectos nem sempre são dissociados, uma vez que os trabalhos utilizam múltiplas definições (Violle *et al.* 2007), e considerando que grande parte dos atributos são obtidos da literatura e dificilmente são medidos no local, os atributos são aqui tratados como os atributos funcionais, na definição de Violle *et al.* (2007).

A quantidade de atributos também pode ser importante para a análise (Hillebrand & Matthiessen 2009). Para alguns índices, quanto maior o número de atributos utilizados, mais linear tende a ser a relação entre a riqueza e a diversidade funcional, indicando maior contribuição individual das espécies (Petchey & Gaston 2002a). O contrário também pode ser observado: quanto menor o número de atributos, mais similares são as espécies na comunidade e maior sua redundância funcional (Díaz & Cabido 2001, Strauß *et al.* 2010). Portanto, a variação no número de atributos, pode gerar resultados contrastantes (Petchey & Gaston 2002a, Lohbeck *et al.* 2012). O número de atributos também tende a direcionar a escolha adequada do índice funcional a ser utilizado, já que

existem aqueles que levam em conta um único atributo, defendido por alguns autores como a melhor maneira para se medir a relação diversidade e funcionamento do ecossistema (Ricotta & Moretti 2011) e aqueles que medem, especificamente, múltiplos atributos simultaneamente (Mouchet *et al.* 2010).

Ainda considerando os atributos, outro ponto importante é o peso e a padronização para cada um dentro da análise, principalmente quando possuem unidades de medidas diferentes. As matrizes de atributos têm sido padronizadas para média zero e desvio-padrão de 1, mas o peso e importância de cada atributo é arbitrário e questionável (Leps *et al.* 2006, Petchey & Gaston 2006). E ainda, vários conjuntos de dados possuem atributos com diferentes unidades e tipos de variáveis incluindo categóricas, quantitativas e semi-quantitativas (Podani & Schmera 2006) a partir do qual tem sido sugerido a utilização da medida de Gower, que pode ser usada para matriz com dados mistos e ausentes (Podani & Schmera 2006, Pavoine *et al.* 2009).

Além da escolha dos atributos, a utilização do índice adequado para medir a diversidade funcional é outro fator crítico a ser considerado e tema de intensas discussões dentro do campo da ecologia funcional. A influência da riqueza das espécies sobre os índices, o número e o tipo de atributos, as medidas de distância e agrupamento utilizadas são fatores que podem exercer influência nos resultados (Podani & Schmera 2006, Petchey & Gaston 2007, 2009, Poos *et al.* 2009, Mouchet *et al.* 2010, Schleuter *et al.* 2010). Os índices qualitativos e quantitativos utilizados para medir a diversidade funcional têm surgido e sido aprimorados desde a década de 90 e podem ser baseados em riqueza de grupos funcionais (FGR), matrizes de distância (FAD), agrupamento hierárquico (FD) e posição das espécies no espaço funcional (FDis; Mouchet *et al.* 2010).

Os primeiros índices criados para mensurar a diversidade funcional foram baseados em número de grupos e/ou guildas funcionais presentes nas comunidades (Lavorel *et al.* 1997). Essas medidas podem ser definidas a partir de critérios *a priori*, geralmente utilizando alguma classificação de similaridade arbitrária entre os membros ou os grupos podem ser formados a partir de técnicas multifuncionais

a posteriori, como o FGR (Petchey 2004), que tem sido considerada mais robusta e com maior poder exploratório (Petchey 2004, Wright *et al.* 2006). Embora a categorização de espécies dentro de grupos funcionais permita a generalização dos resultados (Blaum *et al.* 2011) esse método tem várias desvantagens. A primeira é que os critérios empregados para classificar as espécies em grupos funcionais tanto *a priori* quanto *a posteriori* são arbitrários. Esse tipo de classificação se baseia em diferenças nas comunidades, assumindo que as espécies dentro de um grupo são similares funcionalmente e dissimilares daquelas classificadas dentro de outros grupos (Petchey 2004). O nível dessas diferenças também é assumido de maneira arbitrária, assim como o nível de corte do dendrograma (Petchey 2004). Outra desvantagem é que a classificação das espécies em grupos pode gerar uma grande perda de informações e os resultados variam com o método de classificação utilizado (Petchey 2004; Wright *et al.* 2006).

Além de grupos funcionais, outras técnicas mais robustas foram criadas para se medir a diversidade funcional das comunidades baseadas em critérios menos arbitrários utilizando matrizes de distância. Walker *et al.* (1999) criaram o primeiro índice multivariado, denominado de FAD (Diversidade de Atributos Funcionais), que considera a soma de todas as dissimilaridades entre as espécies no espaço funcional. Embora o índice considere múltiplos atributos, ele não leva em conta a abundância das espécies, um aspecto importante para o funcionamento do ecossistema (Grime 1998, de Bello *et al.* 2007). Além disso, é fortemente influenciado pela riqueza, já que a adição de uma espécie equivalente à outra já existente na comunidade aumenta o seu valor, devido ao aumento no número de distâncias a serem medidas na comunidade (Petchey 2004).

Petchey & Gaston (2002a) também propuseram um índice quantitativo para medir a diversidade funcional, baseado em dendrograma, derivado do PD (Diversidade Filogenética) de Faith (1992), denominado de FD (Diversidade Funcional). O FD consiste na soma dos ramos totais do dendrograma funcional, mensurado a partir da distância das espécies no espaço funcional e está relacionado à complementaridade do uso de recursos (Petchey & Gaston 2002a). Devido a

facilidade do cálculo, o FD tem sido bastante utilizado em estudos abordando a diversidade funcional com os mais variados táxons incluindo invertebrados como formigas (Bihn *et al.* 2010) e besouros (Barragán *et al.* 2011), plantas (Loiola *et al.* 2010), mamíferos (Blackburn *et al.* 2005, Carvalho *et al.* 2010, Safi *et al.* 2011), aves (Petchey *et al.* 2007, Batalha *et al.* 2010) e anfíbios (Ernst *et al.* 2006, Strauß *et al.* 2010). Alguns trabalhos também têm demonstrado o maior poder de previsibilidade comparado com outros métodos (Petchey & Gaston 2006) e a maior capacidade de detectar regras de montagem (Mouchet *et al.* 2010).

Porém, o modo de calcular o dendrograma, principalmente no que se refere à medida de distância e os tipos de dados foram duramente criticados por Podani & Schmera (2006), que sugerem a utilização da distância de Gower ao invés da distância Euclidiana para dados mistos. Outra crítica se relaciona à forte influência da riqueza (Mouchet *et al.* 2008, Poos *et al.* 2009) e sua limitação pelo fato de não incluir dados de abundância, reconhecidamente importante para a estruturação do ecossistema (Grime 1998). Outro índice multivariado, baseado na entropia quadrática de Rao (Rao 1982, Botta-Dukat 2005) tem sido bastante utilizado em estudos de diversidade funcional por incorporar dados de abundância das espécies e as diferenças funcionais entre as mesmas (Philpott *et al.* 2009, Sasaki *et al.* 2009). É um método independente da riqueza, que não é afetado diretamente pelo número de atributos na análise. Trata-se de uma versão modificada do índice de Simpson que considera a distância funcional média entre dois indivíduos escolhidos randomicamente (Botta-Dukat 2005).

Paralelamente, outros índices foram desenvolvidos para medir diferentes aspectos do nicho funcional. Mason *et al.* (2003) propuseram um índice univariado, para avaliar a diversidade funcional, mais do que riqueza funcional. O FDvar, como é chamado, é baseado na variância do valor dos caracteres pesado pela abundância das espécies, sendo, portanto, análogo ao índice de equitabilidade de espécies e não é afetado pela riqueza (Mason *et al.* 2003). Semelhantemente, Mouillot *et al.* (2005) propuseram o índice de regularidade funcional (Mouillot *et al.* 2005), para medir o equivalente à equitabilidade funcional (Mason *et al.* 2005). O FRO, como é chamado, é independente

da riqueza de espécies e da riqueza funcional e avalia a homogeneidade das comunidades. Quanto mais homogênea, maior é a complementaridade do nicho e maior é a diversidade funcional (Mouillot *et al.* 2005). O índice também se baseia em um único valor de atributo ao invés da distribuição de frequência (*e.g.* média), que é pesado pela abundância das espécies. Já o “volume da cápsula convexa” (Cornwell *et al.* 2006) é um outro índice que avalia o volume ocupado pelas espécies de uma comunidade no espaço de atributos funcionais, sendo baseado na posição da espécie no espaço funcional ao invés da matriz de distância, como usualmente utilizado, sendo considerado um componente da riqueza funcional (Villéger *et al.* 2008).

Como na estruturação univariada proposta por Mason *et al.* (2005), considerando múltiplas facetas do nicho, Villéger *et al.* (2008) propuseram um índice multivariado equivalente, incluindo a riqueza (FRiq), equitabilidade (FEve) e divergência funcional (FDiv). Porém, o índice só pode ser utilizado nos casos em que há apenas dados quantitativos, onde não há mais atributos do que espécies ou apenas um atributo na comunidade e onde não haja dados ausentes (Laliberté & Legendre 2010). Várias dessas características, entretanto, não podem ser atendidas para comunidades reais, o que limita a sua utilidade (Laliberté & Legendre 2010).

Essas falhas foram levantadas por Laliberté & Legendre (2010), que propuseram um índice complementar, denominado dispersão funcional (FDis) e que mede a distância média de cada espécie no espaço funcional em relação ao centroide de todas as outras espécies presentes na comunidade e é altamente correlacionado com o Rao. Esse índice pode ser pesado pela abundância e não é afetado pela riqueza das espécies. Assim, o número de índices tem crescido substancialmente, porém apenas alguns têm ganhado posições de destaque (Tabela 1). Mesmo frente às intensas discussões, existe um crescente consenso de que a incorporação dos aspectos funcionais pode contribuir para a elucidação dos mecanismos que geram os padrões de diversidade observados ao longo dos ambientes (Meynard *et al.* 2011). Porém, devido ao grande número de decisões a serem tomadas para calcular a diversidade funcional, como a escolha do

índice adequado, do processo a que se deseja avaliar, da quantidade e dos tipos de atributos disponíveis e do tipo de variáveis a serem medidas, os trabalhos sobre o tema são extremamente idiossincráticos e muito pouco direcionados (Díaz & Cabido 2001, Petchey 2004). Nesse trabalho, fizemos um apanhado geral sobre as pesquisas publicadas dentro do tema de

diversidade funcional, avaliando quais são os principais pesquisadores e os países onde estão vinculados, os locais onde as pesquisas estão sendo realizadas, os grupos taxonômicos avaliados, os métodos utilizados para as análises, quais são as principais abordagens, os processos de interesse e as possíveis lacunas ao conhecimento.

Tabela 1. Principais índices utilizados para calcular a diversidade funcional encontrados na literatura (Modificado de Mouchet *et al.* 2010).

Table 1. Main indices used to calculate the functional diversity found in the literature (Modified from Mouchet *et al.* 2010).

Medida	Fórmula Matemática	Características
Riqueza de Grupos Funcionais (Petchey 2004)	Agrupamento baseado em métodos <i>a priori</i> ou <i>a posteriori</i>	Classificação das espécies com base em similaridade
Diversidade de Atributos Funcionais (Walker <i>et al.</i> 1999)	$FAD = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S dij$	Soma da distância das espécies na comunidade
Diversidade Funcional (Petchey & Gaston 2002a)	$FD = i' \cdot h2$	Soma do maior ramo do dendrograma funcional
Entropia Quadrática (Rao 1982, Botta-Dukát 2005)	$Q = \sum_{i=1}^{s-1} \sum_{j=i+1}^{s-1} dij p_i p_j$	Soma da distância das espécies pesada pela abundância
Riqueza Funcional- Volume da Cápsula Convexa (Cornwell <i>et al.</i> 2006, Villéger <i>et al.</i> 2008)	Baseada em algoritmos	Volume ocupado pelas espécies no espaço funcional
Divergência Funcional (Villéger <i>et al.</i> 2008)	$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d + dG}$	Desvio da distância média ao centro da gravidade pesado pela abundância
Equitabilidade Funcional (Villéger <i>et al.</i> 2008)	$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{s-1} \min(P EW_i, \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	Soma do comprimento da árvore que liga os pontos no espaço tridimensional pesado pela abundância
Dispersão Funcional (Laliberté & Legendre 2010)	$FDis = \frac{\sum ajzj}{\sum aj}$	Soma das distâncias no espaço funcional, deslocada pelo centroide da espécie mais abundante

MATERIAL E MÉTODOS

Consultamos o banco de dados Scopus para o exame da literatura publicada sobre o tema de diversidade funcional. Este foi escolhido por disponibilizar uma base mais ampla de referências em agosto de 2013. Como o ano ainda não havia terminado, todos os artigos de 2013 foram desconsiderados. A palavra-chave utilizada para compor a ferramenta de busca foi “Functional Diversity”, sendo filtradas apenas as referências do tipo artigo completo, dentro das áreas de Agricultura e Ciências Biológicas e Ciências Ambientais.

O título, resumo e palavras-chaves foram analisados para a obtenção das seguintes informações: ano de publicação, autores, país de vínculo dos autores do artigo, grupo taxonômico, local do estudo, medida de diversidade funcional utilizada, processos do ecossistema avaliados e principais abordagens. Grande parte dos abstracts não continha todas as informações desejadas e, desse modo, os artigos completos foram adquiridos e minuciosamente analisados.

A categorização dos processos de ecossistema foi adaptada do artigo de de Bello *et al.* (2010) que fizeram uma avaliação dos trabalhos publicados com processos e serviços do ecossistema no âmbito dos atributos funcionais. As abordagens foram classificadas com base nos principais temas registrados nas publicações, não sendo mutuamente exclusivas, ou seja, um artigo pode abordar mais de uma categoria. Ainda dentro das abordagens, foi considerado como “padrões de diversidade” apenas os artigos que tratavam de levantamentos dos componentes da biodiversidade incluindo diversidade funcional, já a categoria “diversidade e funcionamento do ecossistema” abordou apenas os artigos que avaliaram a influência da diversidade nos processos ecológicos tais como a produtividade, nitrificação e decomposição. A categoria de “distúrbios antrópicos” se relacionou com a influência de qualquer tipo de distúrbio na riqueza e diversidade funcional das comunidades e a dos “fatores ambientais”, se referiu aos gradientes ambientais tais como climático, topográfico e sucessional. Por fim, a categoria “estrutura de comunidades” esteve diretamente ligada

com os processos de filtragem de habitat, similaridade limitante e processos neutros de nicho.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram analisados 415 artigos abordando o tema diversidade funcional dentro das especificações de interesse até 2012. Desde a década de 90, o número de publicações cresceu: em 2012 o número de artigos publicados foi de 90 enquanto que em 1997, o primeiro ano em que aparece o termo, tivemos apenas um único artigo com o tema (Figura 1). Os autores e co-autores que mais publicaram sobre o assunto estiveram vinculados à instituições nos Estados Unidos, seguido pela França e Reino Unido (Figura 2).

Dos países da América do Sul, o Brasil apresentou o maior número de publicações com pesquisadores com vínculo em instituições científicas (n=22), representando 48%, seguido pela Guiana Francesa (n=8) e Argentina (n=7), com 17% e 15%, respectivamente (Figura 3). Os pesquisadores do Brasil estiveram vinculados, principalmente a instituições presentes nas regiões Centro-oeste e Nordeste, cujos estudos abordaram majoritariamente a biologia de plantas (Tabela 2). Fazendo uma busca, *à posteriori*, nos grupos de pesquisas do banco de dados do CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa), entretanto, foi possível identificar outras regiões incluindo Norte e Sul totalizando 36 diferentes grupos de pesquisas espalhados pelas principais instituições brasileiras conduzindo estudos com ecologia funcional (CNPq 2012). Certamente, o termo utilizado na busca pode ter restringido importantes pesquisadores da área.

Os Estados Unidos representaram o país com maior número de estudos com o tema em seu território (n=70), seguido pela França (n=40) e Alemanha (n=28; Figura 4), locais onde tradicionalmente existem pesquisas envolvendo experimentos com diversidade e funcionamento do ecossistema, e que sediaram os primeiros trabalhos experimentais (Lavorel 1997, Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999, Naeem *et al.* 1999). No geral, as pesquisas foram conduzidas ao longo de 63 países (Figura 5) e a maioria dos estudos foi desenvolvido em ecossistemas terrestres (68%; Figura 6).

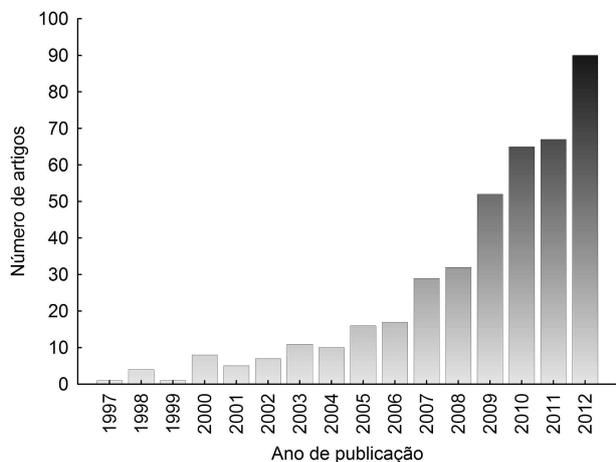


Figura 1. Número de artigos publicados abordando o tema de diversidade funcional obtidos na base Scopus até 2012.
Figure 1. Number of published articles addressing the topic of functional diversity obtained in Scopus.

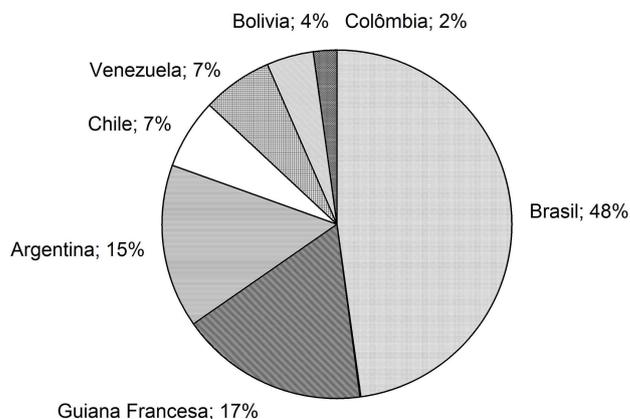


Figura 3. Vínculos de pesquisadores nos países da América Latina com as respectivas porcentagens de publicações.
Figure 3. Ties of researchers in Latin American countries with their respective percentages of publications.

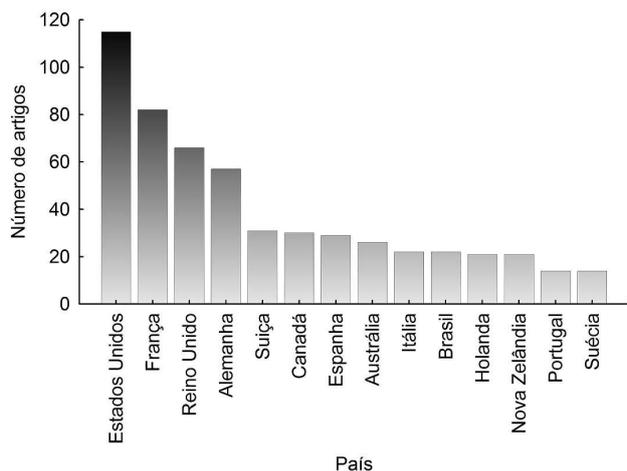


Figura 2. País de vínculo dos autores nos trabalhos analisados sobre diversidade funcional obtidos na base Scopus no período entre 1997 e 2012.
Figure 2. Country of the authors in the analyzed studies on functional diversity obtained in Scopus between 1997 and 2012.

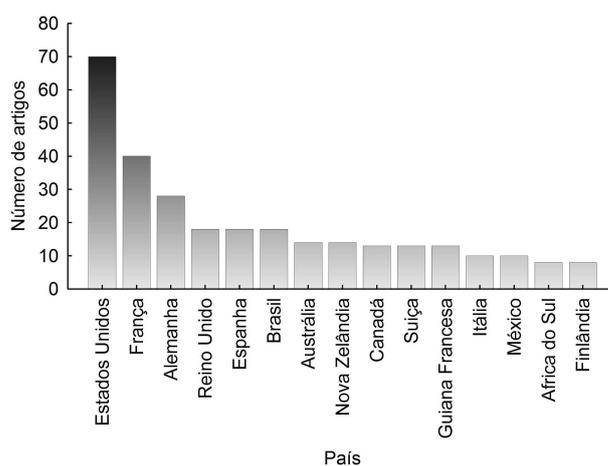


Figura 4. Principais países onde as pesquisas com diversidade funcional foram conduzidas. Artigos obtidos na base Scopus entre os anos de 1997 e 2012.
Figure 4. Main countries where surveys were conducted with functional diversity. Obtained in Scopus articles between 1997 and 2012.

Tabela 2. Principais pesquisadores que trabalham com diversidade funcional com vínculo no Brasil, suas instituições e respectivas linhas de pesquisa de acordo com a análise realizada na base *Scopus* no período entre 1997 e 2012.

Table 2. Leading researchers working with functional diversity in Brazil, their institutions and their research lines obtained in *Scopus* between 1997 and 2012.

Pesquisador	Instituição	Nº de Artigos	Linha de Pesquisa
Cianciaruso, M. V.	Universidade Federal de Goiás	9	Diversidade Funcional, Ecologia Vegetal
Batalha, M. A.	Universidade Federal de São Carlos	5	Ecologia Vegetal
Diniz-Filho, J. A. F.	Universidade Federal de Goiás	2	Macroecologia, Métodos Filogenéticos, Conservação da Biodiversidade
Girao, L. C.	Universidade Federal de Pernambuco	2	Ecologia Vegetal
Lopes, A. V.	Universidade Federal de Pernambuco	2	Ecologia Vegetal
Loyola, R. D.	Universidade Federal de Goiás	2	Biogeografia da Conservação, Modelagem de Distribuição de Espécies
Silva, I. A.	Universidade Estadual de Campinas	2	Ecologia Vegetal
Tabarelli, M.	Universidade Federal de Pernambuco	2	Ecologia Vegetal
Pillar, V. D.	Universidade Federal do Rio Grande do Sul	1	Ecologia Quantitativa

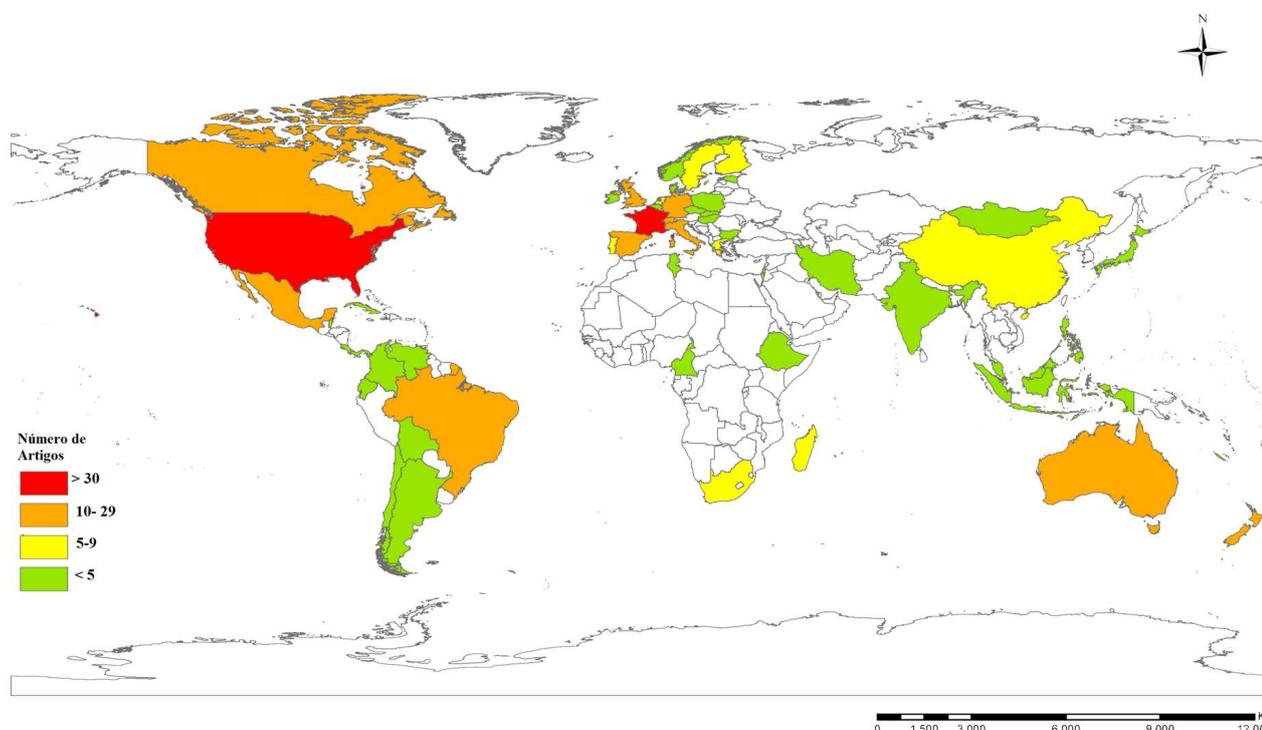


Figura 5. Principais regiões do mundo onde foram realizadas as pesquisas com diversidade funcional na base *Scopus* entre os anos de 1997 e 2012.

Figure 5. Major regions of the world where the surveys were conducted with functional diversity on the basis *Scopus* between 1997 and 2012.

As plantas foram o principal grupo de organismos estudados, respondendo por 48% de todas as pesquisas com diversidade funcional, seguida pelos invertebrados (31%) e peixes (11%; Figura 7). O grande número de trabalhos com plantas pode ser em decorrência da existência de pesquisas mais consolidadas e realizadas há vários anos. Reflexo disso, é que já existem vários protocolos para a coleta dos atributos e bancos de dados específicos disponíveis para esse grupo (Cornelissen *et al.* 2003, Knevel *et al.* 2003, Poschlod *et al.* 2003, Kleyer *et al.* 2008). O pequeno número observado de trabalhos com vertebrados se deve ao fato de serem organismos mais difíceis de serem estudados, exigindo técnicas mais elaboradas e financeiramente mais caras para a captura e coleta dos atributos funcionais (Wilson *et al.* 1996).

Os índices mais utilizados para medir diversidade funcional foram os baseados em grupos funcionais ($n=270$), que representaram mais de quatro vezes o número de artigos que utilizaram medidas quantitativas. Essas medidas qualitativas são consideradas menos robustas devido aos critérios subjetivos adotados (Wright *et al.* 2006), mas provavelmente foram as mais utilizadas por serem mais fáceis de se obter e as mais tradicionalmente utilizadas dentro desse campo de pesquisa. O esquema de classificação *a priori* GFL (gramíneas, herbáceas e leguminosas, *sensu* Wright *et al.* 2006), por exemplo, é adotado em vários trabalhos clássicos de diversidade funcional (Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999, Naeem *et al.* 1999). Das medidas quantitativas, o FD de Petchey & Gaston (2002a), foi o mais usado ($n=63$), seguido pelo índice Q, baseado em entropia quadrática de Rao ($n=51$; Rao 1982, Botta-Dukát 2005; Figura 8). Embora o mais utilizado, o FD tem sido considerado como o mais subjetivo de todos os índices quantitativos e um dos menos robustos (Schleuter *et al.* 2010). Além desses índices (Figura 8), outros 68 artigos propuseram novas medidas ou utilizaram índices filogenéticos adaptados para a diversidade funcional como NRI e NTI (Hidasi-Neto *et al.* 2012).

Dos 415 artigos avaliados, 219 (52,7%) justificaram com base em estruturação teórica e experiência pessoal os atributos utilizados para a

análise da diversidade funcional, outros 180 (43,3%) não apresentaram justificativas embasadas para a utilização dos atributos na análise, que foram apenas citados ao longo do texto sem descreverem a sua importância para os processos de ecossistema e 4% foram formados por artigos metodológicos, que não utilizaram atributos específicos. Além da ausência de justificativa para a escolha dos atributos, 10% dos estudos também não tinham uma estruturação clara do processo de interesse, possivelmente refletindo na escolha dos atributos adequados. A falta de justificativa para o uso dos atributos com base no processo de interesse provavelmente se deve ao fato de que a influência dos organismos nas taxas de processos é mais clara e mais fácil de avaliar para plantas, que possui pesquisas bem consolidadas, principalmente em termos de produtividade (Craine *et al.* 2002). Porém, metade dos artigos que não justificaram os processos foi justamente representada por esse grupo. Rosado *et al.* (2013) discutem que os estudos sobre plantas, que utilizam os “atributos da moda”, sem olhar para as escalas e os fatores ambientais podem ser problemáticos, uma vez que a escolha inadequada de atributos que não se ajustam ao contexto ambiental do estudo pode gerar um baixo poder de previsão.

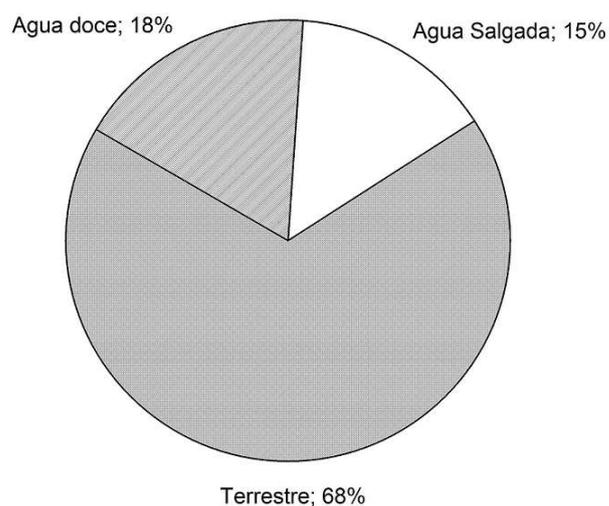


Figura 6. Ecossistemas onde foram realizados os estudos com diversidade funcional nos artigos analisados. Artigos obtidos na base *Scopus* entre os anos de 1997 e 2012.

Figure 6. Ecosystems where the studies were performed with functional diversity in the analyzed articles. Obtained in *Scopus* articles between 1997 and 2012.

Dos estudos em que foi possível avaliar os padrões e processos do ecossistema, a maioria tratava de aquisição de recursos, seguido de interações biológicas tais como competição, facilitação e predação (Figura 9), sendo fatores considerados como os mais importantes agentes estruturadores do funcionamento do ecossistema (Chapin III *et al.* 2002). As pesquisas mostraram a influência de ecossistemas florestais como facilitadores para a estruturação de comunidades de peixes (Ross *et al.* 2003), a influência da diversidade funcional de predadores na extinção das presas (Blackburn *et al.* 2005), a influência da perda de diversidade de polinizadores para as comunidades de

plantas (Fontaine *et al.* 2006), entre outros.

A resistência à invasão também foi um tema bastante abordado e, assim, embora constitua um tipo de interação, foi considerado numa categoria à parte. A invasão pode influenciar significativamente a economia e afetar as comunidades nativas (Stachowicz & Tilman 2002) e, por isso, o tema tem sido bastante abordado dentro dos serviços do ecossistema (de Bello *et al.* 2010). Os artigos têm avaliado as principais estratégias de história de vida que contribuem para o aumento da susceptibilidade à invasão e como a diversidade funcional pode aumentar a resistência das comunidades (Olden *et al.* 2006, Hooper & Dukes 2010).

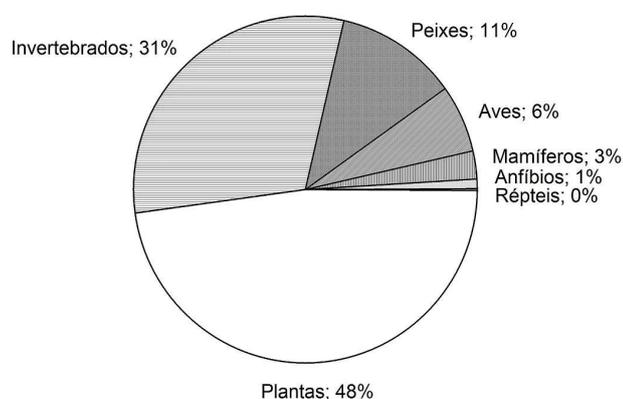


Figura 7. Principais grupos taxonômicos estudados nos trabalhos de diversidade funcional analisados. Artigos obtidos na base *Scopus* entre os anos de 1997 e 2012.

Figure 7. Major taxonomic groups in the articles of functional diversity analyzed. Obtained in *Scopus* articles between 1997 and 2012.

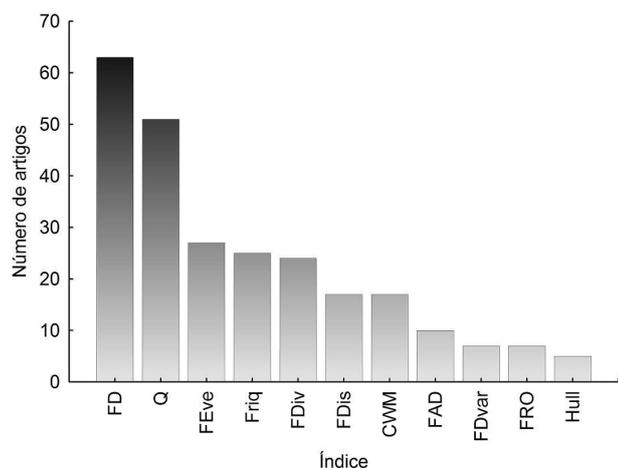


Figura 8. Principais índices quantitativos utilizados para medir a diversidade funcional nos trabalhos analisados. Artigos obtidos na base *Scopus* entre os anos de 1997 e 2012.

Figure 8. Major quantitative indices used to measure the functional diversity in the analyzed studies. Obtained in *Scopus* articles between 1997 and 2012.

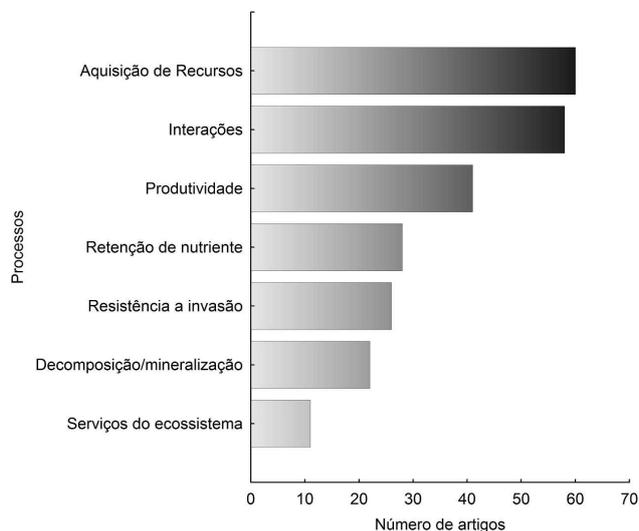


Figura 9. Principais processos do ecossistema analisados nos trabalhos sobre diversidade funcional, obtidos na base *Scopus* entre os anos de 1997 e 2012.

Figure 9. Key ecosystem processes analyzed in articles of functional diversity, obtained in *Scopus* between 1997 and 2012.

Considerando as abordagens, ao longo de 15 anos de pesquisas com diversidade funcional, 11 diferentes aspectos surgiram dentro dessa temática, revelando um aumento na complexidade das pesquisas. A resposta da diversidade frente a distúrbios foi o assunto mais frequente ($n=112$), seguida de padrões de diversidade ($n=82$; Figura 10).

A influência dos variados tipos de distúrbios sobre a diversidade funcional das comunidades como o desmatamento (Ernst *et al.* 2006), a intensificação do uso do solo (Laliberté *et al.* 2010, Vandewalle *et al.* 2010) e o efeito do fogo (Moretti *et al.*, 2010, Hidasi-Neto *et al.* 2012) e, em decorrência, as

possíveis consequências da extinção das espécies para o funcionamento do ecossistema (Petchey & Gaston 2002b, Blackburn *et al.* 2005) foram os temas mais abordados. Ernst *et al.* (2006) não encontraram diferença na riqueza de anfíbios entre áreas primárias e secundárias, ao contrário da diversidade funcional, cuja perda foi bastante expressiva nas áreas perturbadas e pode estar relacionada com atributos específicos. Os autores discutem os fatores de propensão aos processos de extinção das espécies, que podem ser dependentes dos atributos da comunidade, entre eles, o nível trófico (Ernst *et al.* 2006, Petchey *et al.* 2008).

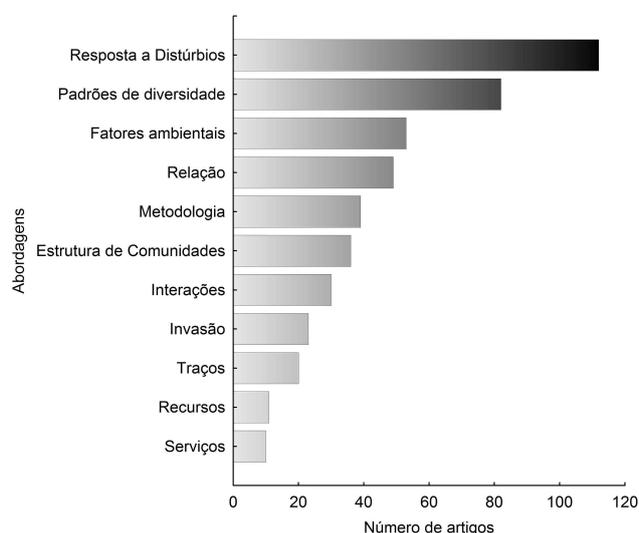


Figura 10. Diferentes abordagens relacionadas com as pesquisas de diversidade funcional obtidos na base Scopus entre os anos de 1997 e 2012.

Figure 10. Different approaches of functional diversity obtained in Scopus between 1997 and 2012.

Além da influência dos distúrbios, os fatores que influenciam na diversidade e distribuição das espécies permanecem um tema central em estudos ecológicos (Gaston 2000, Mouquet *et al.* 2003, Hortal *et al.* 2008) e também têm sido estudados no âmbito da ecologia funcional (Stevens *et al.* 2003, Meynard *et al.* 2011), dependendo grandemente da escala de abordagem (Meynard *et al.* 2011). Em uma escala global, os estudos mostram a influência do clima nos padrões latitudinais (Stevens *et al.* 2003, Dimitriadis *et al.* 2012) e em escala local, o efeito de filtros espaciais e de similaridade limitante estruturando as comunidades tem sido considerados (Mouillot *et al.*

2007, Mouchet *et al.* 2010, Pakeman 2011). A estruturação funcional das comunidades, representa um aspecto importante para a elucidação dos padrões de diversidade (Kraft *et al.* 2008) e consiste numa outra abordagem dos estudos de ecologia funcional, além do tradicional diversidade e funcionamento do ecossistema. Os estudos categorizados como padrões de diversidade apenas mapearam a riqueza e diversidade funcional em determinadas áreas (Barbera *et al.* 2012) ou fizeram levantamentos considerando vários componentes da biodiversidade incluindo a diversidade funcional e filogenética (Pool & Olden 2012). Porém, uma parte representativa tem sido relacionada com gradientes ambientais (Bihn *et al.* 2010, Lohbeck *et al.* 2012, Paganelli *et al.* 2012) e com distúrbios antrópicos (Vandewalle *et al.* 2010, Villéger *et al.* 2010).

Os estudos que relacionam a diversidade com o funcionamento do ecossistema são os mais tradicionais e são abordados desde o início das pesquisas com diversidade funcional (Tilman *et al.* 1997). Eles tratam principalmente da influência da riqueza e diversidade funcional nos processos do ecossistema, geralmente no acúmulo de biomassa e são conduzidos, em sua maioria, com plantas (Tilman *et al.* 1997, Vogt *et al.* 2010, Flynn *et al.* 2011, Paquette & Messier 2011). Outros processos como decomposição (Hedde *et al.* 2010) e desnitrificação (Sutton-Grier *et al.* 2011) também têm sido estudados. Foi possível observar que novas facetas começam a ser exploradas, como a discussão da importância dos atributos das plantas em áreas mais diversas para o aumento da produtividade em sistemas agroflorestais (Okubo *et al.* 2012).

Uma nova abordagem para as medidas de diversidade funcional, no âmbito de serviços do ecossistema, está na utilização de recursos por humanos (Brown *et al.* 2011). Índices de diversidade funcional e outras propriedades baseadas em redundância funcional foram utilizados para compor um índice de utilização de recursos florestais por humanos, como a utilização de madeira, em Madagascar e avaliar a existência de espécies raras, com baixo poder de substituição e aquelas que são mais redundantes e podem ser facilmente substituídas pelas comunidades humanas (Brown *et al.* 2011). Ainda seguindo essa linha de provisão de recursos,

Remans *et al.* (2011) utilizaram um índice de diversidade funcional para estimar o perfil nutricional de plantas para suprir as populações de três localidades africanas. Díaz *et al.* (2011) apresentaram uma estruturação ligando a diversidade funcional, o funcionamento do ecossistema e a sociedade que se beneficia de recursos providos pela natureza.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O número de artigos abordando a diversidade funcional tem crescido nos últimos anos, principalmente devido ao reconhecimento de que as espécies contribuem de maneiras distintas para a diversidade da comunidade e para o funcionamento do ecossistema, e que a relação diversidade e funcionamento pode ser melhor explicada via atributos funcionais ao invés de simples medidas que não incorporam diferenças interespecíficas como a riqueza de espécies (Lawton 1994, Grime 1998, Díaz & Cabido 2001). O aspecto mais crítico e debatido, porém, está na maneira mais adequada de se medir esse componente da biodiversidade (Podani & Schmera 2006, Mouchet *et al.* 2008, Poos *et al.* 2009).

Os primeiros índices foram baseados em dados categóricos e continuam sendo os mais tradicionalmente utilizados, mas os quantitativos, considerados mais preditivos passaram a ser desenvolvidos, intensamente debatidos quanto às suas propriedades e criados para medirem diferentes facetas da biodiversidade de maneira complementar, incluindo o nicho ocupado pelas espécies, uma medida de riqueza funcional, suas distribuições no espaço considerando as abundâncias (equitabilidade funcional) e a distribuição dessas abundâncias no volume funcional ocupado pelas espécies (divergência funcional). Além do tipo de índice utilizado, outro assunto de intenso debate dentro da diversidade funcional é a escolha adequada dos atributos que irão compor a análise. Uma parte bastante representativa dos artigos analisados não apresentou argumentos sólidos que pudesse justificar a escolha dos atributos, o que pode estar apoiado no fato de que muitos também não possuíam uma estruturação clara dos processos de interesse. Essa talvez seja uma das principais lacunas identificadas no nosso trabalho e que pode gerar os

resultados diversos e contrastantes a que se tem observado nos artigos sobre o tema.

Em termos de abordagens, foi possível verificar um aumento na diversificação de assuntos relacionados com a diversidade funcional, mostrando uma maior complexidade e avanço nos temas estudados, embora as questões metodológicas ainda ocupem certa posição de destaque. A influência de distúrbios antrópicos na diversidade funcional e sua relação com o funcionamento do ecossistema tem recebido uma grande atenção nos últimos anos e pode ajudar a elucidar diversas questões relacionadas à extinção de espécies com atributos particulares, as denominadas espécies “rebites” *sensu* Lawton (1994) e o efeito de suas perdas para o ecossistema.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à B. Rosado e M. Figueiredo pelos comentários a uma versão preliminar, à M. V. Cianciaruso pelos comentários e críticas que ajudaram à melhorar o artigo e à N. Machado pela ajuda com a confecção do mapa. Carlos E V Grelle agradece ao auxílio da Faperj (JCE) e do CNPq (produtividade) recebidas.

REFERÊNCIAS

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P. & Lavorel, S. 2010. Intraspecific functional variability: extend, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98, 604-613. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x
- Barbera, C., Morant, J., Ordines, F., Ramon, M., Mesa, A., Diaz-Valdes, M., Grau, A. M., & Massuti, E. 2012. Biodiversity and habitat mapping of Menorca Channel (western Mediterranean): implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 21(3), 721-728. DOI: 10.1007/s10531-011-0210-1
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halfiter, G., & Navarrete, D. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS One*, 6(3), e17976. DOI: 10.1371/journal.pone.0017976
- Batalha, M. A., Cianciaruso, M. V., & Motta-Junior, J. C. 2010. Consequences of simulated loss of open Cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza & Conservação*, 8(1), 34-40. DOI: 10.4322/natcon.00801005
- Bihn, J. H., Gebauer, G., & Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91(3), 782-792. DOI: 10.1890/08-1276.1
- Blackburn, T. M., Petchey, O. L., Cassey, P., & Gaston, K. J. 2005. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology*, 86(11), 2916-2923. DOI: 10.1890/04-1847

- Blaum, N., Mosner, E., Schwager, M., & Jeltsch, F. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation*, 20(11), 2333–2345. DOI: 10.1007/s10531-011-9995-1
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533–540. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x
- Brown, K. A., Flynn, D. F. B., Abram, N. K., Ingram, J. C., Johnson, S. E., & Wright, P. 2011. Assessing natural resource use by forest-reliant communities in Madagascar using functional diversity and functional redundancy metrics. *PloS One*, 6(9), e24107. DOI: 10.1371/journal.pone.0024107
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS One*, 4(5), e5695. DOI: 10.1371/journal.pone.0005695
- Carvalho, R. A. de, Cianciaruso, M. V., Trindade-Filho, J., Sagnori, M. D., & Loyola, R. D. 2010. Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservação*, 8(2), 171–176. DOI: 10.4322/natcon.00802011
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (Eds.). 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Nova York: Springer: p. 455.
- Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A., Gaston, K. J., & Petchey, O. L. 2009a. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90(1), 81–89. DOI: 10.1890/07-1864.1
- CNPq. Conselho Nacional de Pesquisa. 2012. Diretório do Grupo de Pesquisa. Disponível em <http://dgp.cnpq.br/buscaoperacional/>
- 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(4), 335–380. DOI: 10.1071/BT02124
- Cornwell, W. K., Schilck, L. D. W., & Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465–1471. DOI: 10.1890/0012-9658
- Craine, J. M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., & Knops, J. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 16(5), 563–574. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00660.x
- de Bello, F., Lepš, J., Lavorel, S., & Moretti, M. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology*, 8(2), 163–170. DOI: 10.1556/ComEc.8.2007.2.3
- 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., Silva, P. M., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873–2893. DOI: 10.1007/s10531-010-9850-9
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113–122. DOI: 10.2307/3237229
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D. M., Trainor, S. F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M. S., Finegan, B., Peña-Claros, M., & Poorter, L. 2011. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(3), 895–902. DOI: 10.1073/pnas.1017993108
- Dimitriadis, C., Evagelopoulos, A., & Koutsoubas, D. 2012. Functional diversity and redundancy of soft bottom communities in brackish waters areas: Local vs. regional effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 426–427(2), 53–59. DOI: 10.1016/j.jembe.2012.05.016
- Ernst, R., Linsenmair, K. E., & Rödel, M. O. 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133(2), 143–155. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.05.028
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. DOI: 10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Flynn, D. F. B., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M. I., & Naeem, S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92(8), 1573–1581. DOI: 10.1890/10-1245.1
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, 4(1), e1. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040001
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220–227. DOI: 10.1038/35012228
- Gaston, K. J. 1996. What is biodiversity? In: K. J. Gaston (Ed.), *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. pp. 1–9. Oxford: Blackwell Science.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902–910. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Siamantziouras, A. S. D., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S., & Lawton, J. H. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, 286(5442), 1123–1127. DOI: 10.1126/science.286.5442.1123
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., & Decaens, T. 2010. Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation.

- Basic and Applied Ecology, 11(1), 35–44. DOI: 10.1016/j.baae.2009.10.009
- Hidasi-Neto, J., Barlow, J., & Cianciaruso, M. V. 2012. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *Animal Conservation*, 15(4), 407–415. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2012.00528.x
- Hillebrand, H., & Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology letters*, 12(12), 1405–1419. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01388.x
- Hooper, D. U., & Dukes, J. S. 2010. Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology*, 98(4), 764–777. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01673.x
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75 (1), 3–35. DOI: 10.1890/04-0922
- Hortal, J., Rodríguez, J., Nieto-Díaz, M., & Lobo, J. M. 2008. Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1202–1214. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2007.01850.x
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. DOI: 10.2307/3235676
- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. M., Klimeš, J., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. G., Jackel, A. K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. H. C., Eriksson, O., Garnier, E., & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x
- Knevel, I. C., Bekker, R. M., Bakker, J. P., & Kleyer, M. 2003. Life-history traits of the northwest European flora: The LEDA Database. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 611–614.
- Kraft, N. J. B., Valencia, R., & Ackerly, D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580–582. DOI: 10.1126/science.1160662
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305. DOI: 10.1890/08-2244.1
- Laliberté, E., Declerck, F., Metcalfe, J., Catterall, C. P., & Sa, D. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13(1), 76–86. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x
- Laughlin, D. C., Fulé, P. Z., Huffman, D. W., Crouse, J., & Laliberté, E. 2011. Climatic constraints on trait-based forest assembly. *Journal of Ecology*, 99(6), 1489–1499. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01885.x
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, D. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(12), 474–478. DOI: 10.1016/S0169-5347(97)01219-6
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., de Bello, F., Berg, M. P., Roux, X. L., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R. J., Díaz, S., & Harrington, R. 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 942–948. DOI: 10.1111/jvs.12083
- Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos*, 71(3), 367–374. DOI: 10.2307/3545824
- Leps, J., de Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78(4), 481–501.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 89–96. DOI: 10.1016/j.ppees.2011.10.002
- Loiola, P. P., Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. 2010. Functional diversity of herbaceous species under different fire frequencies in Brazilian savannas. *Flora*, 205(10), 674–681. DOI: 10.1016/j.flora.2010.04.006
- MacArthur, R. H., & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385. DOI: 10.1086/282505
- Magurran, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. 1st ed. Oxford, UK: Blackwell Science: p. 256.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K. J., Steel, J. B., & Wilson, J. B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571–578. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x
- Meynard, C. N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F., & Mouquet, N. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 893–903. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x
- Moretti, M., De Cáceres, M., Pradella, C., Obrist, M. K., Wermelinger, B., Legendre, P., & Duelli, P. 2010. Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography*, 33(4), 760–771. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06172.x
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- Mouchet, M., Guilhamon, F., Villéger, S., Mason, N. W. H., Tomasini, J. A., & Mouillot, D. 2008. Towards a consensus for calculating

- dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, 117(5), 794–800. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16594.x
- Mouillot, D., Dumay, O., & Tomasini, J. A. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(3-4), 443–456. DOI: 10.1016/j.ecss.2006.08.022
- Mouillot, D., Mason, W. H. N., Dumay, O., & Wilson, J. B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142(3), 353–359. DOI: 10.1007/s00442-004-1744-7
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J. M., & Miller, T. E. 2003. Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, 103(3), 618–626. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12772.x
- Naeem, S., Tjossem, F. T., Byers, D., Bristow, C., & Li, S. 1999. Plant neighborhood diversity and production. *Ecoscience*, 6(3), 355–365.
- Okubo, S., Tomatsu, A., Parikesit, P., Muhamad, D., Harashina, K., & Takeuchi, K. 2012. Leaf functional traits and functional diversity of multistoried agroforests in West Java, Indonesia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 149(1), 91–99. DOI: 10.1016/j.agee.2011.12.017
- Olden, J. D., Poff, N. L., & Bestgen, K. R. 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado river basin. *Ecological Monographs*, 76(1), 25–40. DOI: 10.1890/05-0330
- Paganelli, D., Marchini, A., & Occhipinti-Ambrogi, A. 2012. Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): A study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 96(1), 245–256. DOI: 10.1016/j.ecss.2011.11.014
- Pakeman, R. J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99(5), 1143–1151. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01853.x
- Paquette, A., & Messier, C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 170–180. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x
- Pavoine, S., Vallet, J., & Gachet, S. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118(3), 391–402. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2002a. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402–411. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2002b. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society*, 269(1501), 1721–1727. DOI: 10.1098/rspb.2002.2073
- Petchey, O. L. 2004. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology*, 18(3), 297–303. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00852.x
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos*, 116(8), 1422–1426. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15894.x
- 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(5), 977–985. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2007.01271.x
- Petchey, O. L., Eklöf, A., Borrvall, C., & Ebenman, B. 2008. Trophically unique species are vulnerable to cascading extinction. *The American Naturalist*, 171(5), 568–579. DOI: 10.1086/587068.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2009. Dendrograms and measures of functional diversity: a second instalment. *Oikos*, 118(7), 1118–1120. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17403.x
- Philpott, S. M., Soong, O., Lowenstein, J. H., Pulido, A. L., Lopez, D. T., Flynn, D. F. B., & DeClerck, F. 2009. Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecological Applications*, 19(7), 1858–1867. DOI: 10.1890/08-1928.1
- Podani, J., & Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115(1), 179–185. DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.15048.x
- Pool, T. K., & Olden, J. D. 2012. Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions*, 18(4), 366–376. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2011.00836.x
- Poos, M. S., Walker, S. C., & Jackson, D. A. 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology*, 90(2), 341–347. DOI: 10.1890/08-1638.1
- Poschlod, P., Kleyer, M., Jackel, A. K., Dannemann, A., & Tackenberg, O. 2003. BIOPOP – a database of plant traits and internet application for nature conservation. *Folia Geobotanica*, 38(3), 263–271. DOI: 10.1007/BF02803198
- Purvis, A., & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212–219. DOI: 10.1038/35012221
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43. DOI: 10.1016/0040-5809(82)90004-1
- Remans, R., Flynn, D. F. B., DeClerck, F., Diru, W., Fanzo, J., Gaynor, K., Lambrecht, I., Mudiope, J., Mutuo, P. K., Nkhoma, P., Siriri, D., Sullivan, S., Palm, C. A. 2011. Assessing nutritional diversity of cropping systems in African villages. *PloS One*, 6(6), e21235. DOI: 10.1371/journal.pone.0021235
- Ricotta, C., & Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. DOI: 10.1007/s00442-011-1965-5
- Rosado, B., Dias, A., & Mattos, E. A. 2013. Going back to basics: importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. *Natureza & Conservação*, 11(1), 15–22. DOI: 10.4322/natcon.2013.002
- Ross, R. M., Bennett, R. M., Snyder, C. D., Young, J. A., Smith, D. R., & Lemarie, D. P. 2003. Influence of eastern hemlock (*Tsuga canadensis* L.) on fish community structure and function in headwater streams of the Delaware River basin. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(1), 60–65. DOI: 10.1034/j.1600-0633.2003.00006.x

- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K., Diniz-filho, J. A. F. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 366(1577), 2536–2544. DOI: 10.1098/rstb.2011.0024
- Sasaki, T., Okubo, S., Okayasu, T., Jamsran, U., Ohkuro, T., & Takeuchi, K. 2009. Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*, 90(9), 2598–2608. DOI: 10.1890/08-1850.1
- Schleuter, D. S., Daufresne, M. D., Massol, F. M., & Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), 469–484. DOI: 10.1890/08-2225.1
- Stachowicz, J. J., & Tilman, D. 2002. Species Invasions and the relationships between species diversity, community saturation and ecosystem functioning. In: D. F. Sax, J. J. Stachowicz & S. D. Gaines (Eds.), *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography*. pp. 41–64. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., & Willig, M. R. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6(12), 1099–1108. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x
- Strauß, A., Reeve, E., Randrianiaina, R., Vences, M., & Glos, J. 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology*, 10(12), 1–10. DOI: 10.1186/1472-6785-10-12
- Sutton-Grier, A. E., Wright, J. P., McGill, B. M., & Richardson, C. 2011. Environmental conditions influence the plant functional diversity effect on potential denitrification. *PLoS One*, 6(2), e16584. DOI: 10.1371/journal.pone.0016584
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302. DOI: 10.1126/science.277.5330.1300
- Tilman, D. 2001. Functional Diversity. *Encyclopaedia of Biodiversity*, 10(1), 109–120. DOI: 10.1016/B0-12-226865-2/00132-2
- Vandewalle, M., Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., Silva, P. M., 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(10), 2921–2947. DOI: 10.1007/s10531-010-9798-9
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–22. DOI: 10.1890/09-1310.1
- Villéger, S., Mason, N. W. W., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. DOI: 10.1890/07-1206.1
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., & Fortunel, C. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Vogt, R. J., Beisner, B. E., & Prairie, Y. T. 2010. Functional diversity is positively associated with biomass for lake diatoms. *Freshwater Biology*, 55(8), 1636–1646. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02397.x
- Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95–113. DOI: 10.1007/s100219900062
- Wilson, D. E., Cole, F. R., Nichols, J. D., Rudran, R., & Foster, M. S. (Eds.). 1996. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for mammals*. Washington: Smithsonian Books: p. 440.
- Wright, J. P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P. B., Schmid, B., & Tilman, D. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9(2), 111–20. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00850.x

Submetido em: 13/11/2013

Accito em: 03/08/2016

