

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**MARCUS VINICIUS CIANCIARUSO**

**DIVERSIDADE FUNCIONAL: COMO INCLUIR A VARIAÇÃO  
INTRA-ESPECÍFICA E O EFEITO DO FOGO EM  
COMUNIDADES VEGETAIS DO CERRADO**

**São Carlos - SP**

**2009**

**DIVERSIDADE FUNCIONAL: COMO INCLUIR A VARIAÇÃO  
INTRA-ESPECÍFICA E O EFEITO DO FOGO EM  
COMUNIDADES VEGETAIS DO CERRADO**

**Orientador:** Dr. Marco Antônio Batalha

**Co-orientador:** Dr. Owen L. Petchey

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração em Ecologia e Recursos Naturais

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

C566d

Cianciaruso, Marcus Vinicius.

Diversidade funcional: como incluir a variação intra-específica e o efeito do fogo em comunidades vegetais do cerrado / Marcus Vinicius Cianciaruso. -- São Carlos : UFSCar, 2009.

126 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2009.

1. Interrelação específica de organismo e meio ambiente. 2. Biomassa. 3. Traços funcionais. 4. Nicho (Ecologia). 5. Filogenia. I. Título.

CDD: 574.522 (20<sup>a</sup>)

Marcus Vinicius Cianciaruso

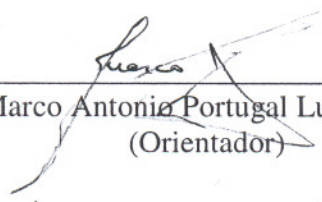
**DIVERSIDADE FUNCIONAL: COMO INCLUIR A VARIAÇÃO  
INTRA-ESPECÍFICA E O EFEITO DO FOGO EM COMUNIDADES  
VEGETAIS DO CERRADO**

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

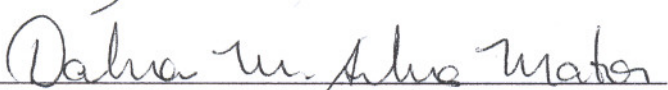
Aprovada em 19 de janeiro de 2009

BANCA EXAMINADORA

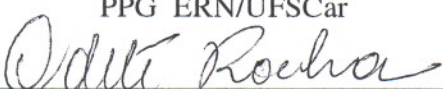
Presidente

  
Prof. Dr. Marco Antonio Portugal Luttenbarck Batalha  
(Orientador)

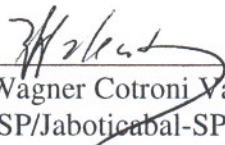
1º Examinador

  
Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos  
PPG ERN/UFSCar

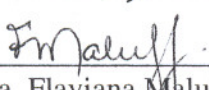
2º Examinador

  
Profa. Dra. Odete Rocha  
PPG ERN/UFSCar

3º Examinador

  
Prof. Dr. Wagner Cotroni Valenti  
UNESP/Jaboticabal-SP

4º Examinador

  
Profa. Dra. Flaviana Maluf de Souza  
Instituto Florestal-SP

  
Profa. Dra. Mirna Helena R. Selegnim  
Vice-Coordenadora  
PPGERN/UFSCar

“HÁ UM TEMPO EM QUE É PRECISO  
ABANDONAR AS ROUPAS USADAS  
QUE JÁ TÊM A FORMA DO NOSSO CORPO...  
E ESQUECER OS NOSSOS CAMINHOS  
QUE NOS LEVAM SEMPRE AOS MESMOS LUGARES.

É O TEMPO DA TRAVESSIA  
E SE NÃO OUSARMOS FAZÊ-LA  
TEREMOS FICADO PARA SEMPRE  
À MARGEM DE NÓS MESMOS.”

FERNANDO PESSOA

## AGRADECIMENTOS

- Ao Prof. Dr. Marco Antônio Batalha, pela orientação, confiança, por todas as sugestões e por me dar autonomia na condução desta tese. Foi um prazer tê-lo como orientador desde o mestrado e é uma honra tê-lo como amigo. Sou imensamente agradecido e espero que nossas colaborações não parem por aqui;
- Ao Dr. Owen L. Petchey, por me aceitar às cegas na Universidade de Sheffield, pelas ótimas e valiosas conversas, por me apresentar ao R (e me forçar a usá-lo!), pela grande dedicação e paciência com que me ajudou em todas nossas reuniões semanais, por se preocupar em contribuir com a minha formação como cientista e não apenas em publicar artigos, pelo excelente humor britânico e por todos os pints compartilhados, é uma honra ter conquistado sua amizade. Oukey-doke!;
- À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela bolsa de doutorado (04/15763-0) e pelo apoio financeiro ao projeto no qual se insere parte deste trabalho (Auxílio à Pesquisa 05/52217-7);
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa doutorado-sanduíche concedida;
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa concedida no início do meu doutorado;
- Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pelo apoio à realização deste trabalho;
- Ao Prof. Dr. Kevin J. Gaston, por disponibilizar todas as condições necessárias para a elaboração de parte dessa tese e me acolher no BIOME durante minha estadia na Universidade de Sheffield, UK;
- À Pat Johnson, secretária do BIOME, por toda sua presteza, bom humor e disposição em me ajudar com os trâmites burocráticos ingleses. Thank you love!;
- Ao Ibama, pela autorização para a realização deste trabalho no Parque Nacional das Emas (GO);

- Ao ex-diretor do Parque Nacional das Emas (PNE), Rogério Oliveira Souza, pelo apoio logístico e permitir nossa permanência no PNE por mais de dois meses contínuos;
- Aos analistas ambientais do PNE Gabriel Cardoso Borges e Flávia Batista, pelo companheirismo e apoio logístico;
- Ao Gabriel, pela companhia e horas de prosa, e pelas discussões muito válidas sobre o manejo do fogo no PNE;
- Ao Seu Rubens, pelas conversas e por transmitir um pouco da experiência com as plantas que só um mateiro possui (além da fabulosa técnica de achar água com o uso de uma forquilha);
- Aos funcionários do Ibama/PrevFogo Augusto e Marcos pelas explicações a respeito das técnicas de manejo do fogo utilizadas no parque e pelas conversas críticas a esse respeito;
- Ao amigo Carlos A. Casali, pelo apoio logístico essencial – revelando-se um mestre em compactação de tralhas na caçamba da Toyota nº 12, pela incansável ajuda no trabalho de campo, pela amizade, pelo tradicional bom humor e por ser um exemplo de dedicação e disposição. Além de ser palmeirense!;
- Aos amigos André Vitor F. Jardim, Danilo M. Silva, Fernanda Q. Martins, Igor A. Silva, Ligia Sims, Máira Maia, Priscila Loyola, Priscila K. Amorim, pela inestimável ajuda no trabalho de campo;
- A Angela T. Fushita, pelo mapa com o histórico de fogo do PNE;
- Aos estagiários da FIMES Sérgio e Kléber, pela eficiente e bem humorada ajuda no campo;
- Aos funcionários dos herbários do Instituto de Botânica de São Paulo e da Universidade de Brasília e especialmente a curadora do herbário do IBGE, Marina F. Resende, pela presteza e hospitalidade;
- Aos taxonomistas Carolyn Proença (Myrtaceae), João Semir (Asteraceae), pelo auxílio na identificação das espécies;
- Ao amigo e companheiro de pesquisa Igor A. Silva, pela amizade, companheirismo, disposição e paciência na discussão de assuntos científicos;
- Ao Prof. Dr. Mark Westoby pela gentileza de me enviar material bibliográfico que eu jamais encontraria no Brasil;

- Ao meu caríssimo amigo Tadeu Siqueira, pelas sempre ótimas conversas e discussões, pelo apoio, pelos comentários úteis no segundo capítulo (e em outros que acabaram ficando de fora da tese!), enfim, pela amizade;
- Aos meus amigos Sancarlenses (nativos e exóticos) pelos excelentes momentos, pelo convívio e por me suportarem em quase uma década de São Carlos. Espero que nossos encontros anuais continuem *ad infinitum*;
- Às amigas mexicanas de Sheffield, Gabriella Cruz Piñon, Celia Selem e Lisette Cantú, por dar aquele ânimo latino-americano necessário em alguns momentos, pela companhia nas horas extras que fazíamos no Biome, no pub ou comendo em algum restaurante;
- Ao meu housemate e bom amigo Dimitris Belis, pelo ótimo humor, pela surpreendente habilidade culinária, por facilitar em muito minha estadia em Sheffield e por também ser fã dos filmes do Stallone, Chuck Norris e Cia. Ευχαριστώ!;
- A Jeffrey Ross Hyman, John William Cummings, Douglas Gleen Colvin e Marc Bell, o fabuloso e eterno quarteto do Queens;
- Ao estimado e saudoso Gol GL 1.6, que provou que um carro de passeio pode fazer muito, muito mais do que consta no manual;
- Em especial, a minha mãe Maria Cecília, por me introduzir ao mundo acadêmico há mais de duas décadas atrás com os cadernos de caligrafia, a ajuda nas lições de casa e a constante preocupação com a minha formação. Certamente minha sede de conhecimento foi plantada por você ao me apresentar a coleção de enciclopédias Conhecer! Já disse que sou humanamente incapaz de retribuir e agradecer à altura, mas ofereço as minhas vitórias como um sinal de que o seu papel maternal é um sucesso. Muito obrigado por tudo;
- A todos meus familiares agradeço pelo apoio constante. Em especial à senhorita Renata Catherina, minha irmã, e à minha tia Maria Stella, por quem tenho grande carinho;
- E, finalmente, a Lil por tudo e mais um pouco.



## SUMÁRIO

**INTRODUÇÃO GERAL** \_\_\_\_\_ 13

### **CAPÍTULO I**

Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia \_\_\_\_\_ 27

### **CAPÍTULO II**

Including intraspecific variability in functional diversity \_\_\_\_\_ 54

### **CAPÍTULO III**

Functional and phylogenetic diversities in savannas under different fire frequencies \_\_\_\_\_ 79

### **CAPÍTULO IV**

Above-ground biomass of functional groups in Neotropical savannas under different fire frequencies  
\_\_\_\_\_ 107

**CONCLUSÃO GERAL** \_\_\_\_\_ 123

**RESUMO** – A diversidade biológica pode influenciar a estrutura e o funcionamento das comunidades de muitas maneiras, como, por exemplo, alterando a complementaridade no uso de recursos pelas espécies. Nesse sentido, muitos autores têm sugerido que medidas que incorporem informações sobre as relações de parentesco das espécies (filogenia) ou das suas características funcionais devem ser melhores previsores dos processos ecológicos das comunidades. Podemos dividir esta tese em três partes relativamente distintas. A primeira, composta pelo primeiro capítulo, consiste em uma breve revisão das propriedades de duas abordagens promissoras em Ecologia – medidas de diversidade filogenética e medidas de diversidade funcional. Apresentamos e discutimos os principais conceitos, abordagens e aplicações dessas medidas, que são relativamente novas para a Ecologia de comunidades. A segunda parte, representada pelo segundo capítulo, pode ser considerada mais teórica por sugerir uma maneira de incorporar a variação funcional em indivíduos da mesma espécie (variabilidade intra-específica) em uma medida de diversidade funcional. Nesse capítulo, demonstramos através de simulações e utilizando dados empíricos de comunidades arbustivo-arbóreas de cerrado que é possível incluir a variação funcional que existe dentro de populações locais e também a variação que existe entre populações que ocorrem em regiões geográficas distintas. A terceira parte da tese é composta pelo terceiro e quarto capítulos. Neles investigamos os efeitos de diferentes frequências de fogo na estruturação de comunidades de plantas do cerrado. Como o fogo estrutura as comunidades arbustivo-arbóreas do cerrado em termos das relações de parentesco das espécies e de suas características funcionais? No terceiro capítulo, analisamos as diversidades filogenética e funcional do componente arbustivo-arbóreo sob queimadas anuais, bienais e sob exclusão do fogo por 12 anos. Nesse capítulo, discutimos a influência do aumento da frequência de fogo sobre essas diversidades e também investigamos qual a contribuição das espécies raras nesse contexto. Encontramos que um regime de queima anual reduz significativamente a diversidade funcional da comunidade arbustivo-arbórea, isto é, seleciona indivíduos funcionalmente mais similares em comparação a comunidades sob queima bienal ou sob ausência de fogo. Portanto, o fogo em alta frequência age como um filtro ambiental selecionando indivíduos mais similares em suas características funcionais. Ainda, mostramos que as espécies raras têm uma contribuição importante para a diversidade funcional e, assim, para os padrões

encontrados. No entanto, não encontramos diferença para a diversidade filogenética, ou seja, diferentes regimes de fogo não alteram a quantidade de informação em termos de história evolutiva nas comunidades estudadas. Assim, a diversidade funcional pode ser independente da história evolutiva das comunidades. No quarto capítulo nos voltamos para o componente herbáceo-subarbustivo. Estudamos os efeitos do fogo na biomassa total e de grupos funcionais desse componente, que apresenta uma relação muito mais íntima com o fogo. Os grupos funcionais que estudamos foram: i) a gramínea *Tristachya leiostrachya* (capim-flecha), que é a espécie dominante nas áreas abertas do parque; ii) demais gramíneas; iii) plantas lenhosas; e iv) biomassa seca. Nesse capítulo, investigamos os efeitos dos diferentes regimes de fogo na biomassa desses grupos e também como eles estão relacionados entre si. O capim-flecha, além de rebrotar rapidamente e adquirir altos valores de biomassa um ano após a última queimada, segue aumentando sua biomassa e a biomassa seca conforme a frequência de fogo diminui. O acúmulo de biomassa aumenta a indisponibilidade de nutrientes para as demais espécies do componente herbáceo, além de aumentar o sombreamento. Isso poderia explicar a menor biomassa de gramíneas na área protegida do fogo e o valor constante da biomassa de lenhosas nas três áreas. Portanto, nesse capítulo, corroboramos a idéia de que o capim-flecha têm papel fundamental na dinâmica do fogo das savanas (campo cerrado) estudadas.

Palavras-chave: biomassa, características funcionais, complementariedade, diversidade filogenética, savana

**ABSTRACT** – Biological diversity may influence the structure and functioning of communities in several ways, for example, altering the species resource complementarity. However, “traditional” diversity measures (such as species richness or diversity indices as Shannon or Simpson) have been considered as rough biodiversity estimators. In that sense, several authors suggest that measures taking in account phylogenetic or functional relationships among species would be better predictors than those traditional measures. We can split this thesis in three fractions relatively distinct. The first, compounded by the first chapter, is a brief review on the properties of two promising approaches in Ecology – measures of phylogenetic diversity and functional diversity. We present and discuss briefly the major concepts, approaches and applications of these measures that are relatively new to Community Ecology.

Podemos dividir esta tese em três partes relativamente distintas. The second part, represented by the second chapter, is more theoretical and suggests a simple manner to incorporate the intraspecific variability in functional traits in a functional diversity measure. In this chapter, we demonstrate through simulations and using empirical data, that it is possible to include the functional variability existing within local populations, and also the variability that exists among populations occurring in distinct geographical areas. The third section is composed by the third and fourth chapters where we investigated the effects of different fire frequencies in the structure of cerrado communities. How does fire structure the cerrado woody species in terms of their relatedness and functional traits? In the third chapter we analysed the phylogenetic and functional diversities of the cerrado woody species under annual fires, biannual fires, and under fire exclusion for 12 years. We discuss the consequences of an increasing in fire frequency upon these diversities, and also which is the contribution of rare species to those measures. We found that under annual fires functional diversity is reduced significantly, that is, fire selects similar individuals in their functional traits when compared to communities under biannual or fire exclusion. Therefore, high frequency fire is an environmental filter selecting functionally similar species. Also, we show that rare species are important to this diversity. However, we did not find any difference for phylogenetic diversity, that is, different fire frequencies do not change species relatedness in average. Therefore, functional diversity might be somehow independent from evolutionary history.

In the fourth chapter we studied the herbaceous-undershrubby species. We investigated the effects of different fire frequencies in total above-ground biomass and also the biomass of functional groups (the tussock grass *Tristachya leiostachya* Nees, other grasses, woody species, and dry biomass) in savannas subjected to annual fires, biennial fires, and protected from fire in a 12 yr period. Protection from fire during 12 yr resulted in the accumulation of total biomass, which was more than twofold higher in the protected site than in the annually burned site. The negative correlation of *T. leiostachya* with other grasses and woody species in the annually burned site supports the idea that frequent fires favor this species, and may indicate an outcompeting effect. Therefore, knowledge not only about biomass but especially about its functional components is important to provide a better understanding of the processes and consequences involving different burning strategies.

Keywords: biomass, functional traits, complementarity, phylogenetic diversity, savanna



# INTRODUÇÃO

## GERAL

A INCRÍVEL VARIEDADE DE COMUNIDADES NATURAIS E ESPÉCIES QUE EXISTEM AO NOSSO REDOR saltam aos olhos de qualquer pessoa, mesmo aquela com o olhar mais desavisado. As inúmeras formas, cores e tamanhos com que nos deparamos diariamente, indo de exuberantes florestas tropicais, passando por savanas e campos naturais e chegando ao jardim de nossa casa, são notáveis. Apesar dos termos diversidade biológica ou ainda biodiversidade terem sido cunhados há menos de 40 anos, a percepção de diversidade, da riqueza das formas de vida – das quais somos apenas mais uma – é tão remota quanto a nossa própria existência. Filósofos gregos como Aristóteles (2423 – 2361 AP) ou seu sucessor Teofrasto (2411 – 2326 AP) foram exímios observadores da natureza, sendo o último considerado o “Pai da Botânica” e um dos primeiros a criar um sistema de classificação funcional para os vegetais.

No entanto, para inserir a diversidade biológica no contexto científico atual, precisamos ir além da mera observação e classificação, precisamos quantificá-la de alguma maneira. As maneiras tradicionais disponíveis para quantificar a diversidade biológica podem ser agrupadas em dois grupos importantes: 1) quantificações do número de espécies e 2) índices de diversidade de espécies (que incorporam a abundância relativa das espécies na comunidade). No primeiro grupo, encaixam-se três medidas de diversidade que expressam o número de espécies, propostas por Whittaker (1970): a diversidade alfa ( $\alpha$ ), que é provavelmente a medida mais simples de diversidade e consiste no número de espécies que ocorrem em dado local (por exemplo, uma comunidade); a diversidade beta ( $\beta$ ), que é a taxa de acumulação de espécies à medida que o observador se desloca a partir de um ponto; e a diversidade gama ( $\gamma$ ), que representa o número de espécies em uma região particular (por exemplo, englobando diversas comunidades em uma escala regional). Rosenzweig (1995) e Magurran (2004) apresentam uma boa revisão sobre as propriedades dessas três medidas de diversidade. No entanto, podemos também levar em conta a distribuição das abundâncias das espécies, isto é, a equabilidade, e assim, chegamos ao segundo grupo: os índices de diversidade. A partir da década de 1960, a exploração de índices que combinam o número de espécies e a equabilidade de suas abundâncias (ver Magurran 2004 para uma revisão), levou a uma explosão de trabalhos aplicando tais medidas. Consequentemente, existe uma verdadeira constelação de índices disponíveis na literatura (Rosenzweig 1995, Magurran



2004). Esses índices incorporam o número de espécies e as suas distribuições de várias maneiras, alguns dando maior peso para as espécies mais abundantes e outros para as espécies raras. No entanto, são geralmente influenciados pelo tipo e tamanho da amostragem e muitas vezes são difíceis de interpretar (Gaston 1996). Além disso, essas medidas não foram capazes de elucidar os processos presentes nas comunidades que podem levar à diversidade (Shimatani 2001). Atualmente, existem medidas de diversidade que levam em conta informações importantes – mas usualmente ignoradas – sobre as espécies. As mais notáveis são as medidas que incorporam as relações de parentesco entre as espécies e as que levam em conta as características funcionais dos organismos presentes na comunidade.

Comunidades ecológicas são assembléias de espécies coocorrentes que interagem potencialmente umas com as outras. Elas resultam não só de processos ecológicos presentes, como a competição entre as espécies (Hutchinson 1959, Leibold 1998) e os filtros ambientais (Weiher & Keddy 1995, Chase 2003), mas também de processos evolutivos passados e contínuos (Tofts & Silvertown 2000, Ackerly 2003). Assim, se por um lado, a presença ou ausência de certas características funcionais em uma comunidade pode ser atribuída ao ambiente (Ozinga *et al.* 2004), e a amplitude dessas características relacionada à competição entre as espécies (Dayan & Simberloff 2005), por outro, a história evolutiva das espécies deve influenciar a diversidade de características funcionais (Hardy 2006). A estrutura filogenética da comunidade (*i.e.*, as relações filogenéticas de suas espécies) tem sido usada como ferramenta para inferirmos os processos ecológicos que organizam a comunidade (*e.g.*, Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.* 2006).

Os padrões e processos de organização das comunidades também podem ser compreendidos utilizando a diversidade funcional, pois diferentes distribuições nas características funcionais podem implicar diferentes mecanismos de coexistência (ver Petchey *et al.* 2007 para referências). Por exemplo, se assembléias locais forem compostas por grupos aleatórios de espécies, então suas diversidades funcionais terão uma distribuição aleatória. No entanto, distribuições diferentes de um padrão aleatório podem indicar que processos como exclusão competitiva ou filtros ambientais são importantes na estruturação dessas assembléias (Holdaway & Sparrow 2006). A abordagem funcional está diretamente relacionada com os modelos de nicho, em que a separação de nichos permite a coexistência das

espécies pela ausência de competição por recursos similares e, portanto, leva à maior complementaridade (MacArthur 1972). Dessa forma, um aumento na diversidade funcional deve estar relacionado ao aumento na intensidade dos processos e do funcionamento das comunidades devido a uma maior complementaridade no uso dos recursos pelas espécies (Petchey 2003).

A diversidade funcional pode ser definida como sendo ‘o valor e a variação das características funcionais das espécies que influenciam o funcionamento das comunidades’ (Tilman 2001). Como consequência dessa definição, medir a diversidade funcional significa medir a diversidade de características funcionais, ou seja, os componentes dos fenótipos dos organismos que influenciam os processos na comunidade. Tendo em vista que essas medidas são relativamente recentes, quando comparadas às medidas tradicionais, decidimos dedicar o primeiro capítulo a elas. Nesse capítulo, discutimos brevemente as medidas tradicionais de diversidade e apresentamos duas abordagens importantes para a ecologia de comunidades: as diversidades filogenética e funcional. Assim, esperamos que o leitor tome conhecimento dessas abordagens, antes de prosseguir com a leitura da tese. Ao final do primeiro capítulo, chamamos a atenção para uma questão até pouco tempo sem uma resposta clara: Como incluir a variação intra-específica em medidas de diversidade funcional? A variabilidade funcional entre indivíduos da mesma espécie, apesar de usualmente ignorada, pode ser bastante importante para vários processos nas comunidades (por exemplo, na dinâmica de nutrientes, resistência a perturbações e produtividade). Assim, no segundo capítulo, apresentamos uma resposta simples para essa questão e, por meio de simulações e utilizando dados de comunidades naturais, incluímos com sucesso a variação funcional presente entre indivíduos da mesma espécie em um índice de diversidade funcional.

No entanto, um dos grandes desafios dos ecólogos é entender, e prever, as respostas das comunidades naturais frente a mudanças ambientais e climáticas, invasões biológicas, distúrbios naturais e antropogênicos. A idéia central – e original – desta tese de doutorado era investigar as respostas funcionais da vegetação de cerrado, frente a um de seus principais determinantes: o fogo. Evidentemente que, ao longo do doutorado, novas idéias surgiram e outras amadureceram. Os frutos dessas idéias compõem os primeiros dois capítulos e, por isso, somente agora entraremos no assunto

prometido no título – investigar as diferenças funcionais em áreas de cerrado com diferentes regimes de fogo. Então, antes que me acusem de propaganda enganosa, vamos ao tema original da tese.

## **O FOGO NO CERRADO**

No Brasil, o domínio do Cerrado ocupava originalmente cerca de dois milhões de km<sup>2</sup>, o que representa cerca de 23% do território nacional, especialmente no Planalto Central, sendo considerado a segunda maior província fitogeográfica do país em área (Ratter *et al.* 1997). Como o seu nome implica, no domínio do Cerrado, a vegetação de cerrado prevalece. Seguindo o conceito de Coutinho (1978), o cerrado se destaca por sua grande variação fisionômica, indo de um campo (campo limpo) a uma floresta (cerradão), mas com a maioria das suas fisionomias (campo sujo, campo cerrado e cerrado *sensu stricto*) dentro da definição de savana tropical (Bourlière & Hadley 1983). O cerrado possui dois componentes, o componente herbáceo-subarbusivo e o componente arbustivo-arbóreo, que são antagônicos, uma vez que ambos são heliófilos (Coutinho 1978). A importância deste aumenta em direção ao cerradão e daquele, em direção ao campo limpo (Coutinho 1978).

Há um consenso de que o fogo tem ocorrido nas savanas – e no cerrado, em particular – há milhares de anos, moldando suas paisagens e selecionando plantas e animais adaptados a esse fator (Coutinho 1990, Ramos-Neto & Pivello 2000), sendo portanto, um de seus principais e mais antigos determinantes ecológicos. Praticamente todas as plantas que ocorrem no cerrado desenvolveram mecanismos de tolerância ao fogo, ou mesmo dependem deste para sua existência ao longo do tempo (Coutinho 1990). Nas espécies do componente arbustivo-arbóreo, as adaptações predominantes ao fogo são aquelas que permitem que os tecidos vivos fiquem protegidos da ação das altas temperaturas decorrentes do fogo, como, por exemplo, a grande suberização dos troncos e ramos (Miranda *et al.* 1993) ou a capacidade de regeneração após a passagem do fogo (Coutinho 1990). Portanto, o fogo tende a favorecer aquelas espécies que possuem os meristemas protegidos ou que têm a habilidade de rebrotar a partir de estruturas subterrâneas (Coutinho 1990). Diferentes processos relacionados ao recrutamento, floração, dispersão e germinação podem ser estimulados por fatores relacionados ao fogo (Coutinho 1990, Keeley & Fotheringham 2000).

O clima do cerrado, com um inverno seco e um verão chuvoso, impõe uma grande estacionalidade à vegetação, especialmente ao componente herbáceo-subarbusivo, que seca e se torna inflamável (Ramos-Neto & Pivello 2000). Os fogos naturais tendem a ocorrer na estação úmida e nas transições entre as estações úmida e seca, queimando áreas menores, enquanto que os fogos antrópicos tendem a ocorrer na estação seca, queimando áreas maiores (Ramos-Neto & Pivello 2000). Queimadas frequentes tendem a favorecer o componente herbáceo-subarbusivo do cerrado, que é essencialmente pirofítico, em detrimento do componente arbustivo-arbóreo (Coutinho 1990). Porém, os efeitos de queimadas antrópicas frequentes devem ser muito mais severos do que aqueles resultantes das queimadas naturais, que no cerrado ocorrem normalmente num intervalo de dois a três anos (Coutinho 1990), reduzindo as reservas de carboidratos e nutrientes necessárias para o crescimento pós-fogo (Miyanishi & Kellman 1986) e levando a perdas substanciais dos nutrientes presentes na comunidade (Hoffmann 2002).

A diversidade funcional tem sido vista como a chave para se prever a estabilidade, invasibilidade, aquisição de recursos, ciclagem de nutrientes e produtividade nas comunidades (Mason *et al.* 2003). Perturbações, como o fogo, são um dos fatores-chave que moldam a vegetação, e o uso atual da terra implicam mudanças profundas nos regimes de perturbações, especialmente em comunidades em que o fogo é um dos principais fatores determinantes (Rusch *et al.* 2003). Embora poucos caracteres tenham uma associação geral com respostas a perturbações, estudos mais detalhados revelaram que certos atributos vegetais estão relacionados a tipos específicos de perturbações (Grime 2001). Dessa forma, acredita-se que o funcionamento das comunidades é dependente não do número de espécies por si só, mas dos caracteres funcionais das espécies presentes (*e.g.*, Hooper & Vitousek 1997). Portanto, comunidades com uma maior diversidade de caracteres funcionais, isto é, com uma maior diversidade funcional, devem operar de modo mais eficiente (Tilman *et al.* 1997).

As queimadas estão entre as diversas perturbações a que reservas de cerrado têm sido submetidas hoje em dia (Ramos-Neto & Pivello 2000). Áreas cercadas por lavouras ou pastos tendem a aumentar a frequência de queimadas em áreas de cerrado, especialmente no inverno, quando os incêndios queimam áreas maiores e são catastróficos (Ramos-Neto & Pivello 2000). Entender como a vegetação responde

ao fogo é importante para prever as propriedades e as distribuições de muitas comunidades (Smith *et al.* 1997), incluindo o cerrado (Coutinho 1990). O fogo pode agir como um filtro ambiental selecionando certas características funcionais em comunidades com regimes de queimada distintos (Díaz *et al.* 1998), determinando inclusive a composição específica das comunidades (Thonicke *et al.* 2001). Portanto, esperamos diferentes combinações de características em sistemas com diferentes históricos de fogo (Keeley & Zedler 1998). Porém, como o fogo estrutura as comunidades arbustivo-arbóreas do cerrado em termos das relações de parentesco das espécies e de suas características funcionais? Até o momento, não há nenhum estudo – publicado, ao menos – envolvendo a diversidade funcional do cerrado, especialmente relacionando-a ao efeito de diferentes regimes de queimada. Assim, no terceiro capítulo, analisamos as diversidades filogenética e funcional do componente arbustivo-arbóreo em áreas com diferentes regimes de fogo. Nesse capítulo, discutimos a influência do aumento da frequência de fogo sobre essas diversidades e também investigamos qual a contribuição das espécies raras nesse contexto.

Finalmente, no quarto capítulo, estudamos os efeitos do fogo na biomassa total e de grupos funcionais do componente herbáceo-subarbustivo, que apresenta uma relação muito mais íntima com o fogo. Os grupos funcionais que estudamos são: i) a gramínea *Tristachya leiostachya* (capim-flecha), que é a espécie dominante nas áreas abertas do parque; ii) demais gramíneas; iii) plantas lenhosas; e iv) biomassa seca. Nesse capítulo, investigamos os efeitos dos diferentes regimes de fogo na biomassa desses grupos e também como eles estão relacionados entre si. Escrevemos os capítulos no formato de artigos científicos, como forma de agilizar as publicações, o que muitas vezes implica inevitáveis repetições.

## **ÁREA DE ESTUDO**

O Parque Nacional das Emas (PNE) foi criado em 1961, pelo decreto federal nº 49.874, a partir de terras doadas ao Estado pelo fazendeiro Filogônio Garcia. Em 1972, o decreto federal nº 70.376 excluiu dos limites do PNE parte das cabeceiras dos rios Jacuba e Araguaia, estabelecendo sua delimitação atual, com 132.941 ha. O PNE recebeu esse nome devido ao grande número de emas (*Rhea*

*americana*) que podem ser observadas em seu interior. O PNE representa uma das principais reservas de Cerrado no Brasil e é considerado uma das maiores e mais bem preservadas, sendo, pois, uma das áreas criticamente prioritárias para a conservação do Cerrado. Em 2001, o PNE foi incluído pela Unesco (Unesco 2001) na lista dos Patrimônios Naturais da Humanidade, como um dos sítios que contêm a flora, a fauna e os habitats-chave que caracterizam o cerrado.

O PNE está localizado no Planalto Central Brasileiro, na região nuclear do Cerrado, nos municípios de Mineiros e Chapadão do Céu, sudoeste do estado de Goiás, entre as coordenadas 17°49'-18°28'S e 52°39'-53°10'W. Dista cerca de 88 km de Mineiros, por estrada de asfalto, e 28 km de Chapadão do Céu, por estrada de terra. O PNE está situado sob clima do tipo Aw de Köppen (1948), ou seja, tropical subquente úmido com três meses secos no inverno, ou Zonobioma II de Walter (1986), isto é, tropical úmido-árido com chuvas estivais. A pluviosidade anual varia de 1200 a 2000 mm, concentrada entre setembro e março, e a temperatura média anual é de cerca de 24,6°C (Ramos-Neto & Pivello 2000). Em junho e julho, ocorrem normalmente de uma a três geadas, que atingem com maior intensidade as áreas em topo de chapada (Ramos-Neto & Pivello 2000). A ocorrência de veranicos, curtos períodos de seca durante o verão, é rara.

No parque, predomina um relevo plano, de topo de chapada, com altitudes variando de 820 a 890 m, além de partes mais baixas, com até 720 m (Ramos-Neto & Pivello 2000). A fisiografia do parque é determinada pelo divisor de águas entre as bacias dos rios Formoso e Jacuba. As nascentes do rio Jacuba são caracterizadas por vales muito erodidos, cujas escarpas são muito íngremes, às vezes com até 80°, ao contrário das nascentes do rio Formoso, que não excedem 20° de inclinação. Os solos, de modo geral, são do tipo Latossolo Vermelho-Escuro e Latossolo Vermelho-Amarelo, ambos distróficos. Predominam na reserva as fisionomias abertas de cerrado – campos limpos, campos sujos e campos cerrados – que ocupam 78,5% da área (104.359 ha), especialmente nas áreas planas de topo de chapada. Nessas fisionomias mais abertas, há grandes extensões em que predomina uma espécie de gramínea, o capim-flecha (*Tristachya leiostachya*) (Ramos-Neto & Pivello 2000). O cerrado *sensu stricto* ocupa 13,8% da área (18.408 ha), sendo encontrado principalmente nas encostas da bacia do rio Jacuba. Além do cerrado, outros tipos vegetacionais estão presentes na reserva: as áreas de campos úmidos,

campos de murundus e buritizais representam 4,8% da reserva (6.377 ha) e estão associadas às várzeas dos cursos d'água; as áreas de florestas estacionais semidecíduas e ripícolas ocupam 2,9% (3.853 ha) e estão associadas, respectivamente, a solos mais férteis e a cursos d'água.

Até 1984, o parque era explorado por fazendeiros como área de pastejo e o fogo era utilizado para promover a rebrota das forrageiras (Ramos-Neto & Pivello 2000). Após essa data, o parque foi totalmente cercado e a entrada de gado não foi mais permitida. Desde então, uma política de exclusão do fogo foi adotada no parque, com exceção dos 314 km de aceiros (Figura 1) queimados anualmente desde 1996 de maneira a impedir o alastramento de possíveis queimadas (Figura 2). Desde 1973, há registros sobre as áreas queimadas dentro da reserva a cada ano, porém os registros mais confiáveis se dão a partir de 1994. Dessa forma, é possível analisar com confiança o histórico de queimadas em um dado ponto do PNE nos últimos 12 anos. O que se observa é a existência de um mosaico de áreas com diferentes históricos de fogo na área do PNE, desde áreas queimadas anualmente (aceiros) até áreas queimadas uma única vez nesse período. Atualmente o tempo médio de recorrência de fogo em uma dada área no PNE é de sete anos (França et al. 2007). Dentro desse cenário selecionamos 3 áreas com diferentes históricos de fogo: dois aceiros – um queimado anualmente desde 1994 e outro queimado em 1994, 96, 99, 2001-2003 – e uma área sem ocorrência de fogo nos últimos 12 anos (Figuras 3, 4 5).

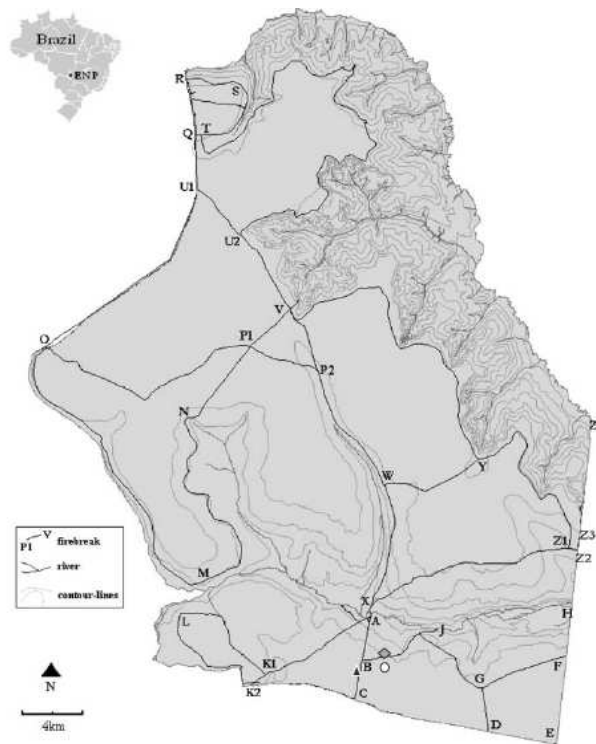


Figura 1 – Rede de aceiros no Parque Nacional das Emas (17°49' - 18°28'S, 52°39'–53°10'W). Aceiro queimado anualmente desde 1994 (▲), aceiro queimado em 1994, 96, 99, 2001-2003 (■), área protegida do fogo desde 1994(○). Adaptado de Ramos-Netto & Pivello (2000).



Figura 2 – Aceiro sendo queimado no Parque Nacional das Emas. Foto: M. Cianciaruso.





Figura 4 – Aceiro queimado anualmente desde 1994 no Parque Nacional das Emas. Foto: M. Cianciaruso.



Figura 5 – Acciuro queimado em 1994, 96, 99, 2001-2003 no Parque Nacional das Emas. Foto: M. Cianciaruso.



Figura 6 – Área sem ocorrência de fogo desde 1994 no Parque Nacional das Emas. Foto: M. Cianciaruso.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly DD. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: S165-S184.
- Bourlière F & Hadley M. 1983. Present-day savannas: an overview. In: Goodall DW. *Ecosystems of the world – tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, p. 1-17.
- Cavender-Bares J, Ackerly DA, Baum D & Bazzaz FA. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163: 823-843.
- Coutinho LM. 1978. O conceito do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 17-23.
- Coutinho LM. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In Goldammer JG. *Fire in the tropical biota*. Springer, Berlin.p. 81-103.
- Dayan T & Simberloff D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* 8: 875-894.
- França, H., M.B. Ramos-Neto, and A. Setzer. 2007. O fogo no Parque Nacional das Emas. *Biodiversidade*, Vol. 27. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Gaston, K. J. 1996. *Biodiversity: A biology of numbers and differences*. Blackwell Science, Oxford.
- Hardy CR. 2006. Reconstructing ancestral ecologies: challenges and possible solutions. *Diversity and Distributions* 12: 7-19.
- Holdaway RJ & Sparrow AD. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed?grassland successional sequence. *Journal of Ecology* 94: 1092-1102.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- Keeley JE & Fotheringham CJ. 2000. Role of fire in regeneration from seeds. In Fenner M. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford. p.
- Köppen, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. Berlin.
- Hoffmann W. 2002. Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. *Journal of Tropical Ecology* 18: 137-142.
- Leibold M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*

12: 95-100.

- MacArthur RH. 1972. Geographical ecology. Harper & Row, New York.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford, Blackwell.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG & Wilson JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Miranda AC, Miranda HS, Dias IO & Dias BF. 1993. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 313–320.
- Miyanishi K & Kellman M. 1986. The role of root nutrient reserves in regrowth of two savanna shrubs. *Canadian Journal of Botany* 64: 1244-1348.
- Ozinga WA, Bekker RM, Schaminée JHJ & Groenendael JM van. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology* 92: 767-777.
- Petchey OL. 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos* 101: 323-330.
- Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS & Gaston KJ. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977-985.
- Ramos-Neto MB & Pivello VR. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna National Park: rethinking management strategies. *Environmental Management* 26: 675-684.
- Ratter JA, Ribeiro JF & Bridgewater S. 1997, The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.
- Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge, Cambridge University.
- Rusch G, Pausas JG & Lepš J. 2003. Plant Functional Types in relation to disturbance and land use – Introduction. *Journal of Vegetation Science* 14: 305-422.
- Smith TM, Shugart HH & Woodward FI. 1997. Plant functional types. Cambridge University, Cambridge.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. Pp.109–120. In: S.A Levin (ed.). *Encyclopaedia of biodiversity* San Diego, Academic.
- 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: 1300-1302.
- Tofts R & Silvertown J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 363-369.
- Unesco. United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization. 2001. Cerrado protected areas: Chapada dos Veadeiros and Emas National Parks. Unesco, Paris. <http://www.unesco.org/hc/sites/1035.htm>.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA & Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Weiher E & Keddy PA. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159-164.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.

# CAPÍTULO I\*

**“EVERYTHING SHOULD BE MADE AS SIMPLE AS POSSIBLE, BUT NOT SIMPLER.”**

**(ALBERT EINSTEIN)**

---

\* Formatado nas normas da revista Acta Botanica Brasílica

## **Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia**

Marcus Vinicius Cianciaruso<sup>†, ‡</sup>, Igor Aurélio da Silva<sup>1</sup> e Marco Antônio Batalha<sup>1</sup>

---

<sup>†</sup> Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica, CP 676, 13565-905 São Carlos, SP, Brasil  
<sup>‡</sup> Autor para correspondência: [cianciaruso@gmail.com](mailto:cianciaruso@gmail.com)

**RESUMO** – (Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia). Embora a diversidade pareça ser o conceito ecológico mais intuitivo, nenhuma definição consensual foi formulada. As medidas tradicionais de diversidade, que levam em conta apenas o número de espécie e suas contribuições relativas, têm se mostrado estimativas grosseiras da estrutura das comunidades. Medidas de diversidade que incorporem informações sobre as relações filogenéticas das espécies ou suas características funcionais devem ser melhores do que as medidas tradicionais. Apresentamos uma pequena revisão das propriedades e aplicações de algumas medidas de diversidade. Enfatizamos aqui duas abordagens recentes e promissoras, as diversidades filogenética e funcional, que têm se mostrado mais sensíveis para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais do que as medidas tradicionais de diversidade. Na diversidade filogenética, as relações de parentesco entre as espécies são levadas em conta, enquanto que na diversidade funcional traços que devem ter relações com o funcionamento das comunidades são considerados. Discutimos ainda os desafios e as perspectivas para o uso dessas duas abordagens na Ecologia.

**Palavras-chave:** complementaridade, comunidade, filogenia, nicho

**ABSTRACT** – (Phylogenetic and functional diversities: new approaches to Ecology). Although diversity seems to be the most intuitive ecological concept, no consensual definition has been stated. Traditional diversity measures, which take into account only the number of species and their relative contribution, have revealed to be crude estimates of community structure. Diversity measures including information on phylogenetic relationships among species or their functional traits should be better than the traditional measures. We present a small review of the properties and applications of some diversity measures, emphasizing two recent and promising approaches, the phylogenetic and functional diversities, which have been shown to be more sensitive to detect responses of communities to environmental changes than traditional diversity measures. In phylogenetic diversity, species relatedness are taken into account, whereas in functional diversity traits related with community functioning are considered. We also discuss challenges and perspectives for the use of these two approaches in Ecology.

**Key words:** community, complementarity, niche, phylogeny



## Introdução

Antes mesmo de a Ecologia existir como ciência, os naturalistas já estavam interessados nos padrões da distribuição de espécies nas comunidades naturais. Por exemplo, o gradiente latitudinal de riqueza é considerado “o padrão ecológico mais antigo” (Hawkins 2001), já percebido por Humboldt (1808), que escreveu: “Quanto mais perto chegamos dos trópicos, maior o aumento na variedade das estruturas, na beleza das formas e na mistura das cores, assim como na juventude perpétua e no vigor da vida orgânica”. Essas primeiras idéias sobre a distribuição das espécies, descritas no século XIX, formaram o embrião da Ecologia como uma ciência única. Não obstante, percepções sobre a distribuição de espécies são mais antigas que nossa própria espécie (Begon *et al.* 1996). Logo depois que nossos ancestrais adquiriram seus primeiros pensamentos conscientes, eles devem ter percebido o valor de saber onde poderiam achar plantas e animais palatáveis (Worster 1994).

No último século, contudo, nosso conhecimento avançou bastante, e muitas teorias foram formuladas. A teoria da sucessão ecológica (Clements 1916, Gleason 1927), a ubiquidade e a raridade das espécies (Fischer *et al.* 1943, Preston 1948, MacArthur 1960), a biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967) e a distribuição latitudinal da diversidade de espécies (Brown 1995) são exemplos de teorias heurísticas na ecologia de comunidades, que contribuíram consideravelmente para a compreensão espaço-temporal dos padrões de diversidade biológica (Rosenzweig 1995, Magurran 2004).

Tais teorias continuam sendo questionadas, outras são ainda formuladas – como a teoria neutra de Hubbell (2001) –, mas questões relacionadas à diversidade biológica não são mais exclusivas à comunidade científica. Nesse sentido, a Conferência Rio-92 foi um divisor de águas, pois, a partir desse encontro, a diversidade biológica deixou de ser assunto de ecólogos e ativistas ambientais, passando a ser uma questão de preocupação pública e debate político (Ricotta 2005). Hoje em dia, muitas pessoas estão conscientes de que a extinção de espécies está se acelerando, ainda que poucas compreendam totalmente a magnitude da perda. Cerca de 20% da área coberta originalmente com floresta tropical pluvial já foram completamente destruídos, e outros 40% estão seriamente degradados (Myers 1988). As taxas de extinção podem ser tão altas quanto uma velocidade de perda de três espécies por hora (Wilson 1992).

Tendo em vista esse cenário, questões críticas devem ser respondidas pela ecologia de comunidades. Os problemas ambientais mais urgentes exigem que os cientistas prevejam os efeitos das alterações humanas. Precisamos, por exemplo, prever a densidade e a distribuição de espécies

introduzidas artificialmente; avaliar o impacto em uma comunidade da construção de uma rodovia ou determinar as consequências da poluição (Smith 2000). Para isso, a capacidade de previsão das teorias ecológicas tem de melhorar consideravelmente (Peters 1991). No caso das relações entre a diversidade biológica e as funções da comunidade, tais como produtividade, ciclagem de nutrientes, sequestro de carbono e estabilidade, nossa capacidade de previsão ainda é fraca, embora essas relações estejam sendo estudadas há muitas décadas (Ricotta 2005). Essa escassez de resultados inequívocos levou a comentários como o de Hurlbert (1971) sobre o ‘não-conceito de diversidade de espécies’ e o de Poole (1974) de que medidas de diversidade são ‘respostas para questões que ainda não foram encontradas’.

Embora a diversidade pareça o conceito ecológico mais bem estudado e intuitivo, nenhuma definição consensual foi formulada (Ricotta 2005). A inevitável perda de informação que existe quando resumimos um grande conjunto de dados de uma comunidade faz com que alguns digam que os índices tradicionais de diversidade mais escondem do que revelam (Rousseau *et al.* 1999). Tem-se tornado claro que essas medidas tradicionais são estimativas muito grosseiras da estrutura (Webb 2000, Ricotta *et al.* 2005) e do funcionamento (Díaz & Cabido 2001, Petchey 2004) da comunidade. Por exemplo, se uma mudança ambiental qualquer repõe uma comunidade em que as espécies pertencem a gêneros distintos por outra em que a maioria das espécies pertencem ao mesmo gênero, mantendo o mesmo número de espécies e a mesma distribuição de abundâncias, análises tradicionais da diversidade não revelarão nenhum efeito da mudança sobre a comunidade. Da mesma forma, se uma dada mudança ambiental provoca a substituição de uma comunidade em que as espécies têm diferentes vetores de polinização por outra em que as espécies têm um único vetor, mantendo novamente o mesmo número de espécies e a mesma distribuição de abundâncias, então as análises tradicionais também não detectarão nenhuma mudança. Portanto, medidas de diversidade que incorporem informações sobre as relações filogenéticas das espécies (Webb 2000, Ricotta *et al.* 2005) ou suas características funcionais (Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2006) devem ser melhores do que as medidas tradicionais.

Neste artigo, apresentamos uma pequena revisão das propriedades e aplicações de algumas medidas de diversidade. Enfatizamos duas abordagens distintas para medi-la, as diversidades filogenética (Clarke & Warwick 1998, Webb 2000) e funcional (Petchey & Gaston 2006), que têm se mostrado mais sensíveis para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais do que as medidas tradicionais de diversidade (Ricotta *et al.* 2005, Petchey & Gaston 2006). Sendo assim, aqui nós: *i*) revemos algumas medidas tradicionais de diversidade; *ii*) apresentamos a diversidade filogenética, em que as relações de parentesco entre as espécies são levadas em conta; *iii*) apresentamos a diversidade funcional, em que traços que devem ter relações com o funcionamento

das comunidades são considerados; e *iv*) discutimos os desafios e as perspectivas para o uso dessas duas abordagens promissoras para a Ecologia.

### **Medidas tradicionais de diversidade**

Quando estamos interessados em quantificar e resumir a diversidade de uma comunidade, uma primeira maneira de fazermos isso é simplesmente contar o número de espécies que ali ocorrem. Esse número de espécies pode ser expresso tanto em função de uma unidade de área – e, nesse caso, falamos em “densidade de espécies” – ou de um certo número de indivíduos – e, nesse caso, falamos em “riqueza de espécies” (Krebs 1999). Entretanto, rapidamente ficou claro que essa simples quantificação do número de espécies era uma estimativa muito grosseira da diversidade de uma comunidade (Ricotta 2005). Quando estimamos a diversidade dessa forma, consideramos tanto uma espécie rara, que aparece com um único indivíduo na comunidade, quanto uma comum, que aparece com um número muito grande de indivíduos, da mesma forma – ambas têm o mesmo peso na quantificação da diversidade estimada pela densidade ou pela riqueza de espécies.

Para evitar esse problema, podemos incluir a contribuição relativa de cada espécie na quantificação. Com isso, chegamos aos chamados índices de diversidade, dos quais muitos foram e continuam sendo propostos, entre os quais os de Shannon e Simpson (Magurran 2004). Se houver  $N$  espécies na comunidade, podemos calcular a contribuição relativa de cada uma delas, medindo algum descritor dos seus indivíduos, como a altura ou a biomassa, ou simplesmente contando o número de indivíduos – o que é o mais comumente feito. A contribuição relativa da  $i$ -ésima espécie, em que  $i = 1, 2, \dots, N$ , pode ser notada como  $p_i$ , de modo que  $p_i$  varia de 0 a 1 e a somatória de  $p_i$  é igual a 1. A lógica desses índices é que eles combinam tanto o número de espécies, a riqueza, quanto a equabilidade, a maneira como os indivíduos se distribuem pelas espécies. Ainda que cada índice tenha suas particularidades e cada um pese as espécies raras e abundantes de maneiras diferentes, altas riquezas e altas equabilidades estão correlacionadas com altas diversidades (Ricotta 2003).

Da maneira como é usualmente calculada, isto é, pela abundância das espécies, essa contribuição relativa ignora quaisquer outras diferenças entre as espécies. Assim, um indivíduo de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze), que pode chegar a 40 metros de altura e pesar mais de 200 toneladas, tem o mesmo peso no cálculo da diversidade que um arbusto na submata, com alguns poucos metros de altura e pesando alguns poucos quilos. Assim, essas medidas tradicionais de diversidade acabam assumindo duas premissas, que são, via de regra, ignoradas pelos pesquisadores. Primeiro, a de que todas as espécies são consideradas equivalentes, isto é, todas têm

a mesma importância no que diz respeito à quantidade de informação que carregam, não importando se algumas possuem alto valor de conservação ou ainda se outras são importantes para a manutenção dos processos na comunidade (Magurran 2004). Segundo, dentro de uma dada espécie, assume-se que os indivíduos são equivalentes, isto é, não importa se têm alturas ou biomassas diferentes, se crescem em locais mais ou menos sombreados etc.

Um passo importante na ciência é reconhecer a importância de cada método ou abordagem e decidir ponderadamente quando usar um método ou uma abordagem particular. As medidas tradicionais de diversidade têm respondido às nossas perguntas? Conseguimos chegar a boas previsões com elas? Para ambas as perguntas, as respostas parecem ser negativas. E isso não é surpreendente, já que não só as espécies são diferentes entre si, como indivíduos de uma dada espécie também o são. Nesse caso, medidas que incorporem informações sobre as espécies ou sobre os indivíduos devem ser melhores do que aquelas que não o fazem.

### **Medidas de diversidade filogenética**

A diversidade filogenética é uma medida da diversidade de uma comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (Magurran 2004). A premissa principal dessa medida é que a diversidade é maior em uma comunidade em que as espécies são filogeneticamente mais distintas. A percepção dominante em ecologia evolutiva é que espécies coexistindo devem diferir significativamente e que a maior parte da variação entre espécies aparentadas é uma resposta adaptativa à competição no passado, quando os traços não diferiam (Harvey & Rambaut 2000). A predição geral desse modelo de evolução é que a divergência nos traços ecológicos deve ser ampla. Entretanto, estudos recentes mostraram que muitas linhagens apresentam um conservadorismo dos traços ecológicos dominantes (e.g., Harvey & Rambaut 2000, Prinzing *et al.* 2001, Ackerly 2003), isto é, esses traços tendem a se manter ao longo dessas linhagens evolutivas. Por que isso ocorre?

Há várias maneiras pelas quais um ancestral comum recente pode restringir a radiação adaptativa de uma linhagem: *i*) o tempo para a evolução de diferenças entre táxons filogeneticamente próximos é menor que entre táxons filogeneticamente distantes (inércia filogenética; Felsenstein 1985); *ii*) padrões arquiteturais, fisiológicos e ontológicos podem enviesar os tipos de traços que podem evoluir (restrições estruturais; Wake & Larson 1987); e *iii*) o baixo valor adaptativo de formas transicionais restringe a diversidade de traços que podem evoluir (restrições adaptativas; Wright 1982). Consequentemente, há em geral uma relação positiva entre uma medida da proximidade filogenética entre duas espécies e uma medida de suas histórias de vida e similaridade ecológica (Harvey & Pagel 1991, Silvertown *et al.* 1997). Portanto, uma comunidade em que as espécies estão

distribuídas em muitos gêneros deve apresentar uma diversidade maior que uma comunidade em que a maioria das espécies pertence a um mesmo gênero (Magurran 2004).

As primeiras tentativas de incorporar a informação filogenética das comunidades em medidas de diversidade remontam à década de 1970 (Simberloff 1970, Pielou 1975). Contudo, somente a partir da década de 1990 é que essa abordagem ganhou força, em consequência de sua importância em estabelecer prioridades na conservação (May 1990). A extinção de uma espécie sem parentes próximos em uma comunidade tende a levar a uma perda maior de informação genética do que a extinção de uma espécie com parentes próximos (May 1990, Williams *et al.* 1991). Por causa disso, uma melhor estratégia de conservação é estabelecer reservas que contenham a maior diversidade filogenética possível (Vane-Wright *et al.* 1991, Williams *et al.* 1991, Faith 1996, mas veja Polasky *et al.* 2001).

A melhor medida da relação filogenética de duas espécies é a idade do evento de especiação sofrido pelo mais recente ancestral em comum (Harvey & Pagel 1991). Essa informação pode ser estimada pela diferença nos pares de base de um gene neutro usado em filogenia molecular entre duas espécies (Harvey & Pagel 1991). Faith (1992) foi o primeiro a propor uma medida de diversidade filogenética baseada na idade da especiação, conhecida como índice PD (do inglês *phylogenetic diversity*). Essa medida é obtida pela soma dos comprimentos dos braços da árvore filogenética das espécies de uma comunidade (Faith 1992). Longos comprimentos de braços correspondem a tempos evolutivos maiores e, presumivelmente, a grupos taxonômicos mais distintos. Portanto, a PD de uma comunidade é uma função do número de espécies e da diferença filogenética entre elas (Faith 1992). No entanto, o cálculo da PD de grandes comunidades requer que todas as espécies sejam sequenciadas, o que muitas vezes é impraticável. Além disso, não há nenhuma garantia de que a taxa de mudança molecular em um determinado gene seja a mesma em diferentes linhagens de uma comunidade (Webb 2000). Logo, para obter uma boa estimativa da diversidade filogenética da comunidade, é necessário o sequenciamento de vários genes (Webb 2000).

Um método alternativo mais simples é considerar a topologia de uma filogenia. Topologia, em matemática, é o estudo das propriedades das formas geométricas. Considerando as formas geométricas de filogenias, o parentesco entre duas espécies pode ser estimado pela distância topológica entre elas, ou seja, pelo número de nós ou ligações que as separam em uma árvore filogenética (Webb 2000, Ricotta 2004). A idéia foi desenvolvida primeiramente por Vane-Wright *et al.* (1991) para incorporar um valor taxonômico de cada espécie nas medidas de diversidade. Ele chamou esse valor específico de distinguibilidade taxonômica (do inglês *taxonomic distinctiveness*). A distinguibilidade taxonômica de uma espécie  $x_i$  em uma dada comunidade é a soma das distâncias

topológicas (i.e., número de ligações) entre todos os pares de espécies dos quais  $x_i$  participa (Fig. 1, Vane-Wright *et al.* 1991, Ricotta 2004). O índice de diversidade taxonômica de Vane-Wright *et al.* (1991) é obtido simplesmente pela soma das distinguibilidades taxonômicas de uma amostra.

Duas medidas promissoras baseadas em distâncias topológicas são a distinção taxonômica ( $\Delta^*$ , *taxonomic distinctness*) e a diversidade taxonômica ( $\Delta$ , *taxonomic diversity*; Warwick & Clarke 1995, 1998, Clarke & Warwick 1998). Essas medidas são promissoras por serem fáceis de calcular, por terem sido aplicadas em várias comunidades e por serem robustas em relação a diferenças na amostragem (Clarke & Warwick 1998, Magurran 2004). A diversidade taxonômica é estimada pelo número esperado de nós entre quaisquer dois indivíduos sorteados em uma comunidade (Clarke & Warwick 1998). A distinção taxonômica, por sua vez, é modificada para remover o peso excessivo da abundância das espécies no cálculo da diversidade taxonômica. A distinção taxonômica é estimada pelo número esperado de nós entre quaisquer dois indivíduos de espécies diferentes sorteados em uma comunidade (Clarke & Warwick 1998). Ambos os índices podem ser calculados usando os programas Past (Hammer *et al.*, 2001) e Primer-E (Clarke & Warwick, 2001a), que estimam intervalos de confiança por aleatorizações.

Os primeiros estudos utilizando a distinção taxonômica e a diversidade taxonômica investigaram as respostas de comunidades bentônicas aos distúrbios antrópicos (Warwick & Clarke 1995, 1998). Depois disso, essas medidas e suas variações (i.e., variação na distinção taxonômica e distinção taxonômica média; Clarke & Warwick 2001b) foram usadas para identificar respostas de muitas comunidades ecológicas a vários tipos de distúrbios e gradientes ecológicos (e.g., macrófitos, Mouillot *et al.* 2005; nemátodos, Warwick & Clarke 2005; peixes, Bhat & Magurran 2006; e plantas, Silva & Batalha 2006). Recentemente, Ricotta (2004) combinou a abundância relativa das espécies com a distinguibilidade taxonômica em um índice paramétrico de diversidade (sensu Hurlbert 1971). Ele o chamou de distinção taxonômica esperada (*expected taxonomic distinctness*, Ricotta 2004). A grande vantagem da distinção taxonômica esperada é que podemos variar sua sensibilidade a diferenças na contribuição das espécies raras (Ricotta 2004). Esse índice tem também se apresentado adequado para capturar mudanças na estrutura da comunidade de plantas (Ricotta *et al.* 2005, Silva & Batalha 2006).

Outra aplicação interessante é em estudos de interações evolutivas entre hospedeiros e parasitas (Poullin & Moulliot 2003, 2004; Krasnov *et al.* 2004). Essas medidas de diversidade têm se mostrado mais sensíveis para identificar padrões de especificidade que as tradicionais. Por exemplo, a distinção taxonômica de pequenos mamíferos parasitados por pulgas foi em geral menor do que o esperado ao acaso, sugerindo que pulgas parasitas usam um espectro taxonômico mais estreito de hospedeiros que o disponível a elas (Krasnov *et al.* 2004). Estudos da diversidade taxonômica de

parasitas de peixes mostraram que populações de Salmonidae adquiriram assembléias de parasitas tão taxonomicamente diversas quanto as populações nativas (Poullin & Moulliot 2003). Em contraste, estudos anteriores baseados somente na riqueza de espécies encontraram assembléias de parasitas mais específicas em peixes introduzidos do que nos nativos (Kennedy & Bush 1994). Contudo, ainda não há estudos com medidas de diversidade taxonômica que tenham investigado as interações específicas entre as plantas. Uma questão que merece futuras investigações é se há especificidade na relação entre lianas ou epífitos e seus forófitos. A diversidade taxonômica de assembléias de forófitos usadas por epífitos ou lianas é menor que o esperado ao acaso?

O desafio da abordagem filogenética em ecologia de comunidades para muitos organismos ainda é desenvolver medidas que incorporem informações derivadas de hipóteses filogenéticas. A distinção e a diversidade taxonômicas, embora robustas, são baseadas na topologia lineana (hierárquica; Warwick & Clarke 1995, 1998), que em muitas vezes não é uma estimativa acurada da relação filogenética das espécies. Recentemente, filogenias moleculares cladísticas estão sendo publicadas para muitos organismos (e.g., aves, Sibley & Ahlquist 1990; plantas, Angiosperm Phylogeny Group 2003). Isso permite-nos não só calcular com uma maior facilidade as medidas de diversidade filogenética que considerem o comprimento dos braços (Faith 1992, Webb *et al.* 2007), como também examinar explicitamente a estrutura filogenética das comunidades (Webb *et al.* 2002). Nesse sentido, avanços significativos têm sido feitos em ecologia de plantas, de modo que podemos estimar em milhões de anos a diversidade filogenética das comunidades (Webb *et al.* 2007).

Webb (2000) propôs duas medidas de diversidade baseadas na recente classificação filogenética das angiospermas (Angiosperm Phylogeny Group 2003): a distância média par-a-par (MPD, do inglês *mean pairwise distance*) e a distância média do vizinho mais próximo (MNND, do inglês *mean nearest neighbor distance*). A MPD é a distância filogenética média entre todas as combinações de pares de espécies e a MNND é a distância filogenética média do parente mais próximo de todas as espécies (Webb 2000). Enquanto a MPD nos dá um valor geral da estrutura filogenética da comunidade, a MNND é o equivalente às taxas de espécies por gênero (Webb 2000). Essas medidas podem ser calculadas facilmente em dois programas computacionais, o Phylomatic (Webb & Donoghue 2005) e o Phylocom (Webb *et al.* 2007). O Phylomatic é uma base de dados e um conjunto de ferramentas para a construção de árvores filogenéticas de angiospermas (Webb & Donoghue 2005). As árvores geradas são baseadas nas informações de várias filogenias moleculares publicadas (árvore de referência R20050610; Webb & Donoghue 2005). Os comprimentos dos braços são baseados nas idades mínimas estimadas para gêneros, famílias e ordens a partir de dados fósseis (Wikström *et al.* 2001). Os nós não datados são espaçados igualmente entre os nós datados

por um algoritmo no Phylocom, chamado BLADJ (do inglês *branch length adjustment*; Webb *et al.* 2007). Além disso, o Phylocom, por sua vez, calcula várias métricas de estrutura filogenética da comunidade, conservadorismo e correlação de traços (ver Webb *et al.* 2007).

Medidas de diversidade filogenética também podem ser usadas para analisar os processos ecológicos que organizam a comunidade (Webb *et al.* 2002). Comunidades ecológicas são assembleias de espécies coocorrentes que interagem potencialmente uma com a outra. Elas resultam não só de processos ecológicos presentes, como a competição entre as espécies (Hutchinson 1959, Leibold 1998) e os filtros ambientais (Weiher & Keddy 1995, Chase 2003), mas também de processos evolutivos passados e contínuos (Tofts & Silvertown 2000, Ackerly 2003). Com base nessas premissas, Webb *et al.* (2002) propuseram um esquema lógico para inferir mecanismos de coexistência contemporânea (Tab. 1): se os traços funcionais forem conservados na evolução das linhagens de espécies (i.e., traços são mais similares entre as espécies mais próximas filogeneticamente; Ackerly 2003) e os filtros ambientais forem o processo ecológico dominante (Weiher & Keddy 1995, Webb 2000), níveis de coocorrência entre espécies próximas filogeneticamente tendem a ser altos (atração filogenética). Por outro lado, se os traços funcionais forem filogeneticamente conservados e a competição por recursos limitados for o principal processo ecológico, espécies próximas filogeneticamente tendem a apresentar baixos níveis de coocorrência (dispersão filogenética, Webb *et al.* 2002), por causa da exclusão competitiva de uma ou mais espécies funcionalmente similares (Leibold 1998). No entanto, se os traços funcionais evoluírem convergentemente e as espécies filogeneticamente próximas forem funcionalmente diferentes, os filtros ambientais podem favorecer a coocorrência de espécies filogeneticamente distantes (dispersão filogenética, Webb *et al.* 2002). A competição, no caso de traços filogeneticamente convergentes, tende a remover qualquer associação sistemática entre espécies, resultando em comunidades que não são diferentes das esperadas ao acaso.

Para avaliar quais desses processos ecológicos são dominantes em uma comunidade, precisamos: *i*) testar se os traços são filogeneticamente conservados ou convergentes nas linhagens de plantas; *ii*) delimitar o banco regional de espécies; *iii*) calcular as medidas de diversidade filogenética; e *iv*) comparar as medidas observadas com as obtidas casualmente pelo banco de espécies (Cavender-Bares *et al.* 2004, 2006).

Podemos analisar o padrão de evolução dos traços com o módulo de análises de traços do Phylocom (Webb *et al.* 2007). Esse método compara os desvios-padrões dos traços acima do nível de espécie com uma hipótese nula gerada pela aleatorização dos valores das espécies (Webb *et al.* 2007). A análise de traços conduz testes de sinal filogenético, que é definido como a tendência de espécies aparentadas a se assemelharem. Se a evolução dos traços for conservada, a divergência será



pequena (i.e., desvios-padrões dos traços pequenos em relação à hipótese nula), e as espécies terão traços similares. Por outro lado, se a evolução dos traços for convergente, a divergência será alta (i.e., desvios-padrões dos traços grandes em relação a hipótese nula) e as espécies terão traços distintos.

O banco regional de espécies é um conjunto de espécies potencialmente capazes de coexistir em uma determinada comunidade (Eriksson 1993). Consequentemente, um banco regional de espécies é ecologicamente delimitado e está relacionado a um tipo de comunidade, a ‘comunidade alvo’ (Pärtel *et al.* 1996). Contudo, o tamanho da comunidade estudada em relação ao do banco regional influencia o poder das análises da estrutura da comunidade (Kraft *et al.* 2007). Em geral, o maior poder é obtido para comunidades de tamanho intermediário, variando aproximadamente de 30% a 60% do banco regional (Kraft *et al.* 2007).

A MPD e a MNND podem ser calculadas no Phylocom (Webb *et al.* 2007). Para isso, precisamos da árvore filogenética do banco regional e de uma lista de espécies da comunidade estudada. A comparação das medidas observadas com a hipótese nula também é feita pelo Phylocom (Webb *et al.* 2007). Ele faz isso por meio de dois outros índices: o índice de parentesco líquido (NRI, do inglês *net relatedness index*) e o índice do táxon mais próximo (NTI, do inglês *nearest taxon index*; Webb, 2000). Valores positivos de NRI indicam que as espécies são mais próximas filogeneticamente do que o esperado ao acaso (Webb 2000). Valores negativos de NRI indicam que as espécies são mais distantes filogeneticamente do que o esperado ao acaso (Webb 2000). O NTI foi proposto como uma medida do agrupamento filogenético terminal em uma filogenia (Webb 2000). Os valores de NTI tendem a ser positivos quando há muitas espécies congênicas e confamiliares (Webb 2000). Quando isso não ocorre, os valores de NTI tendem a ser negativos (Webb 2000).

Estudos em florestas têm mostrado que os filtros ambientais podem ser mais importantes que a competição na determinação da estrutura filogenética da comunidade de plantas (Webb 2000, Cavender-Bares *et al.* 2006, Kembel & Hubbell 2006). Entretanto, o padrão filogenético parece depender da escala espacial. Estudos conduzidos em pequenas escalas têm encontrado uma dispersão filogenética das plantas coocorrentes (Cavender-Bares *et al.* 2004, 2006, Slingsby & Verboom 2006). Cavender-Bares *et al.* (2006) demonstraram, por exemplo, que as espécies de carvalho das florestas temperadas da Flórida são menos funcionalmente similares do que o esperado ao acaso. Embora a floresta de carvalho como um todo apresente uma distribuição agregada de táxons, a competição exclui localmente as espécies funcionalmente similares de carvalho (Cavender-Bares *et al.* 2006).

Ao contrário das florestas, esperamos uma dispersão filogenética das plantas em áreas de

cerrado. Baseado nos modelos de coexistência entre árvores e gramíneas (Sankaran *et al.* 2004), nas forças ecológicas dependentes da densidade (Becerra 2007, Gilbert & Webb 2007) e na história evolutiva da flora do cerrado (Pennington *et al.* 2006), sugerimos que a dispersão filogenética no cerrado seja devida às interações competitivas das plantas, aos ataques de herbívoros e patógenos e à especiação ecológica. Estudos futuros deverão incluir informações sobre a história filogenética dos traços funcionais das plantas do cerrado. Também faltam estudos sobre os processos ecológicos e a estrutura filogenética das plantas em outras formações vegetais. Padrões diferentes do observado em florestas devem emergir na caatinga e nos campos por causa da severidade de seus filtros ambientais.

### **Medidas de diversidade funcional**

Assim como no caso da ‘diversidade filogenética’, o interesse pela ‘diversidade funcional’ está crescendo muito nos últimos anos, em diversos campos da Ecologia e em estudos com diversos grupos taxonômicos. Devido à potencial relação entre a diversidade funcional e o funcionamento e manutenção dos processos das comunidades (ver Petchey & Gaston 2006 para referências), é necessário definir precisamente o conceito de diversidade funcional. Uma definição diz que diversidade funcional é ‘o valor e a variação das espécies e de suas características que influenciam o funcionamento das comunidades’ (Tilman 2001). Essa definição é bastante aceita (e.g., Petchey & Gaston 2002, 2006) e, portanto, é a que adotamos neste trabalho.

Dessa forma, medir a diversidade funcional significa medir a diversidade de características funcionais, que são componentes dos fenótipos dos organismos que influenciam os processos na comunidade. Por exemplo, imaginemos duas comunidades (A e B) com o mesmo número de espécies. Se todas as espécies em A forem dispersas por aves, enquanto que as em B forem dispersas por mamíferos, aves, lagartos e pelo vento, apesar de ambas possuírem o mesmo número de espécies, B será mais diversa por apresentar espécies funcionalmente diferentes no que se refere ao tipo de dispersão. A respeito das características funcionais existe uma vasta literatura, notadamente para as plantas, bem como linhas de pesquisa dedicadas a testar o poder preditivo dessas características em relação a respostas ou efeitos no funcionamento das comunidades e a processos biológicos de difícil mensuração (e.g., Cornelissen *et al.* 2003, Violle *et al.* 2007).

A diversidade funcional estima as diferenças entre os organismos diretamente a partir de características funcionais relacionadas com as hipóteses em estudo. Medir a diversidade funcional significa medir a diversidade de traços funcionais que influenciam os processos da comunidade, independentemente da filogenia dos organismos. Com o crescente interesse por essa abordagem,

várias medidas de diversidade funcional estão aparecendo na literatura. Essas medidas diferem na informação que contêm e na maneira com que quantificam a diversidade (Ricotta 2005, Petchey & Gaston 2006), podendo ser divididas em medidas categóricas ou contínuas.

*Medidas categóricas* – A medida de diversidade funcional mais comum, e também a mais antiga, é dada pelo número de grupos funcionais (ou tipos funcionais) presentes em uma comunidade (e.g., Tilman *et al.* 1997, Díaz & Cabido 2001), ou seja, a riqueza de grupos funcionais (FGR, do inglês *functional group richness*). Nessa abordagem, as espécies são agrupadas de acordo com algum método de classificação, de maneira que espécies dentro de um mesmo grupo sejam mais similares entre si do que com espécies de grupos diferentes. Apesar de bastante empregada, a FGR possui algumas limitações importantes. A primeira é que ela necessita de decisões arbitrárias a respeito do nível em que as diferenças entre organismos são funcionalmente significativas. Em outras palavras, quão similares devem ser os organismos para que sejam considerados membros de um mesmo grupo funcional? Essa pergunta só pode ser respondida separando as espécies por algum critério arbitrário. A segunda limitação é que, ao usarmos a FGR, assumimos que: *i*) membros de um mesmo grupo são funcionalmente idênticos, ou seja, as espécies dentro dos grupos são completamente redundantes; e *ii*) membros de diferentes grupos são igualmente diferentes, ou seja, complementares. Ambas as assunções raramente são verdadeiras. Portanto, classificar organismos em grupos funcionais requer o maior número de decisões e assunções dentre todas as medidas de diversidade funcional atualmente disponíveis (Petchey & Gaston 2006). Além disso, a FGR é uma medida categórica e, portanto, menos vantajosa em relação a medidas contínuas (Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2006).

*Medidas contínuas* – Quando construímos classificações funcionais, podemos estimar a diversidade funcional sem a necessidade de dividir os organismos em grupos arbitrários. Essencialmente, essa abordagem consiste em medir a dispersão de pontos (espécies) em um espaço *n*-dimensional de características funcionais de modo que as expectativas teóricas de como as medidas de diversidade devem se comportar sejam atendidas (Ricotta 2005, Petchey & Gaston 2006). Por exemplo, é intuitivo esperar que a adição de uma espécie funcionalmente similar a uma outra já existente não altere significativamente a diversidade funcional e que a adição de uma espécie funcionalmente diferente resulte no seu aumento (e.g., Mason *et al.* 2003, Petchey & Gaston 2006). Como as medidas contínuas são vantajosas em relação às categóricas (Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2002, 2006), é preferível calcular a diversidade funcional diretamente dos caracteres das espécies (Petchey & Gaston 2002, Mason *et al.* 2003). Atualmente, as medidas de

diversidade funcional que se enquadram no requisito acima são basicamente de dois tipos: medidas que permitem o uso de apenas uma característica funcional (e.g., Mason *et al.* 2003, Mason *et al.* 2005) e medidas multivariadas, que permitem o uso de várias características simultaneamente. As últimas ainda podem ser divididas em medidas baseadas na distância de pares de espécies (e.g., Walker *et al.* 1999, Ricotta 2005), no “volume” que as espécies de uma comunidade ocupam em um espaço multivariado (Cornwell *et al.* 2006) ou em uma medida baseada nos fundamentos da análise de agrupamento (Petchey & Gaston 2002). Discutiremos aqui apenas as medidas multivariadas, pois elas são as mais promissoras.

*Medidas da distância de pares de espécies* – Podemos imaginar as espécies como pontos dispersos em um espaço de  $n$  dimensões, onde  $n$  é igual ao número de características funcionais, e que existem linhas conectando os pares de espécies. Se tivermos  $s$  espécies, então o número de linhas será  $(s^2 - s)/2$  e o comprimento dessas linhas será a distância entre os pares de espécies. Várias medidas de diversidade funcional quantificam essas distâncias. Walker *et al.* (1999) foram os primeiros a propor uma medida obtida diretamente das características funcionais das espécies (FAD, do inglês *functional attribute diversity*). A FAD estima a dispersão pela soma das distâncias pareadas entre as espécies no espaço multidimensional, enquanto que uma medida semelhante o faz pela média dessas distâncias (ver Heemsbergen *et al.* 2004). Outra medida proposta recentemente baseia-se na entropia quadrática de Rao (Rao 1982) e é semelhante às anteriores, mas permite a inclusão da abundância das espécies. Essas medidas têm a vantagem de serem matematicamente simples e bastante utilizadas (Rao 1982, Botta-Dukát 2005, Ricotta 2005).

Porém, essas medidas apresentam duas propriedades indesejáveis para uma medida de diversidade: *i*) por razões matemáticas, discutidas em Ricotta (2005) e Petchey & Gaston (2006), essas medidas violam o princípio da monotonicidade, ou seja, o seu valor pode diminuir com a inclusão ou aumentar com a exclusão de espécies, o que a princípio é contra-intuitivo; e *ii*) essas medidas consideram, erroneamente, que as distâncias entre os pares de espécies sejam independentes, levando a uma estimativa inflacionada da diversidade funcional (Petchey & Gaston 2006). Apesar dessas deficiências, muitos trabalhos utilizam essas medidas, seduzidos especialmente pela capacidade de incorporar a abundância das espécies. Dessa forma, é necessário cautela na interpretação desses índices. Lepš *et al.* (2006) disponibilizaram uma macro para o programa Excel (Microsoft 2007) que permite calcular os índices de diversidade de Rao (1982) e o índice de divergência funcional proposto por Mason *et al.* (2005). Essa macro pode ser obtida em <http://botanika.bf.jcu.cz/suspa/FunctDiv/InstrFunctDiv.pdf>. Todavia, uma maneira eficaz de ponderar a diversidade funcional pela a abundância das espécies ainda é um desafio em aberto.

*Soma do comprimento dos braços do dendrograma* – Petchey & Gaston (2002, 2006) apresentaram uma medida de diversidade funcional (FD, do inglês *functional diversity*). A FD consiste na soma dos comprimentos dos braços de um dendrograma funcional, ou seja, um dendrograma gerado a partir de uma matriz de “espécies x características funcionais”. O uso de um dendrograma requer mais decisões a serem tomadas a priori; por exemplo, qual a medida de distância e método de ligação que será usado no agrupamento hierárquico. Porém, quando mensurada dessa maneira, a diversidade funcional não diminui se uma espécie for adicionada à comunidade, nem aumenta se uma espécie for removida, além de não se alterar quando uma espécie idêntica a outra já existente é adicionada ou removida (Petchey & Gaston 2006). Além disso, o uso do dendrograma leva em conta a dependência das distâncias entre as espécies no espaço  $n$ -dimensional, evitando a inflação da medida como no caso da FAD. Como uma quantificação da diversidade funcional, a FD mede a extensão da complementaridade entre os valores de características das espécies (Petchey & Gaston 2002) e, portanto, está diretamente ligada ao conceito de nicho ecológico. Diferenças maiores entre esses valores representam maior complementaridade e, portanto, maior FD (Petchey & Gaston 2002). Como essa medida não considera as abundâncias das espécies, podemos considerá-la mais apropriadamente como uma medida de “riqueza funcional”.

O cálculo da FD é relativamente simples e baseia-se em fundamentos da análise de agrupamento (Petchey & Gaston 2002). Existem quatro passos para o seu cálculo: *i*) obter uma matriz funcional (espécies x características funcionais), *ii*) converter a matriz funcional em uma matriz de distância, *iii*) realizar o agrupamento da matriz de distância para produzir um dendrograma, e *iv*) calcular o comprimento total das ramificações do dendrograma (Fig. 2). Usualmente a FD é calculada por meio da distância euclidiana e do método de agrupamento pela média, padronizando todas as características de maneira que tenham média igual a zero e variância igual a um. Aparentemente a FD é pouco afetada pela distância utilizada (Petchey & Gaston 2006, 2007; mas ver Podani & Schmera 2006). A FD pode ser calculada por meio do programa R (R Development Core Team 2006, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)), utilizando as linhas de comando disponíveis na página pessoal de Owen L. Petchey (<http://owenpetchey.staff.shef.ac.uk/Code/Code/calculatingfd.html>).

Petchey *et al.* (2004) compararam quatro medidas de diversidade – riqueza de espécies, FGR, FAD e FD – e concluíram que as últimas explicam melhor as diferenças funcionais da comunidade. A FD, ao contrário da FAD, não é afetada pela riqueza de espécies per se (Petchey *et al.* 2004). Uma vez que uma medida de diversidade funcional que não é influenciada pelo número de espécies é um melhor predictor do funcionamento de uma comunidade, a FD tem um poder explanatório maior do

que a FAD (Petchey *et al.* 2004). Até o momento, a FD se mostrou a medida de diversidade funcional que melhor se relaciona com o funcionamento das comunidades (Petchey & Gaston 2006).

*Aplicações* – A diversidade funcional pode nos ajudar a esclarecer os processos que determinam o funcionamento das comunidades, pois é um conceito que liga organismos e comunidades por meio de mecanismos como complementaridade no uso de recursos e facilitação (Petchey & Gaston 2006). Questões como “regras de assembléia”, “gradientes de diversidade (funcional)” e até mesmo a “teoria neutra” (Hubbell 2001) podem ser investigadas com essa abordagem. Podemos, por exemplo, testar se os filtros ambientais ou a competição são processos determinantes na organização das comunidades. Nesse caso, não precisamos investigar a evolução dos traços ou o parentesco das espécies, pois estamos usando diretamente os traços funcionais de interesse. Se uma determinada comunidade possuir menor FD do que o esperado ao acaso, podemos inferir que filtros ambientais selecionam espécies funcionalmente mais similares; se encontrarmos o oposto (maior FD do que o esperado ao acaso), podemos inferir que a competição é um processo importante (Weiher & Keddy 1995). Ainda, podemos avaliar com maior precisão as implicações da extinção de espécies na manutenção das características das comunidades (Petchey & Gaston 2006). Qual o número de extinções que uma comunidade pode suportar antes que funções importantes sejam perdidas? Além disso, a diversidade funcional mostrou-se mais interessante na avaliação e monitoramento de impactos ambientais quando comparada com a riqueza de espécies (Ernst *et al.* 2006). Finalmente essa abordagem não depende da identificação taxonômica dos organismos, o que é bastante interessante para regiões onde o conhecimento florístico é ainda deficiente, como, por exemplo, nos trópicos (Duckworth *et al.* 2000).

Recentemente, uma modificação da FD, chamada iFD, sugerida por Cianciaruso *et al.* (no prelo), permite incluir também a variação intra-específica das espécies presentes na comunidade. Nesse caso, substitui-se a matriz funcional de ‘espécies x características funcionais’ por uma matriz de ‘indivíduos x características funcionais’. A inclusão da variabilidade intra-específica justifica-se, pois existem fortes evidências de que as diferenças funcionais entre indivíduos de uma mesma espécie são importantes para os processos da comunidade. A variabilidade intra-específica influencia a habilidade competitiva e coexistência das espécies (Begon & Wall 1987, Callaway *et al.* 2003), a invasibilidade (Sexton *et al.* 2001) e o funcionamento das comunidades, por exemplo, a ciclagem de nutrientes (Madritch & Hunter 2003), a resistência a perturbações (Reusch *et al.* 2005) e a produtividade (Norberg *et al.* 2001). Portanto, espera-se que a iFD permita relacionar com maior eficiência os organismos presentes na comunidade com os processos ecológicos e variáveis

ambientais (Pachepsky *et al.* 2007).

## **Conclusões**

Procuramos apresentar duas visões bastante promissoras para a solução de diversos paradigmas ecológicos, mas que ainda são pouco aplicadas por pesquisadores brasileiros. Como há muitas questões sem resposta, este é um momento bastante apropriado para que os pesquisadores brasileiros contribuam significativamente para o avanço da Ecologia. Estamos em um dos países com maior biodiversidade no mundo (Mittermeier *et al.* 2005), de proporções continentais e com comunidades naturais ainda pouco compreendidas, onde podemos tentar responder a muitas das questões apresentadas aqui. Evidentemente, ainda existem grandes lacunas a respeito do conhecimento que temos sobre essa biodiversidade, especialmente sobre os aspectos funcionais das espécies que, muitas vezes, é praticamente inexistente. Porém, acreditamos que isso deva servir como estímulo às pesquisas nessa área e na criação de linhas de financiamento que contemplem a criação de um banco de dados com informações filogenéticas e funcionais sobre nossas espécies.

## **Agradecimentos**

M.V.C agradece à Fapesp pela bolsa de doutorado e à Capes pela bolsa de doutorado-sanduíche; I.A.S agradece ao CNPq pela bolsa de doutorado; e M.A.B agradece o auxílio à pesquisa concedido pela Fapesp e à bolsa de produtividade em pesquisa concedida pelo CNPq. Agradecemos também as sugestões e comentários feitos pelo Dr. Fernando Roberto Martins.

## **Referências bibliográficas**

- Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences** **164**: S165-S184.
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** **141**: 399-436.
- Becerra, J.X. 2007. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. **Proceedings of the National Academy of Science USA** **104**: 7483-7488.
- Begon, M. & Wall, R. 1987. Individual variation and competitor coexistence: a model. **Functional Ecology** **1**:237-241.

- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1996. **Ecology: individuals, populations and communities**. Oxford, Blackwell.
- Bhat, A. & Magurran, A.E. 2006. Taxonomic distinctness in a linear system: a test using a tropical freshwater fish assemblage. **Ecography** **29**: 104-110.
- 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.
- Brown, J.H. 1995. **Macroecology**. Chicago, University of Chicago.
- Callaway, R.M., Pennings, S.C. & Richards, C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology** **84**: 1115-1128.
- Cavender-Bares, J.; Ackerly, D.D.; Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **American Naturalist** **163**: 823-843.
- Cavender-Bares, J.; Keen, A. & Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. **Ecology** **87**: S109-S122.
- Cianciaruso, M.V.; Petchey, O.L.; Gaston, K.J. & Batalha, M.A. no prelo. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? **Oecologia** **136**: 489-498.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. **Journal of Applied Ecology** **35**: 523-531.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 2001a. **Change in marine communities: an approach to statistical Analysis and interpretation, Primer-E**. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth. URL: [www.pml.ac.uk/primer/](http://www.pml.ac.uk/primer/)
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 2001b. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. **Marine Ecology Progress Series** **216**: 265-278
- Clements, F.E. 1916. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Washington, Carnegie Institution of Washington.
- Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garniel, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurevich D.E.; Reich, P.B.; Steege, H. ter; Morgan, H.D.; Heijden, M.G.A. van der; 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.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology** **87**: 1465-1471.
- Diaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646-655.
- Duckworth, J.C., Kent, M. & Ramsay, P.M. 2000. Plant functional types: an alternative to



- taxonomic plant community description in biogeography? **Progress in Physical Geography** 24: 515-542.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. **Oikos** 68: 371-374.
- Ernst, R., Linsenmair, K.E. & Rodel, 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: 143-155.
- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation** 61: 1-10.
- Faith, D.P. 1996. Conservation priorities and phylogenetic pattern. **Conservation Biology** 10: 1286-1289.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. **American Naturalist** 125: 1-15.
- Fischer, R.A.; Corbert, A.S. & Williams, C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. **Journal of Animal Ecology** 12: 42-58.
- Gleason, H.A. 1927. Further views on the succession-concept. **Ecology** 8: 299-326.
- Gilbert, G.S. & Webb, C.O. 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. **Proceedings of the National Academy of Science USA** 104: 4979-4983.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica** 4: 1-9. URL: <http://palaeo-electronica.org/2001-1/past/issue1-01.htm>.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. **The comparative method in evolutionary biology**. Oxford, Oxford University.
- Harvey, P.H. & Rambaut, A. 2000. Comparative analyses for adaptive radiations. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B** 355: 1599-605.
- Hawkins, B.A. 2001. Ecology's oldest pattern? **Trends in Ecology and Evolution** 16: 470.
- 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.
- Hubbell, S.P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton, Princeton University.
- Humboldt, A.F. von. 1808. **Ansichten der Natur**. URL: [http://gutenberg.spiegel.de/?id=5&xid=3736&kapitel=1#gb\\_found](http://gutenberg.spiegel.de/?id=5&xid=3736&kapitel=1#gb_found)
- Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. **Ecology** 52: 577-586.

- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kinds of animals? **American Naturalist** **93**: 145-159.
- Kembel, S.W. & Hubbell, S.P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology** **87**: S86-S99.
- Kennedy, C.R. & Bush, A.O. 1994. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. **Parasitology** **109**: 187-196.
- Krasnov, B.R.; Mouillot, D.; Shenbrot, G.I.; Khokhlova, I.S. & Poulin, R. 2004. Geographical variation in host specificity of fleas (Siphonaptera) parasitic on small mammals: the influence of phylogeny and local environmental conditions. **Ecography** **27**: 787-797.
- Krebs, C.J. 1999. **Ecological methodology**. New York, Harper and Row.
- Leibold, M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. **Evolutionary Ecology** **12**: 95-100.
- 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
- MacArthur, R.H. 1960. On the relative abundance of species. **American Naturalist** **94**: 25-36.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. **The theory of island biogeography**. Princeton, Princeton University.
- Madritch, M.D. & Hunter, M.D. 2003. Intraspecific litter diversity and nitrogen deposition affect nutrient dynamics and soil respiration. **Oecologia** **136**:124-128.
- Magurran, A.E. 2004. **Measuring biological diversity**. Oxford, Blackwell.
- Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B & Wilson, J.B. 2003. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science** **14**: 571-578.
- 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.
- May, R.M. 1990 Taxonomy as destiny. **Nature** **347**: 129-130.
- Microsoft Corporation. 2007. **Microsoft Excel**. Redmond, Microsoft Corporation.
- Mittermeier, A.R.; Fonseca, G.A.B.; Rylands, A.B. & Brandon, K. 2005. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology** **19**: 601-607.
- Mouillot, D.; Gaillard, S.; Aliaumea, C.; Verlaque, M.; Belsher, T.; Troussellier, M. & Chi, T;D. 2005. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. **Ecological Indicators** **5**: 1-17.
- Myers, N. 1988. Tropical forests and their species: going, going, ...? Pp. 28-35. In: E.O. Wilson (ed.). **Biodiversity**. Washington, National Academy.

- Norberg, J., Swaney, D.P., Dushoff, J., Lin, J., Casagrandi, R. & Levin, S. A. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. **Proceedings of the National Academy of Science USA** **98**: 11376-11381.
- Pachepsky, E.; Bown, J.L.; Eberst, A.; Bausenwein, U.; Millard, P.; Squire, G.R.; Squire G. & Crawford, J.W. 2007. Consequences of intraspecific variation for the structure and function of ecological communities. Part 2: Linking diversity and function. **Ecological Modelling** **207**: 277-285.
- Pärtel, M.; Zobel, M.; Zobel, K. & Maarel, E van der. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. **Oikos** **75**: 111-117.
- Pennington, R.T.; Richardson, J.E. & Lavin, M. 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. **New Phytologist** **172**: 605-616.
- Petchey, O.L. 2004. On the statistical significance of functional diversity. **Functional Ecology** **18**: 297-303.
- Petchey, O.L & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. **Ecology Letters** **5**: 402-411.
- Petchey, O.L & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters** **9**: 741-758.
- Petchey, O.L, Hector, A. & Gaston, K.J. 2004. How do measures of functional diversity perform? **Ecology** **85**: 847-857.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J.. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. **Oikos** **116**: 1422-1426.
- Podani, J. & Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. **Oikos** **115**:179-185.
- Peters, R.H. 1991. **A critique for Ecology**. Cambridge, Cambridge University.
- Pielou, E.C. 1975. **Ecological diversity**. New York, Wiley InterScience.
- Polasky, S.; Csuti, B.; Vossler, C.A. & Meyers, S.M. 2001. A comparison of taxonomic distinctness versus richness as criteria for setting conservation priorities for North American birds. **Biological Conservation** **97**: 99-105.
- Poole, R.W. 1974. **Introduction to quantitative ecology**. New York, McGraw-Hill.
- Preston, F.W. 1948. The commonness, and rarity, of species. **Ecology** **29**: 254-283.
- Prinzing, A.; Durka, W.; Klotz, S. & Brandl, R. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. **Proceedings of the Royal Society of London B** **268**: 2383-2389.
- R Development Core Team. 2006. **R: A language and environment for statistical computing**.

- Vienna, R Foundation for Statistical Computing URL: <http://www.R-project.org>
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical Population Biology** **21**: 24–43.
- Reusch, T.B.H.; Ehlers, A.; Hammerli, A. & Worm, B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. **Proceedings of the National Academy of Science USA** **102**: 2826-2831.
- Ricotta, C. 2003. On parametric evenness measures. **Journal of Theoretical Biology** **222**: 189-197.
- Ricotta, C. 2004. A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. **Diversity and Distributions** **10**: 143-146.
- Ricotta, C. 2005. Through the jungle of biological diversity. **Acta Biotheoretica** **53**: 29-38.
- Ricotta, C.; Avena, G. & Chiarucci, A. 2005. Quantifying the effects of nutrient addition on the taxonomic distinctness of serpentine vegetation. **Plant Ecology** **179**: 21–29.
- Rosenzweig, M.L. 1995. **Species diversity in space and time**. Cambridge, Cambridge University.
- Salt, G.W. 1979. A comment on the use of the term emergent properties. *American Naturalist* **113**: 145-148.
- Sankaran, M.; Ratnam, J. & Hanan, N.P. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. **Ecology Letters** **7**: 480-490.
- Sexton, J.P.; McKay, J.K. & Sala, A. 2001. Plasticity and the genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. **Ecological Applications** **12**: 1652-1660.
- Sibley, C.G. & Ahlquist, J.E. 1990. **Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution**. New Haven, Yale University.
- Simberloff, D.S. 1970. Taxonomic diversity of island biotas. **Evolution** **24**: 23-47.
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2006. Taxonomic distinctness and diversity of a hyperseasonal savanna in central Brazil. **Diversity and Distributions** **12**: 725–730.
- Silvertown, J., Franco, M. & Harper J.L. 1997. **Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution**. New York, Cambridge University.
- Slingsby, J.A. & Verboom, G.A. 2006. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. **American Naturalist** **168**: 14-27
- Smith, J. 2000. Nice work – but is it science? **Nature** **408**: 293.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. Pp.109–120. In: S.A Levin (ed.). **Encyclopaedia of biodiversity** San Diego, Academic.

- 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**: 1300-1302.
- Tofts, R. & Silvertown, J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. **Proceedings of the Royal Society of London B** **267**: 363-369.
- Vane-Wright, R.I.; Humphries, C.J. & Williams, P.M. 1991. What to protect: systematics and the agony of choice. **Biological Conservation** **55**: 235-254.
- Violle, C.; Navas, M-L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! **Oikos** **116**: 882-892.
- Wake, D.B. & Larson, A. 1987. Multidimensional analysis of an evolving lineage. **Science** **23**: 42-48.
- 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**: 95-113.
- Warwick, R.M. & Clarke, K.R. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. **Marine Ecology Progress Series** **129**: 301-305.
- Warwick, R.M. & Clarke, K.R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. **Journal of Applied Ecology** **35**: 532-543.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **American Naturalist** **156**: 145-155.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2007. **Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and character evolution. Version 3.41.** URL: <http://www.phylodiversity.net/phylocom>.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** **33**: 475-505.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes** **5**: 181-183.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos** **74**: 159-164.
- Wikström, N.; Savolainen, V. & Chase, M.W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. **Proceedings of the Royal Society of London B** **268**: 2211-2220.
- Williams, P.H.; Humphries, C.J. & Vane-Wright, R.I. 1991. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. **Australian Systematic Botany** **4**: 665-679.
- Wilson, E.O. 1992. **The diversity of life.** London, Penguin.
- Worster, D. 1994. **Nature's economy: a history of ecological ideas.** Cambridge, Cambridge University.

Wright, S. 1982. Character change, speciation, and the higher taxa. **Evolution** 36: 427-443.

Figura 1. Esquema de uma árvore filogenética com sua matriz de distância. Os valores das distâncias topológicas são o número de ligações entre os pares de espécies. A soma da linha ou coluna de uma espécie é igual ao valor da distinguibilidade taxonômica (modificado de Ricotta 2004).

Figura 2. Dendrograma funcional hipotético. A diversidade funcional (FD) é igual à soma de todos os braços necessários para conectar as espécies presentes em uma dada comunidade. Por exemplo, uma comunidade formada pelas espécies 1, 2, 5 e 6 terá uma FD igual a  $b + a + c + d + f + g + i + j + k$ .

Tabela 1. Distribuição filogenética esperada de táxons, considerando as combinações de padrões evolutivos de traços e processos ecológicos (modificado de Webb *et al.* 2002).

<b>Processo ecológico dominante:</b>	<b>Traços ecológicos filogeneticamente</b>	
	<b>Conservados</b>	<b>Convergentes</b>
<b>Filtros ambientais</b>	Agregada	Dispersa
<b>Exclusão competitiva</b>	Dispersa	Aleatória



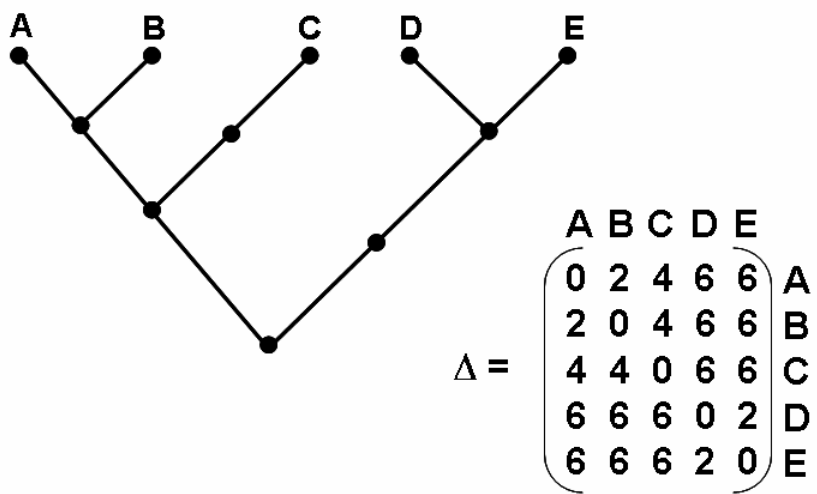


Figura 1

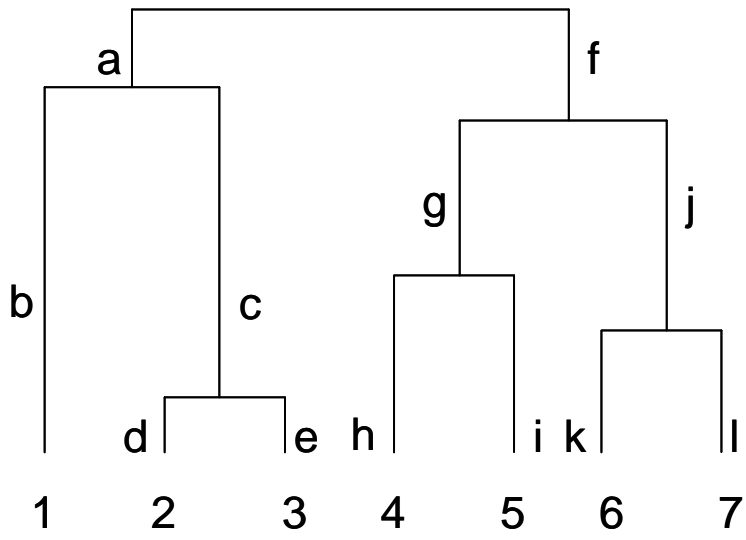


Figura 2

# CAPÍTULO II<sup>§</sup>

**“ALL THE REAL KNOWLEDGE WHICH WE POSSESS DEPENDS  
ON METHODS BY WHICH WE DISTINGUISH THE SIMILAR  
FROM THE DISSIMILAR” (CARL VON LINNAEUS)**

---

<sup>§</sup> Publicado no periódico Ecology 90(1)

INCLUDING INTRASPECIFIC VARIABILITY IN FUNCTIONAL DIVERSITY

M. V. Cianciaruso<sup>1,3</sup>, M. A. Batalha<sup>1</sup>, K. J. Gaston<sup>2</sup> and O. L. Petchey<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Department of Botany, Federal University of São Carlos, PO Box 676, 13565-905, São Carlos, SP, Brazil*

<sup>2</sup> *Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Western Bank, Sheffield S10 2TN, UK*

<sup>3</sup> E-mail: [cianciaruso@gmail.com](mailto:cianciaruso@gmail.com)

Abstract – Linking species and ecosystems often relies on approaches that consider how the traits exhibited by species affect ecosystem processes. One method is to estimate functional diversity (FD) based on the dispersion of species in functional trait space. Individuals within a species also differ, however, and an unresolved challenge is how to include such intraspecific variability in a measure of functional diversity. Our solution is to extend an existing measure to variation among individuals within species. Here, simulations demonstrate how the new measure behaves relative to one that does not include individual variation. Individual-level FD was less well associated with species richness than species-level FD in a single-trait dimension, because species differed in their intraspecific variation. However, in multiple trait dimensions, there was a strong association between individual- and species-level FD and richness, because many traits result in a tight relationship between functional diversity and species richness. The correlation between the two FD measures weakened as the amount of intraspecific variability increased. Analyzing natural plant communities we found no relationship between species richness and functional diversity. In these analyses, we did not have to specify the source of intraspecific variation. In fact, the variation was only among individuals. The measure can, however, include differences in the amount of intraspecific variation at different sites, as we demonstrate. Including intraspecific variation should allow a more complete understanding of the processes that link individuals and ecosystems and provide better predictions about the consequences of extinctions for ecosystem processes.

**Key words:** complementarity, functional classification, phenotypic diversity, plasticity, species richness, traits.

## **Introduction**

Intraspecific variability (i.e., phenotypic and genetic differences among individuals within a species) has long been recognized as important in understanding ecology and evolutionary biology (Schlichting 1986, Wells and Pigliucci 2000, Bolnick et al. 2003, Sultan 2004). Intraspecific variability occurs for many aspects of development, physiology, and life-history, and may be related to environmental constraints (Spicer and Gaston 1999, Callaway et al. 2003, Gaston 2003). It is also clear that functional traits (sensu Violle et al. 2007) play an important role in communities and the functioning of ecosystems (Chapin et al. 2001). For example, they can determine species competitive ability and coexistence (Begon and Wall 1987, Callaway et al. 2003), invasion ability (Sexton et al. 2001, Richards et al. 2006), and community functioning, such as nutrient dynamics (Madritch and Hunter 2003), resistance to disturbance (Reusch et al. 2005, Gamfeldt and Kallstrom 2007), and plant productivity (Norberg et al. 2001). It is an individual that gains carbon and nutrients from the environment, transfers plant tissues to higher trophic levels, and decomposes plant litter (Chapin et al. 2001). It is also at the individual level that competition for resources, niche width expansion (Bolnick 2001), and ultimately natural selection occurs (Vellend and Geber 2005). Therefore, some ecologists argue that the central focus in community ecology should be on individuals (e.g., DeAngelis and Gross 1992, Pачepsky et al. 2001, 2007), and many individual-based models have been proposed (e.g., Huston et al. 1988, Loreau 1998). In this sense, progress could be made by replacing species with individuals as the fundamental ecological accounting unit (Pачepsky et al. 2001, 2007).

Somewhat independently, functional traits rather than species per se are increasingly being used to understand ecological processes and, hopefully, turn ecology into a more predictive science (Díaz and Cabido 2001, McGill et al. 2006, Petchey and Gaston 2006). Even if the conceptual relevance of including the variability within species in the functional diversity has already been identified by some authors (Mason et al. 2005, Ackerly and Cornwell 2007, Pачepsky et al. 2007), up to now, none of the methods proposed for estimating functional diversity (see Petchey and Gaston 2006)

gives a clear approach to incorporating information about individuals. That is, indices of functional diversity working with multiple traits do not include intraspecific variability, but rather use average trait values for species. Consequently, the functional properties of individuals and the resulting state of the community cannot be linked, fuelling the debate on the relationship between biological diversity and community function (Pachepsky et al. 2001).

Here, we present a straightforward extension to the measurement of functional diversity that accounts for intraspecific variation. We illustrate it using the functional diversity index, termed FD, proposed by Petchey and Gaston (2002, 2006). Since this measure contains information only about the uniqueness of species, and not about their relative abundances, one might choose to term it a measure of functional richness (Moulliot et al. 2005, but see Hurlbert 1971). Although measures of functional diversity are available that include species abundances (e.g., Rao 1982), whether these are more generally useful or applicable is far from resolved (see Ricotta 2005 and Petchey and Gaston 2006 for a review of the shortcomings of such measures).

We demonstrate with simulations how the new measure behaves relative to one that does not include individual variation. We also use data from plant communities where the attributes of individuals were measured. An attribute is the particular value taken by the trait at any place and time; within a species the trait may show different attributes along environmental gradients or through time (Violle et al. 2007). Field data allow us to consider sources of intraspecific variability that may be included in functional measures: first, variability among the individuals within a location, and second, variability among individuals that occurs between locations, perhaps due to environmental differences.

## **Methods**

### *Calculating FD*

Calculating FD involves four steps (Petchey and Gaston 2002, 2006): *i*) assembling a trait matrix (species in rows and functional traits in columns), *ii*) converting the trait matrix into a distance

matrix, *iii*) producing a dendrogram by clustering the distance matrix, and *iv*) calculating the total branch length of the dendrogram necessary to connect all species in the community. We used Euclidean distance and the unweighted pair group method with arithmetic averages (UPGMA) to produce, respectively, the distance matrix and the dendrogram (Podani and Schmera 2006, Petchey and Gaston 2007).

#### *An individual-level FD measure*

To include intraspecific variation in FD, we suggest a simple change in the first step mentioned above. Instead of constructing a trait matrix with species in the rows, one can include individuals in the rows. This modification transforms a species-level approach into an individual-level one. Obviously, trait values for the individuals are required. This individual level measure of functional diversity (iFD) is defined as the total branch length of the functional dendrogram that can be constructed from information about individual's functional traits. It is an extension of the species-level FD measure (Petchey and Gaston 2002, 2006), and allows simultaneous inclusion of trait variation among and within species in a functional diversity measure.

#### *Simulations*

To understand the relationship between species-level FD (spFD) and individual-level FD (iFD), we carried out simulations including one, three, and five traits as follows: *i*) We assembled an individual-level trait matrix by assigning an attribute value to ten individuals within each of 26 species (named with the letters A-Z for computational tractability). Attribute values were drawn at random from a normal distribution with standard deviation of  $\mu * E(CV)$ . The species trait value,  $\mu$ , was itself a random normal deviate with mean 0 and standard deviation 1. Manipulating the expected coefficient of intraspecific variation  $E(CV)$  allowed us to investigate the importance of the amount of intraspecific variability. Expected intraspecific trait variation ranged from 0 (no intraspecific variation, all individuals within a species are identical,  $E(CV) = 0\%$ ) to 5 (coefficient



of variation around species mean value = 500%). *ii*) We assembled a species-level trait matrix by aggregating the individual-level trait matrix. Here, trait matrices had species as rows and individual trait-averages as columns (the standard approach to estimate FD). *iii*) We assembled communities containing  $S$  species drawn at random from the pool of 26 species, with  $S = \{2, 4, 6 \dots 26\}$ , and ten replicate assemblages at each richness level. *iv*) FD of each assemblage was estimated from both the individual-level trait matrix (to give iFD) and from the species-level trait matrix (to give spFD). We examined values of iFD and spFD with values of  $E(CV)$  from 0.0 to 5.0 in steps of 0.1 [0.0, 0.1, 0.2 ... 5.0] and carried out 400 independent simulations at each level of  $E(CV)$ .

With these data we determined, first, how spFD and iFD were related to species richness, and second, how spFD and iFD were related to each other under different intraspecific variability levels. In the second case, we used a single species richness level to avoid the possible effect of multiple richness levels acting as a confounding factor. The results of analyses with several richness levels ( $S = 5, 15, \text{ and } 25$ ) were qualitatively very similar, so we present only the results for an intermediate richness level ( $S = 15$  species). We also assessed the strength of spFD and iFD relationships by measuring the coefficient of determination,  $r^2$ , across a gradient of intraspecific variability.

### *Field data*

We compared individual and species-based FD across six Neotropical savannas (cerrado), using unpublished datasets (M. Cianciaruso and M. Batalha, unpublished data). These datasets comprised individual-level functional information on woody species from two different cerrado forms: four savanna woodlands (*campo cerrado*) and two woodlands (*cerrado sensu stricto*). Three savanna woodland sites (sites one to three) are in close proximity and located in Emas National Park, central Brazil, under a tropical and humid climate, with wet summer and dry winter, classified as Aw following Köppen (1931). These savannas have been subjected to different fire regimes in the last 12 years (site 1: annual fires, site 2: biennial fires, and site 3: fire exclusion). The fourth site is a woodland within an Experimental Station in southeastern Brazil, protected from fire for at least 12

years. The fifth site is a savanna woodland, heavily disturbed by human activity in the past (fire, cattle ranch, and high dominance of herbaceous exotic species), located near the sixth and last site, a more preserved woodland, in the Federal University of São Carlos cerrado reserve, southeastern Brazil. Sites four to six are under a macrothermic temperate climate with rainy summer and not severely dry winter, that is, Cwa according to Köppen's (1931) classification. All six sites are on Oxisols. Such variability, especially the different disturbances to which each site is submitted, leads us to expect an effect on functional attribute values when a species occurs in several sites. Given the site's descriptions pointed above, we assumed they were independent one from the other. As our aim here was purely illustrative, we used only three functional traits (plant height, bark thickness, and basal area), measured for ten individuals of each species at each site following a protocol for plant functional trait measurement (Cornelissen et al. 2003). We sampled 10 individuals because this is between the minimum and the preferred sample size to obtain an impression of a trait's variability (Cornelissen *et al.* 2003).

We attributed the functional trait values to each species in two different ways: first, we gathered all individuals from all species occurring in the six sites and drew randomly ten of them to assemble an individual-level attribute matrix. That is, the location at which an individual was observed was ignored. Second, we assembled an attribute matrix in which individuals belonged to species and sites, since individuals from the same species but from different sites may exhibit differences in attribute values (Callaway et al. 2003, Gaston 2003, Sultan 2004). For each approach, we estimated the relationship between both FD indices and between them and species richness. We also computed the similarities in specific composition among areas using the Sørensen index (Magurran 2004). All analyses were conducted in R (R Development Core Team 2006).

## **Results**

### *Simulations*

Both spFD and iFD were positively related to species richness (Fig. 1). Using a single trait, at

intermediate levels of intraspecific variability (coefficient of variation equal to 50%), the association of spFD with species richness was higher than that of iFD (Fig. 1). Increasing the amount of intraspecific variability to 300% led to the appearance of a bifurcation in the relationship between iFD and species richness (Fig. 1c, one trait). However, when we included more traits, both iFD and spFD were tightly related with species richness, even at high intraspecific variability (Fig. 1b and c, three and five traits).

When individuals within a species had no variability in functional traits, iFD was equal to spFD, independently of how many traits were included (Fig. 2a). As intraspecific variability increased, the association between iFD and spFD became weaker (Fig. 2b and c), and when intraspecific variability was very high, there was a trend toward four distinct clusters of points in the relationship between the two FD measures when we included one trait dimension (Fig. 2c, one trait).

We found a negative relationship between the  $r^2$  of the relationship between spFD and iFD and the level of intraspecific variability when we included one, three, and five traits (Fig. 3). That is, as intraspecific variability increased, iFD tended to be less closely associated with spFD.

### *Field data*

Species richness ranged from 19 to 28 among the six sites, and species similarity (Sørensen index) between pairs of sites varied from 0.13 to 0.82 (Table 1). Species turnover was low among sites that were close together (for example, among Emas National Park sites - sites one to three) but high among distant sites (such as between Itirapina, site six, and Emas National Park sites). The mean amount of intraspecific variability ranged between 40 and 80% among functional traits.

There was no significant relationship between species richness and either spFD or iFD in both approaches (Figs. 4A-B and D-E). However, we found two contrasting patterns in the relationships between spFD and iFD. When “among-sites” intraspecific variability was not taken into account spFD and iFD were weakly related (Fig. 4C). It is important to notice that in this case spFD is the usual approach to measuring FD, since we used average trait attributes for each species. On the

other hand, when we included among-site variability, spFD and iFD exhibited a strong positive relationship (Fig. 4F).

## **Discussion**

### *Simulated effects of species richness and composition on iFD and spFD*

We found a positive association between species richness and both species-level FD and individual level FD. This largely results from the property of FD (species- and individual-level) whereby increases in species richness can only increase FD (or rarely cause no change) while decreases in species richness can only decrease FD (or rarely cause no change). This makes some form of positive association largely inevitable. However, the shape and scatter of the positive association is determined both by the number of traits, and whether FD is calculated at the species or individual level.

The use of just a few traits causes a more saturating and scattered relationship regardless of the FD measure. The scatter represents the degree of importance of species identity (i.e., species composition), with higher scatter implying stronger effects of species identity and weaker effects of species richness. A single trait axis will always cause strong effects of community composition because some species are close to one another on that axis, whereas others are distantly separated (Petchey and Gaston 2002). In our simulations, for example, a two-species community could comprise by chance two identical species (spFD = 0), two very similar species (low spFD), or two very different ones (high spFD). The saturated shape with low numbers of traits results from the decreasing probability that a unique species will enter the community as species richness increases. At high levels of intraspecific variability, there was a bifurcation in the relationship between iFD and species richness at higher species richness (Fig. 1c).

We confirmed that this bifurcation was due to different species composition, with some communities containing more redundant species (and thus lower FD values) and others more complementary species (and thus high FD values). Confirmation was by examining the influence of

these species' presence or absence on values of FD. The bifurcation is also explained by the presence or absence of a species with particularly high levels of intraspecific variability.

Communities containing more complementary species and also more species with high intraspecific variability will have higher iFD than spFD, independently of the species richness level. In general, bifurcations and discontinuous distributions of functional diversity are expected when trait values are relatively clumped and a single trait is functionally important (see figure 4 in Petchey and Gaston 2002). The multiple trait dimensions present in some natural trait datasets creates, however, a relatively continuous distribution of functional diversity values and, consequently, no bifurcations (see figure 5 in Petchey and Gaston 2002).

With higher number of traits (three and five), there is less scatter and more linearity in the relationship for both species- and individual-level FD. The lower scatter occurs because species are more equally different when there are several uncorrelated trait dimensions (Petchey and Gaston 2002). Species identity is less important when using higher number of traits than when using a single one – our finding here was that this holds true even when the measure of functional diversity includes intraspecific variation. The shape of the relationship also becomes more linear, for the same reason. The probability of adding a functionally novel species is relatively independent of species richness, because all species are novel in their own way.

While the relationship between iFD and species richness is more scattered than that of spFD and species richness with only one trait (Fig. 1a vs 1b first column), the two relationships become very similar in shape and scatter with three or five traits (Fig. 1a vs 1b, second and third column). This occurs because separation in three or five dimensions results in less overlap in trait space among individuals from different species. Hence the species identity of individuals dominates the relationship, and it becomes very similar to the species-level FD pattern. This illustrates the importance of the number of traits in measuring functional diversity (Petchey and Gaston 2006).

#### *Simulated relationships between iFD and spFD*

To show the effects of including intraspecific variability in functional measures, we asked whether and to what degree this approach would be associated with a species-level measure. We also asked whether the relationship between the two indices is affected by different degrees of intraspecific variability. The rationale for this is that if iFD appears to be closely related to spFD, even at high levels of intraspecific variability, our measure would have little information different to spFD.

As a general pattern we found that as we increased intraspecific variability iFD and spFD became less closely associated. Since FD is a function of differences among objects in trait-space (Petchey and Gaston 2002), adding an individual that lies at the same point as one that is already a member of a community causes no increase in functional diversity. Hence, when all individuals in a given species are identical ( $E(CV) = 0$ ), iFD and spFD will be identical (Fig. 2a). As we increased intraspecific variability, individuals from different species should be either redundant or complementary and relationships between both indices should become weaker (Fig. 2b, c). Therefore, despite the number of traits included, iFD effectively captures differences in the amount of intraspecific variability that are not taken into account in the traditional species-level approach. When including one trait, as in the relationship between iFD and species richness, we found an effect of different levels of intraspecific variability and assemblage composition producing four different relationships (clumped points in Fig. 2c, one trait). Again, due to differences in specific compositions, some simulated communities were composed of species that were more complementary and thus had higher iFD and spFD. Other communities contained less complementary species, resulting in lower iFD and spFD values. At the same time, some communities presenting high spFD values, presented lower iFD values. This shows that at high levels of intraspecific variability individuals within a highly complementary species (thus high spFD) became redundant with other species (thus low iFD). When we simulated very high levels of intraspecific variability (i.e., coefficient of variation > 300%), the association between iFD and spFD relationships and intraspecific variability became much more scattered (Fig. 3). At such high

levels of variability, we might expect that species functional traits (i.e., the average from individual functional attributes) become meaningless, since individual attributes should vary enormously and species-trait identity would be lost. Nevertheless, there was a tendency for weaker associations between spFD and iFD as intraspecific variability increases (Fig. 3), corroborating the pattern we observed in Fig. 2.

### *Field data*

#### *Effects of species richness and composition on iFD and spFD*

When using field data, we did not find significant relationships between either one of the FD indices (iFD and spFD) and species richness. One may argue that our results are perhaps explained by the low number of communities, the low range of species richness, and low species turnover between communities (Table 1). However, it is important to note that: first, the data we used are seldom available and, probably, nonexistent for most natural communities, since information on functional traits is normally provided only at the species-level. Second, low species turnover is inevitable in this case, since, for example, three of the communities (sites one to three) are near to one another. Moreover, here our principal aim was to demonstrate that iFD may be applied to field data. Using field data was useful to show that even communities with more species could have lower values of FD (either spFD or iFD; Fig. 4A-B and C-D, sites 2 and 3), so FD is not per se dependent on species richness (Petchey and Gaston 2002).

#### *Relationships between iFD and spFD*

When intraspecific differences among sites were not incorporated, the association between spFD and iFD was much lower (Fig. 4C) than when intraspecific variation among sites was made explicit (Fig. 4F). In the first approach, species composition had a strong effect on spFD, aggregating communities that shared many species in common (sites 1, 2, 3, 5; Table 1) under similar spFD values (Fig. 4C). Here, as we gathered all individuals from all species occurring in the six sites and

drew randomly ten of them to calculate iFD, the amount of intraspecific variability should be similar within species co-occurring in different sites. In this sense, differences that may occur for both measures are somehow dependent on differences in species composition. However, whereas in this approach iFD includes intraspecific variability (especially for exclusive species in each site), spFD does not include any kind of intraspecific variability. In the second approach, we found a strong association between spFD and iFD, highlighting the different patterns FD should present depending on the functional information source. The positive relationship between spFD and iFD may be explained due to higher “among-sites” differences than “within-sites” ones. If functional traits of co-occurring species vary much more among than within sites, “among-sites” iFD values will be closer to “among-sites” spFD, since we can expect a great degree of redundancy among the individuals within a species in each site. Comparing the two approaches, we demonstrated that, for local scale studies, the traditional species-level approach is less informative, since species turnover should be low (Soininen et al. 2007) and occasional functional differences would be due solely to differences in species composition. As “among-sites” iFD is not directly associated with specific composition – individuals from a species from different sites may be redundant or complementary – it is a more suitable measure for these studies. Besides, when species intraspecific variation is higher among than within sites, “among-sites” spFD should be as suitable as “among-sites” iFD in including site-labeled intraspecific variation.

Up to now, all proposed functional diversity measures have assumed that individuals in a given community are equally important, even if they make disproportionate contributions to community function. For example, McGill et al. (2006) suggested that to be useful to community ecology, functional traits should vary more among than within species. This means that intraspecific variability has been assumed a priori to be irrelevant to functional diversity and, consequently, to community processes. On the other hand, there are several works reporting how variation among individuals of the same species is important for community functioning (e.g., Norberg et al. 2001, Madritch and Hunter 2003). For example, intraspecific variability permits niche breadth extension



and is an integral part of survival mechanisms, resource capture, defense, and reproduction in plants and animals (Grime and Mackey 2002, Bolnick et al. 2003). Therefore, neglecting intraspecific variability in functional diversity measures should carry a disadvantage similar to that encountered in using functional group richness, since it excludes any functional differences that occur among organisms within groups (Petchey and Gaston 2006) – in this case, species. Moreover, this runs the same risk as occurred when assuming that all species are equal, which proved to be unsatisfactory to answer the majority of ecological questions (Díaz and Cabido 2001). In short, ecologists presently have a tendency to assume that individuals within species are equal even knowing they are not. Thus, not surprisingly, there is not a consensus among them concerning the relationship of diversity and functioning (Pachepsky et al. 2001, Cardinale et al. 2006).

We have demonstrated how to include intraspecific variation in an existing index of functional diversity (Petchey and Gaston 2002, 2006), allowing us to relax two basic assumptions of most ecological models: that all individuals are identical and that they are all affected by each other and their environment in the same manner (Pachepsky et al. 2001, Bolnick et al. 2003). Other measures of functional diversity can include intraspecific variation in the same way, by changing the units of observation from species to individuals. This includes measures that incorporate information about the abundances of each species, but this remains an open question. It is important to notice that sampling intensity may affect iFD values. The simplest answer to how many individuals should be included is to sample enough individuals from all species to characterize the distribution of intraspecific variability, having an equal sample size for all species whenever possible. For plants, for example, a good starting point would be following the recommendations on sample size given in the handbook for measurement of plant functional traits worldwide (Cornelissen et al. 2003). Yet, another valid approach would be to extend to iFD the FD rarefaction suggested recently by Walker et al. (2008).

Even if there are still decisions to be made as to which and how many traits to include, whether they should be weighted, and how many individuals should be included, there are some interesting

properties in an individual-level approach to functional diversity: *i*) it includes individual variation in functional traits, which is important to several community processes; and *ii*) it allows the use of more accurate data in respect to functional traits and with an experimental design specific to test the hypothesis being studied. We can effectively include intraspecific variability using two approaches: “among-sites” spFD, when we have functional trait information from species occurring in different sites, and “among-sites” iDF, when we include both the differences in individual traits among and within-sites into FD. Further studies should reveal which sort of intraspecific variability is more useful to investigate how functional diversity is related to community functioning, especially at local scales.

### **Acknowledgements**

M.V.C and M.A.B. are grateful to Fapesp and Capes, for financial support. O.L.P. is a Royal Society Univ. Research Fellow, K.J.G. holds a Royal Society-Wolfson Research Merit Award, and M.A.B receives a productivity grant from CNPq.

### **Literature Cited**

- Ackerly, D.D. and W.K. Cornwell. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* **10**:135-145.
- Begon, M. and R. Wall. 1987. Individual variation and competitor coexistence: a model. *Functional Ecology* **1**:237-241.
- Bolnick, D. I. 2001. Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **410**:463-466.
- Bolnick, D.I., R. Svanback, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey, and M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* **161**:1-28.

- Callaway, R. M., S. C. Pennings, and C. L. Richards. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* **84**:1115-1128.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A.L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**:989-992.
- Chapin, F. S., O. E. Sala, E. Huber-Sannwald, and R. Leemans. 2001. The future of biodiversity in a changing world. Pages 1-4 *in* F. S. Chapin III, O. E. Sala, and E. Huber-Sannwald, editors. *Global biodiversity in a changing environment*. Springer, Berlin, Germany.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- DeAngelis, D. L., and L. J. Gross. 1992. *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Díaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:646-655.
- Gamfeldt, L., and B. Kallstrom. 2007. Increasing intraspecific diversity increases predictability in population survival in the face of perturbations. *Oikos* **116**:700-705.
- Gaston, K.J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford.
- Grime, J.P. and J.M.L. Mackey. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* **16**:299-307.
- Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* **52**:577-586.
- Huston, M., D. L. DeAngelis, and W. M. Post. 1988. New computer models unify ecological theory. *Bioscience* **38**:682-691.

- Köppen, W. 1931. Grundriss der Klimakunde. Berlin.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. PNAS **95**:5632-5636.
- Madritch, M. D., and M. D. Hunter. 2003. Intraspecific litter diversity and nitrogen deposition affect nutrient dynamics and soil respiration. *Oecologia* **136**:124-128.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell publishing, Oxford.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G. Lee, J.B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity *Oikos* **111**:112-118.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:178-185.
- Mouillot, D. M., W. H. N. Mason, O. Dumay, and J. B. Wilson. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**:353-359.
- Norberg, J., D. P. Swaney, J. Dushoff, J. Lin, R. Casagrandi, and S. A. Levin. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. PNAS **98**:11376-11381.
- Pachepsky, E., J. W. Crawford, J. L. Bown, and G. Squire. 2001. Towards a general theory of biodiversity. *Nature* **40**:923-926.
- Pachepsky, E., J. L. Bown, A. Eberst, U. Bausenwein, P. Millard, G. R. Squire, and G. Squire. J. W. Crawford. 2007. Consequences of intraspecific variation for the structure and function of ecological communities Part 2: Linking diversity and function. *Ecological Modelling* **207**:277-285.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters* **5**:402-411.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**:741-758.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos*

- 116**:1422-1426.
- Podani, J., and D. Schmera. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* **115**:179-185.
- R Development Core Team. 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (<http://www.r-project.org>).
- Reusch, T. B. H., A. Ehlers, A. Hammerli, and B. Worm. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *PNAS* **102**:2826-2831.
- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, and M. Pigliucci. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* **9**:981-993.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:667-693.
- Sexton, J. P., J. K. McKay, and A. Sala. 2001. Plasticity and the genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* **12**:1652-1660.
- Soininen, J., R. McDonald, and H. Hillebrand. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* **30**:3-12.
- Spicer, J.I. and K.J. Gaston. 1999. *Physiological diversity and its ecological implications*. Blackwell Science, Oxford.
- Sultan, S. E. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:227-233.
- Vellend, M., and M. A. Geber. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* **8**:767-781.
- Violle, C., M-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Walker, S. C., M. S. Poos, and D. A. Jackson. 2008. Functional rarefaction: estimating functional diversity from field data. *Oikos* **117**:286-296.

Wells, C.L., and M. Pigliucci. 2000. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**:1-18.

Table 1. Woody species similarities (Sørensen index) among six sites used in the field data example. Sites one to three (18°18'50'' S and 52°54'00'' W, 18°19'01'' S and 52°54'10'' W, and 18°17'28'' S and 52°53'41'' W, respectively) were nearby savanna woodlands located in Emas National Park, central Brazil. Site four (22° 12'56''S and 47° 51'39''W) was a woodland within an Experimental Station in Itirapina, southeastern Brazil. Sites five and six (21°58'08''S and 47°51'47''W, and 21°58'45''S and 47°52'09''W, respectively) were a savanna woodland and a woodland in São Carlos, southeastern Brazil. Boldface numbers in main diagonal line are species richness in each site.

<b>sites</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
<b>1</b>	<b>19</b>					
<b>2</b>	0.72	<b>28</b>				
<b>3</b>	0.68	0.82	<b>28</b>			
<b>4</b>	0.10	0.17	0.25	<b>19</b>		
<b>5</b>	0.25	0.41	0.37	0.14	<b>21</b>	
<b>6</b>	0.13	0.26	0.17	0.18	0.38	<b>26</b>

Figure 1 – Relationships between species richness and (a) species-based FD, (b) individual-based FD with one, three, and five trait dimensions; when intraspecific variability level was intermediate (coefficient of variation equal to 50%); and (c) relationship between species richness and individual-based FD; when intraspecific variability level was very high (coefficient of variation equal to 300%).

Figure 2 – Relationships between species and individual-based FD (spFD and iFD) with one, three, and five trait dimensions, when: (a) no intraspecific variability; (b) intermediate intraspecific variability (coefficient of variation equal to 50%); and (c) very high intraspecific variability (coefficient of variation equal to 300%). Note that when intraspecific variability increases (from a to c), the relationship between spFD and iFD becomes weaker.

Figure 3 – Relationship between species and individual-based FD relationships across a gradient of intraspecific variability, with: (a) one trait dimension ( $r^2 = 0.32$ ), (b) three traits dimension ( $r^2 = 0.42$ ), and (c) five traits dimension ( $r^2 = 0.41$ ). Thin lines are density contours, that is, lines of equal densities of data points which are indicated by the number in each line providing a visualization of the points distribution. The thick black line shows  $r^2$  averages.

Figure 4 – Relationship between functional diversity (FD) and species richness in six Neotropical savanna woody communities when no “among-populations” intraspecific variability was allowed: (A) Species-based FD vs species richness ( $r^2 = 0.03$ ) and (B) Individual-based FD vs species richness ( $r^2 = 0.06$ ). (C) Relationship between both FD measures ( $r^2 = 0.42$ ); and when “among and within-populations” intraspecific variability was allowed: (D) Species-based FD vs species richness ( $r^2 = 0.00$ ), (E) Individual-based FD vs species richness ( $r^2 = 0.03$ ), and (F) Relationship between both FD measures ( $r^2 = 0.93$ ). Numbers indicate the studied sites.



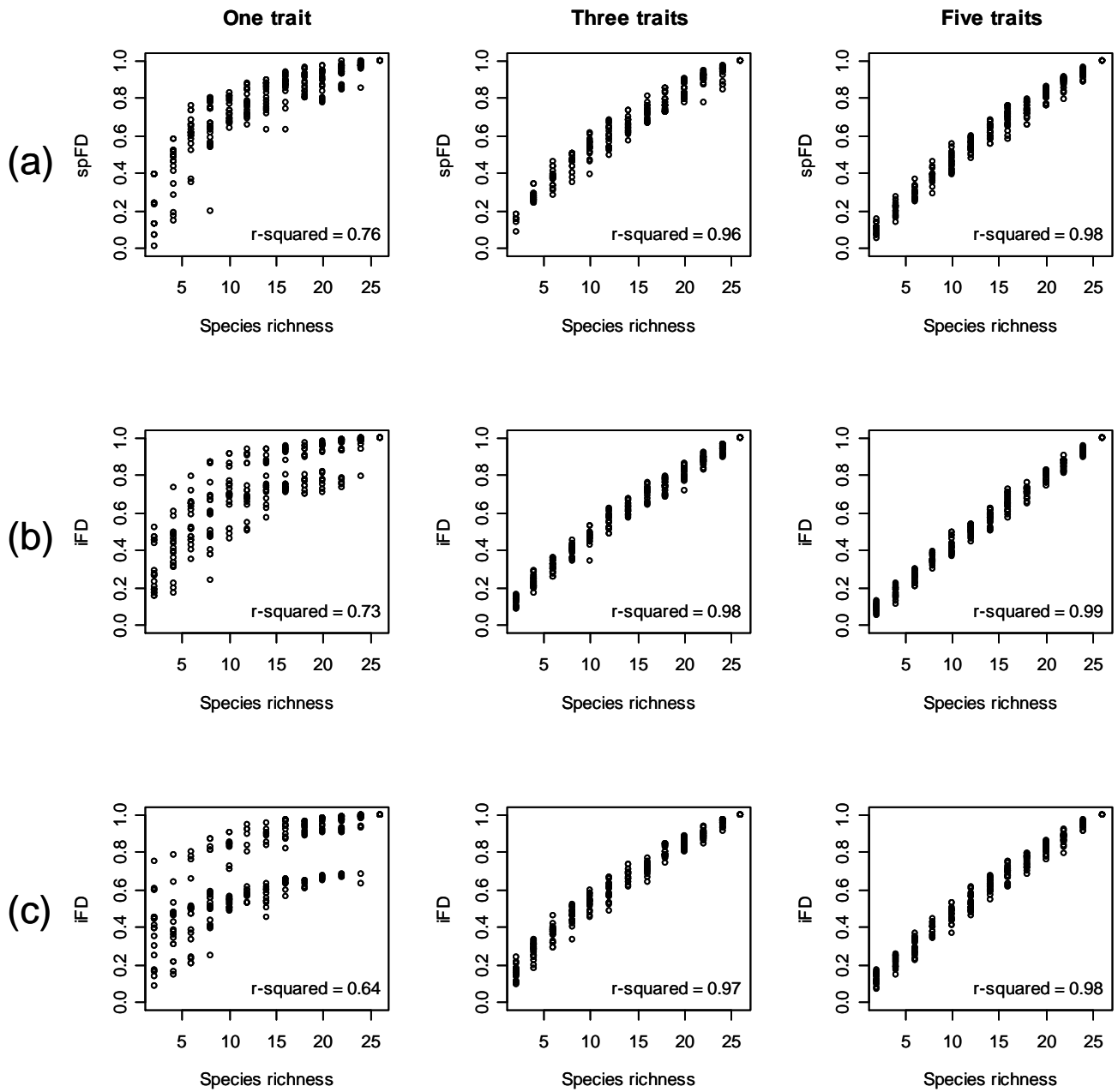


Figure 1

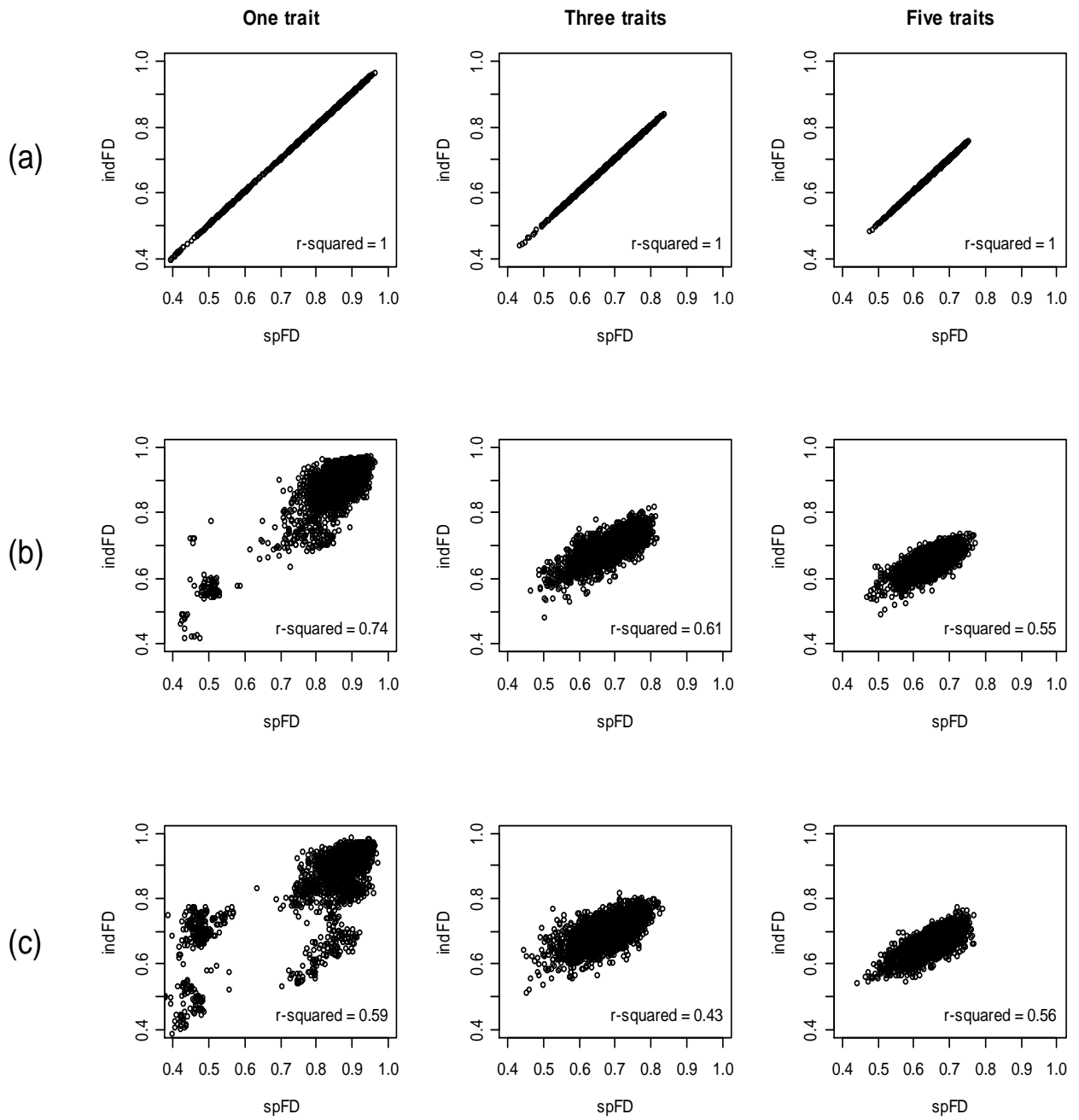


Figure 2

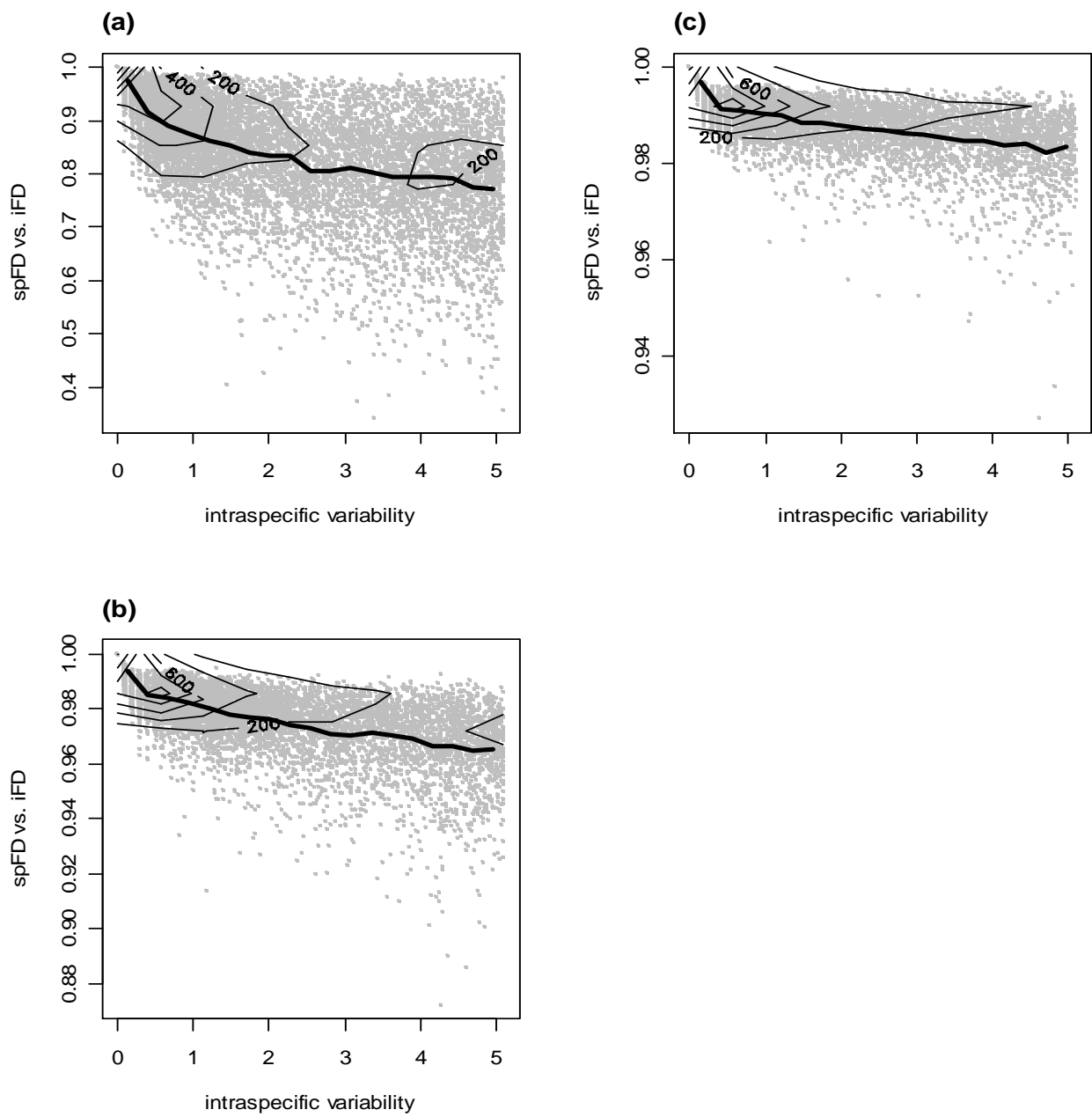


Figure 3

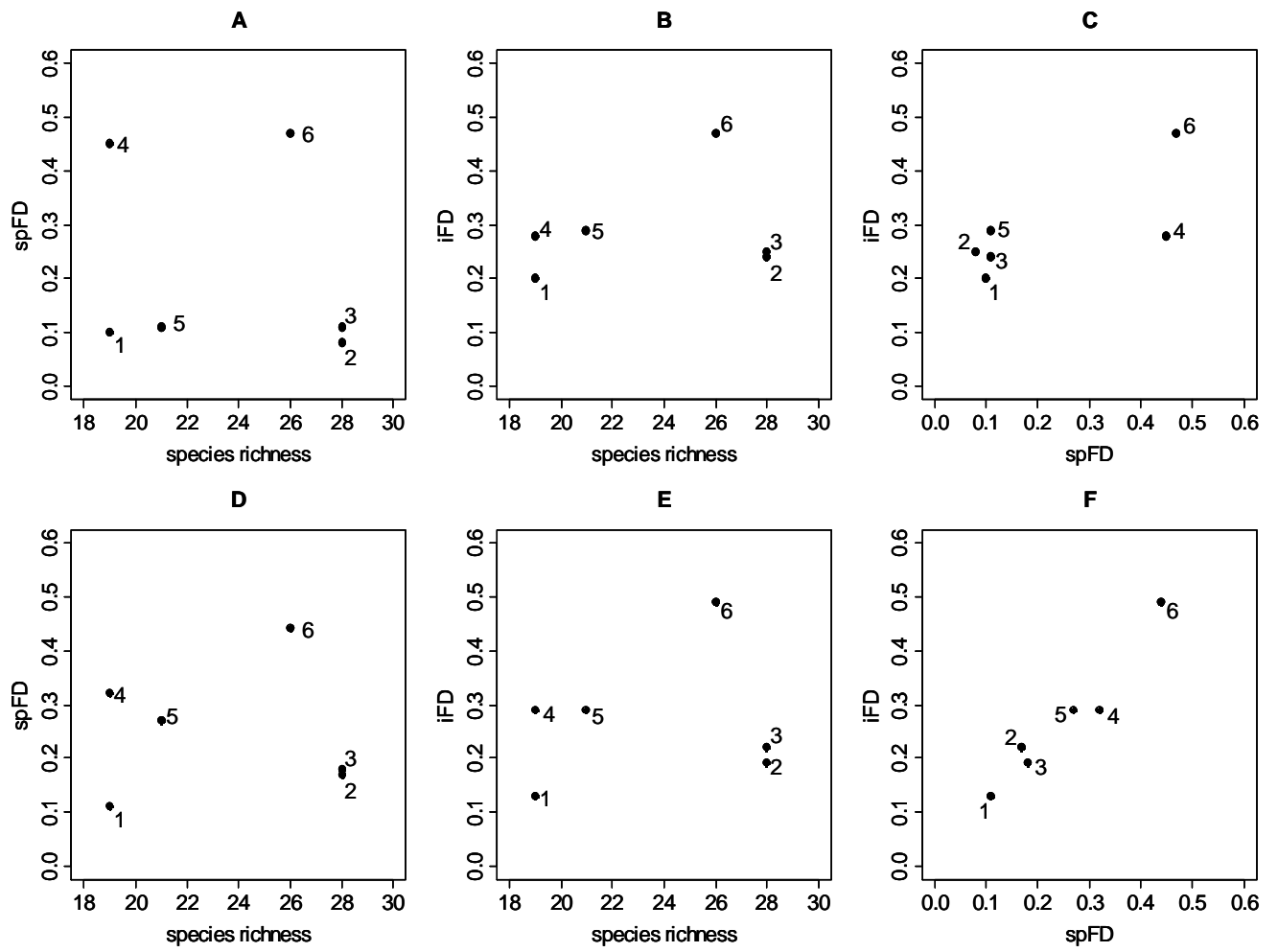


Figure 4

# CAPÍTULO III\*\*

**“LOOK DEEP INTO NATURE, AND THEN YOU WILL UNDERSTAND EVERYTHING BETTER.”**

**(ALBERT EINSTEIN)**

# Functional and phylogenetic diversities in savannas under different fire frequencies

Marcus V. Cianciaruso, Igor A. Silva, Marco A. Batalha, Kevin J. Gaston and Owen L. Petchey

*M.V. Cianciaruso (cianciaruso@gmail.com), I.A. Silva, and M.A. Batalha, Department of Botany, Federal University of São Carlos, PO Box 676, 13565-905, São Carlos, SP, Brazil, Fax number: +55 16 3351.8308*

*K.J. Gaston and O.L. Petchey, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Western Bank, Sheffield S10 2TN, UK*

Fire is a key determinant of tropical savanna structure and functioning. High fire frequencies are expected to assemble closely related species with a restricted range of functional trait values. Here we investigate the effects of fire on the functional diversity (FD) and phylogenetic diversity (PD) of savanna woody species. We tested whether levels of FD and PD in three sites under different fire frequencies were different from each other and how rare species contributed to FD and PD. FD was lower in an annually burned site and higher in sites with lower fire frequencies. Moreover, the annually burned site had a lower FD than would be expected by random species assembly. However, when rare species were excluded, we did not find any differences among sites. Also, we found no difference in PD values irrespectively of the analysis used. Annual fires act as an environmental filter by reducing woody community FD irrespectively of the species evolutionary history, indicating that phenotypical changes in functional traits are important in savannas. Annual fires also assemble more similar species than expected by chance, contrary to what neutral theories of biodiversity would predict. However, intermediate frequency of fire did not reduce FD significantly when compared to a site protected from fire, highlighting the resistance of these savanna communities. Moreover, rare species were not redundant with abundant ones, as usually assumed, making a significant contribution to functional diversity.

A fundamental goal for the understanding of community structure is defining how species are assembled (Weiher *et al.* 1998). In recent years, community assembly rules have received increased attention from ecologists, and two different processes have been explored (Webb *et al.* 2002): environmental filtering and competitive interactions among species. These processes lead to opposite predictions about the functional similarity and phylogenetic relatedness of co-occurring species. In the first, environmental filters select those species that can persist within a community on the basis of their tolerance to the prevailing abiotic conditions, assembling species with very similar niches (Fukami *et al.* 2005). Consequently, a restricted range of species trait values is viewed as evidence of filtering processes assembling ecologically more similar species in a community (Weiher *et al.* 1998, Fukami *et al.* 2005). In the second, when species are very dissimilar in their traits, there is evidence for limiting similarity (niche differentiation among species), reflecting past or current competitive interactions (Weiher *et al.* 1998). In relation to phylogenetic relatedness, if functional traits are conserved in the evolution of species lineages (*i.e.*, traits are more similar among closely related species; Prinzing *et al.* 2001), species living in communities driven by environmental filtering should be more closely related than expected by chance (*i.e.*, phylogenetic clustering), whereas species living in communities driven by competition should be less closely related (*i.e.*, phylogenetic overdispersion; Webb *et al.* 2002). However, if functional traits evolved convergently, environmental filtering should assemble more distantly related species, whereas competition should remove any systematic associations, resulting in community assemblages indistinguishable from random (Webb *et al.* 2002).

A variety of methods exist for measuring phylogenetic under- or overdispersion. Mean phylogenetic distances among species pairs are often used (*e.g.*, Webb *et al.* 2002, Verdú and Pausas 2007). Other measures of phylogenetic dispersion have been termed phylogenetic diversity, for example the total branch length of a phylogeny. Such measures are closely related to measures of functional diversity (*e.g.*, Petchey *et al.* 2007, Pausas and Verdú 2008). Thus, measures of phylogenetic and functional diversity may help in understanding the mechanisms of community



assembly. One way to estimate species variation or dispersion in multidimensional functional trait space is through the functional diversity measure (FD) proposed by Petchey and Gaston (2002, 2006). FD is a continuous measure based on the distribution of species in trait space: high FD means that species are distant in trait space (high complementarity), whereas low FD means that species are more similar and, thus, more clumped in trait space (low complementarity). FD is conceptually similar to a measure of phylogenetic diversity (PD; Faith 1992) that determines the relatedness of species within a community by the sum of branch lengths of a phylogenetic tree necessary to connect all species in a given community (Faith 1992).

Fire-prone communities are an excellent framework to test community assembly theories, because fire may act as an environmental filter structuring different combinations of functional traits in communities with different fire frequencies (Pausas and Verdú 2008). Savannas have experienced fire during millions of years. As a consequence, savanna plants evolved fire-tolerance mechanisms, and some of them even need fire to maintain their populations (Hoffmann 1998). Among woody species, the main adaptations are those that allow thermal isolation of living internal tissues, such as strong suberization of the trunk and branches, clonal reproduction, and the ability to sprout vigorously from underground organs (Pausas and Lavorel 2003, Bond and Keeley 2005). Moreover, different processes related with recruitment, flowering, dispersal, and germination might be modified by fire (Coutinho 1990). The role of fire in assembling plant communities has been widely investigated in other vegetation types, especially in Mediterranean ones (see Verdú and Pausas 2007 for references), where it assembles functionally and phylogenetically clustered communities (Pausas and Verdú 2008). However, there are few studies focusing on community assembly in savannas, and none – to the best of our knowledge – using the approaches we mentioned above.

Here, we determine the effect of fire frequency on functional and phylogenetic diversities of woody species in savanna sites under different fire frequencies. If fire acts as an environmental filter, it should assemble more similar species and, thus, we may expect low complementarity and

functional diversity in frequently burned sites. Moreover, if trait conservatism occurs, we also may expect a phylogenetic clustered woody community. We use null models to test whether levels of functional and phylogenetic diversities are different from what we would expect given the observed number of species in each site.

We also investigate the role of rare species and how they might contribute to functional and phylogenetic diversities. Besides the fact that, in almost all communities, most species exist in relatively low abundance (Gaston 1994, Magurran 2004), it is usually assumed that these species have low impacts upon community functioning, being analogues of the dominants (Grime 1998, Cornelissen *et al.* 2003). Consequently, literature addressing the contribution of diversity to community functioning is biased towards abundant species (Schwartz *et al.* 2000). However, there is evidence that rare species may play an important role in community functioning (see Lyons *et al.* 2005 for a review). If rare species are indeed similar to the dominant ones, we might expect no difference in our results when excluding the former from analyses.

In sum, we answered the following questions: i) Are there differences in functional and phylogenetic diversities among savanna sites experiencing different fire frequencies?; ii) Do functional and phylogenetic diversities differ in each site from that expected by the chance assembly of communities?; iii) Are the functional traits conserved among sampled plant species?; and iv) Does the exclusion of rare species from the analyses alter the observed patterns?

## **Methods**

### **Study area**

The Emas National Park (ENP) is located in the Brazilian Central Plateau, southwestern Goiás State (17°49'-18°28'S and 52°39'-53°10'W), and is one of the largest and most important savanna reserves in South America, covering *ca.* 133.000 ha. Regional climate is tropical and humid, with a

wet summer and dry winter, classified as Aw following Köppen (1931). The dry season is from June to August and the wet season from September to May. Annual rainfall and mean temperature lie around 1,745 mm and 24.6°C, respectively. In the park, we find a gradient from open (68.1% of its area) to closed savannas (25.1%), as well as wet grasslands (4.9%) and riparian and semideciduous forests (1.2%) (Ramos-Neto and Pivello 2000).

Up to 1984, ENP was exploited by farmers for cattle ranching, and dry season burnings were used to promote forage regrowth every year. After that, the park was totally fenced, cattle were no longer allowed inside, and a fire exclusion policy was established (Ramos-Neto and Pivello 2000). As a consequence, uncontrolled wildfires occurred every 3-4 years, burning on average 80% of its total area (Ramos-Neto and Pivello 2000, França *et al.* 2007). Hence, since 1994, when a catastrophic fire burned almost 95% of ENP's area, approximately 10 km<sup>2</sup> of preventive firebreaks are burned annually in the dry season, and a fire brigade stays in the park to prevent anthropogenic fires during this period (França *et al.* 2007). The fire applied to the firebreaks is much stronger than natural savanna fires, since in the former both grasses and trees are completely incinerated, and, therefore, top-kill is relatively common. As a result, nowadays there are few occurrences of anthropogenic burnings inside the park, the largest recent wildfires burned less than 30% of its total area, and fire frequency at a given point is around 6-7 years on average.

### **Community sampling**

In the late rainy season of 2006, we sampled the woody species occurring in three savanna (“campo cerrado”) sites less than 2 km distant from one another, subjected to different fire frequencies: two firebreaks, one submitted to annual fires for the last ten years (HighFi, approximately 18°18'50''S and 52°54'00''W), the other burned in 1996, 1999, 2001, 2002, and 2003 (MidFi, approximately 18°19'01''S and 52°54'10''W), and a site that has not burned since 1994 (LowFi, approximately 18°17'28''S and 52°53'41''W). In each site, we placed a 2,500 m transect, with 250 points, 10 m

apart one from the other. At each point, using the point-quarter method, we sampled four individuals belonging to the woody component, that is, woody individuals with stem diameter at soil level equal to or greater than 3 cm. Thus, our sampling effort was 1,000 woody individuals in each site. When identification at species level was not possible, we or specialist taxonomists classified them as morphospecies.

### **Functional traits**

We used 14 plant traits (Table 1) that were relatively easy to measure and represented functional characteristics related to disturbances such as fire (Cornelissen *et al.* 2003, Pausas and Paula 2005). All traits, except pollination syndromes and canopy height, were measured or determined according to the protocol proposed by Cornelissen *et al.* (2003). We determined pollination syndromes using data available for cerrado species (Gottsberger and Silberbauer-Gottsberger 2006, Martins and Batalha 2007) and defined canopy height as the lowest distance between soil and the beginning of canopy. For each species, in each site, we drew 10 individuals at random, from which we measured the functional traits 1 to 7 in Table 1. Stem specific density, leaf N, and leaf P were measured for five individuals per species. When, for a given species, 10 individuals were not present in the sample, we invested extra effort in searching along the transects, trying to find at least five but preferably 10 individuals. This procedure allowed us to include rare species in subsequent analyses.

### **Phylogenetic data**

We constructed a phylogenetic tree for all sampled species (Figure 1) using the Phylomatic software, a phylogenetic database and toolkit for the assembly of phylogenetic trees (Webb and Donoghue 2005). Phylogenetic distances between species from different families were estimated from the dated angiosperm super-tree of Davies *et al.* (2004). When a family node presented many

politomies (*i.e.*, Fabaceae and Asteraceae), we distributed the genera into their subfamilies following the last angiosperm classification (Angiosperm Phylogeny Website, Stevens 2001). We assigned branch lengths of these genera by spacing undated nodes evenly above the family node.

We investigated whether the functional traits tended to be phylogenetically conserved or convergent in the phylogeny using the analysis of traits module implemented in Phylocom 3.41 (AOT, Webb *et al.* 2007). This method assesses trait evolution by comparing the standard deviations of the descendent trait means against a null hypothesis generated by randomizing the trait values across the tips of the tree (Webb *et al.* 2007). The analysis of traits is used to search for a phylogenetic signal, which is defined as the tendency for close relatives to resemble each other (Blomberg and Garland 2002). If trait evolution is conserved, then divergences will be small and related species will be similar to each other, so that the average divergence deviation will be small relative to the null hypothesis (Webb *et al.* 2007). We used the mean trait values of the areas normalized by the standard deviation of the traits.

## **Data analysis**

We assessed functional diversity using a continuous measure based on the dispersion of species in trait space (FD; Petchey and Gaston 2002, 2006), and using species functional attributes (*sensu* Violle *et al.* 2007). An attribute is the particular value taken by the trait at any place and time. That is, within a species, the trait may show different attributes along environmental gradients or through time (Violle *et al.* 2007). In this case, functional information is site-specific, and we considered the species sampled in each site separately, allowing us to include intraspecific differences among sites (Cianciaruso *et al.* in press). We calculated FD following the methods described by Petchey and Gaston (2002, 2006). Since we included both qualitative and quantitative traits, we used Gower distance and UPGMA clustering to construct the functional dendrograms (Podani and Schmera 2006). FD was standardized to vary between 0.0 (lowest FD) and 1.0 (highest FD). We determined

the phylogenetic diversity using Faith's (1992) index (PD). This index is similar to FD, but here, instead of using a functional dendrogram, we used the branch lengths of the phylogenetic tree to assess the species relatedness (Faith 1992).

### **Functional and phylogenetic diversities among sites**

To determine whether there were differences in functional and phylogenetic diversities among the three sites, we used a randomization procedure to compare the observed difference between measures with a random distribution of simulated differences in pairs of sites. For example, to test whether FD in the HighFi site ( $FD_{high}$ ) was significantly different from FD in the MidFi site ( $FD_{mid}$ ), taking into account differences in species richness, we first calculated the observed difference between them ( $D_{obs}$ ). Then, we randomized the species occurring in both sites (keeping the original observed species richness), computed simulated  $FD_{high}$  and  $FD_{mid}$  and calculated the difference between them ( $D_{sim}$ ). We repeated this procedure 10,000 times to generate a distribution of  $D_{sim}$  values, which allowed us to estimate whether  $D_{obs}$  occurred within the empirical 95% confidence interval of the  $D_{sim}$  distribution. We followed the same procedure to compare the observed PD values.

### **Functional and phylogenetic diversity within sites**

To test whether the observed functional and phylogenetic diversities in a given site were lower or higher than expected given the species richness at that site, we constructed a null-model considering that all species sampled in the three sites had the same chance to occur in one of those sites. First, we randomized the species composition (including all species observed in the three sites), then we created simulated assemblages without replacement keeping the observed species richness for each site, and finally we calculated a simulated FD and PD for each one. We repeated this procedure

10,000 times to generate a distribution of simulated FD and PD values for each site and then estimated whether the observed FD and PD values were within the empirical 95% confidence intervals of the simulated distribution. This allowed us to test how different fire frequencies assemble species in respect of their functional attributes and phylogenetic relatedness.

### **Rare species**

We conducted the above analyses in two different situations: including all species and excluding rare species. We considered a species as locally rare by the quartile criterion (Gaston 1994), that is, placing a cut-off point at the first quartile of the species relative abundance distribution (*i.e.*, a cut-off point of 25%) and excluding all species outside this quartile. We also computed the specific composition similarities among sites (including and excluding rare species) using the Sørensen index (Magurran 2004). We conducted all analyses in R (R Development Core Team 2006).

### **Results**

We sampled 28 species in the HighFi site, which included seven exclusive species (*Allagoptera leucocalyx* (Mart.) Kuntze, *Anacardium humile* A. St-Hil., *Chresta sphaerocephala* DC., *Chromolaena squalida* (Spr.) King and H. Rob., *Duguetia furfuracea* (A. St-Hil.) Benth. and Hook., *Manihot tripartita* (Spreng.) Mull. Arg., and *Vernonia bardanoides* Less.). In the MidFi site, we sampled 37 species, four of which were exclusive (*Aegiphila lhotzkiana* Cham., *Schefflera macrocarpa* Seem., *Himatanthus obovatus* (Mull. Arg.) Woods., and *Qualea parviflora* Mart.). In the LowFi site, we sampled 39 species, of which six were exclusive (*Bauhinia rufa* Steud., *Campomanesia pubescens* (A. DC.) O. Berg, *Lafoensia pacari* A. St-Hil., *Miconia albicans* Triana, *Roupala montana* Aubl., and *Sclerolobium* sp.). Due to the large number of species with less than

10 initially sampled individuals, we did not manage to obtain 10 individuals for all of them through additional collecting. Hence, we excluded from the analyses three species for which we found only one individual: *Eugenia* aff. *piahuiensis* from HighFi and *Eugenia livida* Berg. and *Miconia ferruginata* A. DC. from MidFi.

Similarity values (Sørensen index) between HighFi and MidFi and between HighFi and LowFi were 0.62 and 0.65, respectively; the similarity value between MidFi and LowFi was 0.83. In HighFi, we considered 21 species as rare and seven as common; in MidFi, 27 as rare and eight as common; and in LowFi, 29 as rare and 10 as common. Similarity values among the abundant species between HighFi and LowFi and between LowFi and MidFi were 0.40 and 0.47, respectively; whereas the similarity value between MidFi and HighFi was 0.78.

When all species were included, FD and PD values were respectively 0.33 and 0.62 (HighFi), 0.46 and 0.76 (MidFi), and 0.51 and 0.86 (LowFi). When rare species were excluded, FD and PD values were 0.11 and 0.21 (HighFi), 0.12 and 0.27 (MidFi), and 0.13 and 0.25 (LowFi).

### **Functional and phylogenetic diversities among sites**

When including all species, differences in FD between HighFi and MidFi and HighFi and LowFi were higher than expected due to differences in species richness, whereas the difference between MidFi and LowFi was not (Table 2). Again, when rare species were excluded, we did not find any differences among sites (Table 2). We did not find any difference in PD values among sites given the observed differences in species richness, irrespective of the approach used (Table 2).

### **Functional and phylogenetic diversities within sites**

When we included all species, HighFi FD was lower than expected by chance, but MidFi FD and LowFi FD were not different from a random assemblage (Table 3). When excluding rare species, all



observed FD values were not different from those expected by chance. Again, we did not find any differences in PD values in both analyses (Table 3).

### **Phylogenetic analysis of functional traits**

We did not find a phylogenetic signal in the functional traits of the species sampled. Change in the trait mean values across the phylogenetic tree in each site was not different from random (Table 4).

The mean values of the standard deviations at daughter nodes (divergences) across the phylogenetic tree for all traits were 0.605 (mean of the P values = 0.622).

## **Discussion**

Functional diversity of the savanna plant communities studied was affected by variation in fire frequency: annual burnings reduced functional diversity not only by decreasing the number of species, but also by assembling species that were functionally more similar. On the other hand, intermediate burnings did not affect functional diversity when compared to a community protected from fire for 12 years. There was no evidence of effects of fire on the phylogenetic diversity of the plant communities, after taking into account differences in species richness and despite large differences in composition between sites. As a consequence, fire substituted species and affected functional diversity without pruning larger plant lineages.

### **Functional differences among sites: including all species**

Functional diversity was higher in the LowFi and MidFi sites and lower in the HighFi site. This lower functional diversity indicated that annual burnings seem to select species more similar in their

functional traits. The higher functional diversity in the protected and intermediate sites indicated that the species in these sites are more complementary than the species occurring in the annually burned site. Similar conclusions have been reached for other fire-prone vegetation types around the world. In Mediterranean woodlands, an increase in fire frequency reduced functional diversity due to the elimination of species without effective mechanisms for post-fire regeneration (Lloret and Vilà 2003, Pausas and Verdú 2008). In ENP, the differences may be explained by the presence of fire-sensitive species in the intermediate and protected areas, such as *M. albicans*, *R. montana*, and *S. macrocarpa*, which cannot persist under frequent fires (Hoffmann 1998) and, thus, were not present in the HighFi site.

Niche complementarity has been identified as a possible mechanism linking diversity to community processes (*e.g.*, Hooper *et al.* 2005, Petchey and Gaston 2006); therefore, communities with higher functional diversity are expected to allow a more complete use of the available resources. As long as functional diversity is also linked to stability, resource capture, nutrient cycling, and productivity (Hooper *et al.* 2005, Petchey and Gaston 2006), one may expect that communities under annual fire regime might have their processes compromised due to a reduction in functional diversity. Many studies have indicated that diversity promotes resilience or resistance of community functions to stressors by allowing species composition to respond to changing conditions (McCann 2000). Since the fires applied to the firebreaks (HighFi) are much more intense and harmful to woody species than natural ones, the fact that functional diversity between MidFi and LowFire were not different is evidence of high resistance of these savanna woody communities.

### **Fire effects on functional diversity within sites**

When testing how fire frequency affects community assembly, functional diversity in the HighFi site was lower than expected by chance. In this site, co-occurring species are more similar in their functional traits. On the other hand, functional diversity in MidFi and LowFi sites did not differ

from those expected by random assembly. Such results do not conform to competition or limiting similarity hypotheses, which predict greater species dissimilarities in functional trait space and thus higher than expected functional diversity. Burnings at intermediate frequency may not be sufficient to allow fire to act as an environmental filter, and the lack of fires did not promote a community structured by competition as one might expect. However, at high frequencies, fire acted as an environmental filter, assembling species with similar functional traits. The annually burned community was different from what one would expect if communities were only random sets of species or if functional traits were unimportant. In this sense, we have evidence against neutral theories of biodiversity (Hubbell 2001), which advocate that species traits within a local community are a random sample from the species pool.

### **Phylogenetic diversity**

The functional traits of the savanna plants we sampled showed a random pattern of evolution. Random trait distributions on plant phylogeny are expected in plant communities under severe environmental filters, such as savannas. In disturbed rich-species communities, there is a high likelihood of a greater number of clades to have evolved similar trait values solely by chance (Kraft *et al.* 2007). Moreover, the existence of fires over the past eight million years in savannas (Bond *et al.* 2005) may have allowed the evolution of similar fire-adaptative traits in distinct lineages. As an evolutionary agent, fire has selected general traits that are widespread in savanna trees, such as thick bark and resprout in seedlings (Bond and Keeley 2005). Silva and Batalha (in press) also found a random pattern in the distribution of trait values on the phylogeny of savanna trees in southeastern Brazil. Despite the widespread conservatism in plant lineages (Prinzing *et al.* 2001), trait evolution in these savannas seems to be a complex mix of conservatism and convergence, resulting in the random pattern observed. Thus, caution is needed when trying to extrapolate ecological processes from phylogenetic patterns in these communities.

We studied a situation in which evidence for environmental filtering is most likely to be found, that is, along a gradient of fire frequencies (Verdú and Pausas 2007). However, there was not any effect of fire upon species phylogenetic diversity. Clear patterns of phylogenetic clustering emerge when traits are conserved on phylogeny and environmental filtering is the predominant process of species assembly (Webb *et al.* 2002). Hence, this lack of a general phylogenetic clustering may be due to the random distribution of trait values on the phylogeny of the sampled plants. Moreover, ENP suffered large periodic wildfires for decades (Ramos-Neto and Pivello 2000, França *et al.* 2007). Consequently, the species pool might be biased towards fire-resistant species, explaining the apparent non-effect of fire on the phylogenetic structure of the communities.

### **Excluding rare species**

When we excluded rare species from the analyses, we did not find any significant difference in FD and PD among the sites, suggesting that rare species are playing an important functional role. As commonly accepted for abundant species, there may be key players among rare ones, and an efficient method to detect these is to treat them aggregately (Lyons *et al.* 2005). Rare species can act as keystone species in soil resource dynamics, making substantial contributions to community processes (Lyons *et al.* 2005). They may also promote resistance to species invasions due to aggregate effects on available resources, nutrient cycling, and retention (Lyons and Schwartz 2001). Rare species may also play an important role by becoming dominant after environmental disturbances (Lyons *et al.* 2005). We observed a shift in the abundance of species among the sites studied. For example, *Mimosa amnis-atricornis* Barneby, which was rare in the LowFi and MidFi sites (10 and 3 individuals, respectively), was the dominant species in the HighFi site (456 individuals). Other species that were abundant only in the HighFi were *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker and *Diospyros hispida* A. DC., the former recognized as exhibiting fire-stimulated reproduction (Hoffmann 1998). We showed that *a priori* generalisations about high redundancy/similarity

between rare and abundant species might not hold true. Ignoring rare species could lead to different conclusions and limit our knowledge to only a few abundant species.

Even with the observed differences in species composition, FD was not different among the three sites when only abundant species were considered, corroborating the idea that savannas should be more stable in functional than in floristic terms. In other words, changes in savanna determinants may result in a certain degree of species replacement, without major changes in the functioning of the system (Sarmiento 1996). Since functional diversity for abundant species was not different among sites and similarity values in species composition between the annually burned site and the other two were low, we have evidence that, given a gradient of increase in fire frequency, functionally similar species are replacing each other towards the maintenance of functional diversity for the abundant species. Moreover, species dissimilarity among sites did not imply differences in the phylogenetic structure. When excluding rare species, even with the low similarity between the annually burned site (HighFi) and the other two sites, we did not find any differences in phylogenetic diversity. As we discussed above, this also may be a consequence of the random distribution of trait values on plant phylogeny that prevents the rising of clear patterns of phylogenetic diversity.

### **Implications for fire management strategies**

Conservation-oriented studies frequently focus on species diversity, whereas less attention is given to functional traits (Mayfield *et al.* 2006) and phylogenetic diversity (Faith 1992). Habitat modifications and management practices that change functional and phylogenetic diversity are likely to have large impacts on community processes and evolutionary history. Perhaps the most important consequences of changes in species traits and relatedness have to do with the largely unknown feedbacks of the altered environment to further changes in biodiversity. Therefore, neglecting important community patterns and aspects, such as functional diversity and evolutionary

history of species, may render serious long-term conservation efforts impossible and futile (Ernst *et al.* 2006).

Although it is hard to tell what would be the consequences of the reduction in FD in the annually burned site, we can make some suggestions. First, there is evidence that a decrease in FD reduces community resistance to invasive species (Dukes 2001). In this sense, despite the concern about the effects of fire upon biodiversity itself, we can add another concern to the firebreak management system: by reducing FD in these sites, are we creating conditions favorable for the establishment of invasive species? Current evidence supports this idea, since firebreaks are the main entrance route for plant invaders into natural reserves (Keeley 2006), including ENP. In ENP, for example, several abandoned firebreaks are dominated by alien grasses, such as *Brachiaria decumbens* Stapf. and *Melinis minutiflora* Beauv. (França *et al.* 2007). These African species are not only more resistant to fire, but can also be favored by it when established in the community (Coutinho 1990), altering the natural fire regime. Another implication of the reduction of woody species FD would be the concurrent community simplification. Savanna woody plants play an important role in nutrient cycling, soil carbon storage, seedling establishment, and distribution of animals (see Hoffmann 1999 for references). As long as we expect FD to be linked to – and consequently to reflect – these processes (Hooper *et al.* 2005, Petchey and Gaston 2006), reduction in FD should represent undesirable changes inside any natural reserve. When diversity is reduced by a driver, fire in this case, the range of possible responses of the community to subsequent drivers may be compromised; that is, biodiversity provides insurance in the face of different kinds of environmental perturbation (Yachi and Loreau 1999).

A decrease in phylogenetic diversity leads to losses of genetic information (May 1990). In the context of population biology, a reduction in the genetic variation of populations of a species increases the risk of its extinction. Consequently, peripheral populations with distinct genomes deserve special conservation attention (Wallis and Arntzen 1989). Extrapolating these ideas to the phylogenetic diversity of communities (Faith 1992), we should give priority to fire management

strategies that increase phylogenetic diversity. The current policy of fire management in ENP allows only natural fires to occur. As consequence, fire reoccurrence in a given area inside the park is approximately 6-7 years (França *et al.* 2007). However, our results indicate that phylogenetic diversity is somehow independent of fire in these savannas. In that sense, loss of evolutionary history due to fire does not seem to occur, and conservation efforts should be turned to the functional changes that HighFi regimes seems to promote.

Here, we showed that high frequency fires promote significant functional changes in the savanna studied, which is in accordance with the observed pattern for other fire-prone vegetations. However, we did not observe a phylogenetic pattern, as would be expected if functional traits were not randomly distributed on plant phylogeny. This is important, because it shows that the relationship between ecological processes and the phylogenetic structure of communities is not always straightforward, that is, we cannot always use PD as a surrogate for FD. Functional diversity, in this case, was independent of evolutionary history, showing that phenotypical changes in functional traits are important. Finally, we showed that rare species play an important functional role in this kind of vegetation, because they were not redundant to the abundant species and, therefore, should be taken into account in studies of species assembly.

*Acknowledgements* – We are grateful to Fapesp, for financial support; to Fapesp and Capes, for the scholarships granted to the first author; to CNPq, for the scholarship granted to the second author; to Emas National Park staff, for logistical assistance; to Oreades Núcleo de Geoprocessamento for the ENP's satellite images; to A.T. Fushita for help in ENP's fire history map; to P.K. Amorim, C.A. Casali, A.V.F. Jardim, P. Loyola, M. Maia, L.T. Manica, F.Q. Martins, D.M. Silva, and L. Sims for valuable help in the field; to UnB and Unicamp herbarium staff; to the taxonomists C. Proença and J. Semir, for their assistance in species identification; and to T. Siqueira for helpful suggestions on earlier versions of this manuscript. O.L.P. is a Royal Society University Research Fellow, M.A.B has a productivity grant from CNPq, and K.J.G. holds a Royal Society-Wolfson Research Merit

Award.

## References

- Blomberg, S. P. and Garland, T. Jr. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. – *Journal of Evolutionary Biology* 15: 899–910.
- Bond, W. J. and Keeley, J. E. 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. – *Trends in Ecology and Evolution* 20: 387–394.
- Bond, W. J. et al. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. – *New Phytologist* 165: 525–538.
- Cianciaruso, M. V. et al. In press. Including intraspecific variability in functional diversity. – *Ecology*.
- Cornelissen, J. H. C. et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. – *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Coutinho, L. M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. – In: Goldammer, J. G. (ed), *Fire in the tropical biota*. Springer, pp. 81–103.
- Davies, T. J. et al. 2004. Darwin’s abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 1904–1909.
- Dukes, J. S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. – *Oecologia* 126: 563–568.
- Ernst, R. et al. 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. – *Biological Conservation* 133: 143–155.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. – *Biological Conservation* 61: 1–10
- França, H. et al. 2007. O fogo no Parque Nacional das Emas. – Instituto do Meio Ambiente e dos



Recursos Naturais Renováveis.

Fukami, T. et al. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community. – *Ecology Letters* 8: 1283–1290.

Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. – Chapman and Hall.

Gottsberger, G. and Silberbauer–Gottsberger, I. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal vegetation. Vol. 2. Pollination and seed dispersion. – Reta.

Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. – *Journal of Ecology* 86: 902–910.

Hoffmann, W. 1998 Post–burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. – *Journal of Applied Ecology* 35: 422–433.

Hoffmann, W. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a Neotropical savanna: matrix model projections. – *Ecology* 80: 1354–1369.

Hooper, D. U. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. – *Ecological Monographs* 75: 3–35.

Hubbell, S. 2001 *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. – Princeton University.

Keeley, J. E. 2006. Fire management impacts on invasive plants in the western United States. – *Conservation Biology* 20: 375–384.

Köppen, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. – Berlin.

Kraft, N. J. B. et al. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. – *American Naturalist* 170: 271–283.

Lyons, K. G. and Schwartz, M. W. 2001. Rare species loss alters ecosystems function – invasion resistance. – *Ecology Letters* 4: 358–365.

Lyons, K. G. et al. 2005. Rare species and ecosystem functioning. – *Conservation Biology* 19: 1019–1024.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. – Blackwell.

- Martins, F. Q. and Batalha, M. A. 2007. Vertical and horizontal distribution of pollination systems in cerrado fragments of central Brazil. – *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50: 503–514.
- May, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. – *Nature* 347: 129–130.
- Mayfield, M. M. et al. 2006. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. – *Journal of Ecology* 94: 522–536.
- McCann, K. 2000. The diversity–stability debate. – *Nature* 405: 228–233.
- Pausas, J. G. and Lavorel, S. 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. – *Journal of Vegetation Science* 14: 409–416.
- Pausas, J. G. and Paula, S. 2005. Plant functional traits database for Euro–Mediterranean ecosystems. – Eufirelab Deliverable D–04–06 (<http://eufirelab.org>).
- Pausa, J. G. and Verdú, M. 2008. Fire reduces morphospace occupation in plant communities. – *Ecology* 89: 2181–2186.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. – *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2006 Functional diversity: back to basics and looking forward. – *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Podani, J. and Schmera, D. 2006. On dendrogram–based measures of functional diversity. – *Oikos* 115: 179–185.
- Prinzing, A. et al. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. – *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2383–2389.
- R Development Core Team. (2006) R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing (<http://www.R-project.org>).
- Ramos–Neto, M. B and Pivello, V. R. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna National Park: rethinking management strategies. – *Environmental Management* 26: 675–684.

- Sarmiento, G. 1996. Biodiversity and water relations in tropical savannas. – In: Solbrig, O. T. et al. (eds.), Biodiversity and savanna ecosystems. Springer, pp. 61–75.
- Schwartz, M. W. et al. 2000. Linking biodiversity to ecosystem functioning: implications for conservation ecology. – *Oecologia* 122: 297–305.
- Silva, I. A. and Batalha, M. A. In press. Co-occurrence of tree species at fine spatial scale in a woodland cerrado, southeastern Brazil. – *Plant Ecology* (DOI 10.1007/s11258-008-9452-8).
- Stevens, P. F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Verdú, M. and Pausas, J. G. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. – *Journal of Ecology* 95: 1316–1323.
- Violle, C. et al. 2007. Let the concept of trait be functional! – *Oikos* 116: 882–892.
- Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and community ecology. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Webb, C. O. et al. 2007. Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and character evolution. Version: 3.41. URL: <http://www.phylodiversity.net/phylocom>.
- Webb, C. O. and Donoghue, M. J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. – *Molecular Ecology Notes* 5: 181–183.
- Wallis, G. P. and Arntzen, J. W. 1989. Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. – *Evolution* 43: 88–104.
- Weiher, E. et al. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. – *Oikos* 81: 309–322.
- Yachi, S. and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. – *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 96:1463–1468.

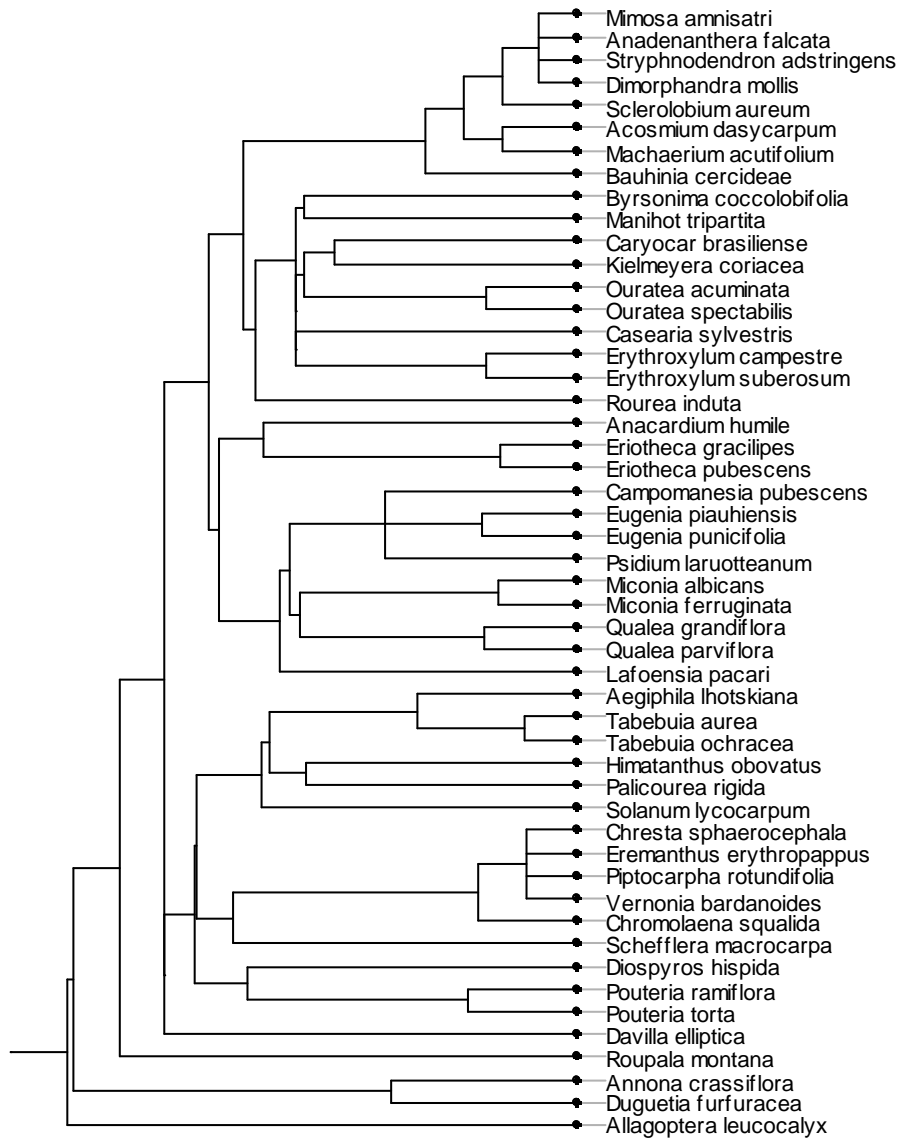


Figure 1 – Phylogenetic tree assembled for the cerrado species in all sampled sites (HighFi, MidFi, and LowFi) in Emas National Park, central Brazil (17°49'-18°28'S and 52°39'-53°10'W). Species relatedness was based on Davies *et al.* (2004).

Table 1 – Traits used to measure functional diversity in savanna woody species at Emas National Park, Brazil (17°49' -18°28'S and 52°39' -53°10'W).

trait	unit	functional significance
1. Plant height	m	associated with competitive vigour, whole plant fecundity, tolerance or avoidance of disturbances
2. Basal area	m <sup>2</sup>	competitive vigour, survival ability after fire
3. Canopy height	m	avoidance of crown fires and top-kill
4. Bark thickness	mm	protection of vital tissues against damage, thick barks can decrease mortality by fire or accelerate post-fire recovery
5. Specific leaf area	mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup>	highly correlated with several physiological traits related to resource uptake and use efficiency and plant growth strategies
6. Leaf area	mm <sup>2</sup>	ecological strategy, with respect to environmental nutrient stress and disturbances
7. Leaf dry matter content	mg g <sup>-1</sup>	related to flammability, resistance to physical hazard, disturbed environments
8. Stem specific density	mg mm <sup>-3</sup>	structural strength, resistance against physical damage
9. Leaf N	mg g <sup>-1</sup>	maximum photosynthetic rate, LNC:LPC ratio related to carbon cycling processes
10. Leaf P	mg g <sup>-1</sup>	
11. Resprouting at soil level	categorical	competitive vigour, persistence after environmental disturbances
12. Clonality	categorical	
13. Pollination syndromes	categorical	regeneration traits linked to (re)colonizing ability and disturbances
14. Dispersal mode	categorical	

Table 2 – Observed differences in functional diversity (FD) and phylogenetic diversity (PD) between three woody species communities under different fire frequencies in Emas National Park, central Brazil (17°49'-18°28'S and 52°39'-53°10'W), and the corresponding lower and upper tails from 10,000 simulated differences ( $D_{sim}$ ).  $D_{high}$  vs.  $D_{mid}$  = observed differences between HighFi (submitted to annual fires for the last ten years) and MidFi (burned in 1996, 1999, 2001, 2002, and 2003) sites,  $D_{high}$  vs.  $D_{low}$  = observed differences between HighFi and LowFi (12 years without burning) sites, and  $D_{mid}$  vs.  $D_{low}$  = observed differences between MidFi and LowFi. \* = values significantly higher than expected by chance.

Functional diversity approach	Observed Differences between FD values		D <sub>sim</sub> distribution	
			lower tail (2.5%)	upper tail (97.5%)
<b>All species included</b>	$D_{high}$ vs. $D_{mid}$	0.13 *	0.030	0.11
	$D_{high}$ vs. $D_{low}$	0.18 *	0.080	0.16
	$D_{mid}$ vs. $D_{low}$	0.05	0.003	0.08
<b>Rare species excluded</b>	$D_{high}$ vs. $D_{mid}$	0.01	0.001	0.03
	$D_{high}$ vs. $D_{low}$	0.02	0.010	0.06
	$D_{mid}$ vs. $D_{low}$	0.01	0.002	0.04
Phylogenetic diversity approach	Observed Differences between PD values		D <sub>sim</sub> distribution	
			lower tail (2.5%)	upper tail (97.5%)
<b>All species included</b>	$D_{high}$ vs. $D_{mid}$	-0.14	-0.23	-0.03
	$D_{high}$ vs. $D_{low}$	-0.24	-0.29	-0.11
	$D_{mid}$ vs. $D_{low}$	-0.11	-0.16	0.03
<b>Rare species excluded</b>	$D_{high}$ vs. $D_{mid}$	-0.06	-0.073	0.032
	$D_{high}$ vs. $D_{low}$	-0.04	-0.099	-0.005
	$D_{mid}$ vs. $D_{low}$	0.02	-0.890	0.050

Table 3 – Observed functional diversity (FD) and phylogenetic diversity (PD) in three woody species communities under different fire frequencies in Emas National Park, central Brazil (17°49'-18°28'S and 52°39'-53°10'W, and the corresponding lower and upper tails from 10,000 simulated FD and PD values (FDsim and PDsim, respectively). HighFi = submitted to annual fires for the last ten years, MidFi = burned in 1996, 1999, 2001, 2002, and 2003, and LowFi = 12 years without burning. \* = values lower than expected by chance.

Functional diversity approach	Observed FD	FDsim distribution		
		lower tail (2.5%)	upper tail (97.5%)	
<b>All species included</b>	HighFi	0.33 *	0.34	0.41
	MidFi	0.46	0.42	0.49
	LowFi	0.51	0.45	0.53
<b>Rare species excluded</b>	HighFi	0.11	0.09	0.13
	MidFi	0.12	0.11	0.14
	LowFi	0.13	0.12	0.16

Phylogenetic diversity approach	Observed PD	PDsim distribution		
		lower tail (2.5%)	upper tail (97.5%)	
<b>All species included</b>	HighFi	0.62	0.56	0.70
	MidFi	0.76	0.70	0.83
	LowFi	0.86	0.77	0.89
<b>Rare species excluded</b>	HighFi	0.21	0.16	0.25
	MidFi	0.27	0.18	0.28
	LowFi	0.25	0.22	0.31



Table 4. Analyses of the functional trait evolution on the phylogeny of sampled woody species, in Emas National Park, central Brazil (17°49'-18°28'S and 52°39'-53°10'W). Mean D = mean value of divergence deviations across phylogenetic tree; Low = number of means of random standard deviations lower than the means of observed standard deviations; High = number of means of random standard deviations higher than the means of observed standard deviations.

Data type	Mean D	Low	High	<i>P</i>
Bark thickness	0.597	622	378	0.622
Basal area	0.601	644	356	0.644
Canopy height	0.623	615	385	0.615
Clonality	0.645	627	373	0.627
Leaf dry matter content	0.602	637	363	0.637
Leaf N concentration	0.557	629	371	0.629
Leaf P concentration	0.668	620	380	0.620
Plant height	0.607	632	368	0.632
Soil resprout	0.570	592	408	0.592
Specific leaf area	0.636	645	355	0.645
Stem specific density	0.550	588	412	0.588

# CAPÍTULO IV<sup>††</sup>

**“THE MOST EXCITING PHRASE TO HEAR IN SCIENCE, THE ONE THAT HERALDS NEW DISCOVERIES,**

**IS NOT 'EUREKA!' BUT 'THAT'S FUNNY'”**

**(ISAAC ASIMOV)**

---

<sup>††</sup> Formatado de acordo com as normas da revista Biotropica

LRH: Cianciaruso, Silva, and Batalha

RRH: Above-ground Biomass in Neotropical Savannas

## **Above-ground Biomass of Functional Groups in Neotropical Savannas under Different Fire Frequencies<sup>‡‡</sup>**

**Marcus Vinicius Cianciaruso <sup>2</sup>, Igor Aurélio Silva, and Marco Antônio Batalha**

Department of Botany, Federal University of São Carlos, P.O. Box 676, 13565-905, São Carlos, SP,  
Brazil

---

<sup>‡‡</sup> Received \_\_\_\_\_; revision accepted \_\_\_\_\_ .

<sup>2</sup> Corresponding author; email: cianciaruso@gmail.com

## ABSTRACT

Standing biomass may vary greatly in savannas with different fire regimes, because different responses are expected from different functional groups. We investigated the effects of different fire frequencies in total above-ground biomass and also the biomass of functional groups (the tussock grass *Tristachya leiostachya* Nees, other grasses, woody species, and dry biomass) in savannas subjected to annual fires, biennial fires, and protected from fire in a 12 yr period. Total and *T. leiostachya* above-ground biomass values were higher in the protected site compared to the annually and biennially burned sites, which were not different. Grass biomass was lower in the protected site, whereas woody species biomass value was not different among sites. Protection from fire during 12 yr resulted in the accumulation of total biomass, which was more than twofold higher in the protected site than in the annually burned site. In the annually burned site, *T. leiostachya* was negatively correlated with other grasses and woody species. In the biennially burned and protected sites, we found a positive relationship between *T. leiostachya* and dry biomass. The negative correlation of *T. leiostachya* with other grasses and woody species in the annually burned site supports the idea that frequent fires favor this species, and may indicate an outcompeting effect. Therefore, knowledge not only about biomass but especially about its functional components is important to provide a better understanding of the processes and consequences involving different burning strategies.

**Key words:** Brazil; cerrado; competition; Emas National Park; plant functional types.

FIRE PLAYS A CRITICAL ROLE IN SAVANNA ECOLOGY THROUGH ITS EFFECTS ON INTERACTIONS between woody and herbaceous species (Moreira 2000). Most savanna fires are surface fires and burn mainly the herbaceous layer of the vegetation (Miranda *et al.* 2002). As a consequence, long-term biomass accumulation is central in determining the characteristics of the next fire, such as intensity and rate of spread (Miranda *et al.* 1993, Whelan 1995). Fire is also of great importance in promoting primary productivity due to the acceleration in the mineral nutrient cycling (Frost & Robertson 1987, Miranda *et al.* 2002). On the one hand, burning has a direct negative effect on plant growth rate and seedling mortality (Hoffmann 1996, 1998); on the other hand, it also has an indirect positive effect, due to the release of nutrients to the soil (Singh 1993, Silva & Batalha 2008). Thus, standing biomass after fire may vary greatly in savannas with different fire regimes, because different responses are expected from species belonging to different functional groups, for example, grasses *versus* trees (Silva 1996, Moreira 2000).

A remarkable characteristic of Neotropical savannas is the fast recovery of the herbaceous layer after a fire in comparison to fire-prone temperate communities (Whelan 1995). In the cerrado (Brazilian savanna), pre-burnt biomass is reached usually after 1.5 yr from the last fire (Miranda *et al.* 2002). Such recovery is mainly due to the ability to sprout from underground organs (Whelan 1995, Hoffmann 1998). Even though woody species present adaptations to fire, such as strong suberization of trunks and branches that allow the protection of living tissues from high temperatures (Miranda *et al.* 2002), herbaceous species succeed in frequently burned savannas due to their underground protected meristems that remain unaffected by fire (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). So, different fire regimes may favor distinct groups of species (Whelan 1995, Pivello & Norton 1996). Such fire outcomes may result in different management ends, as wildfire control, food supply to native fauna, weed control, and the maintenance of biodiversity and ecological processes (Whelan 1995, Pivello & Norton 1996).

In Neotropical savannas, during the wet season, biomass production is high due to the increase of water availability, while during the dry season almost all the herbaceous layer is dry,

with the living tissues reduced to underground organs (Cianciaruso *et al.* 2005, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Most of the studies on the response of savanna vegetation to fire are related to woody mortality, regeneration through seedlings, or resprouting from epicormic meristems or lignotubers (Frost & Robertson 1987, Hoffman 1996, Moreira 2000). Also, almost all studies used the “time since last fire” approach, that is, biological responses are investigated only with knowledge of last time of burning without care about the actual fire history within a given site, which is an important ecological feature (Whelan 1995). In this sense, knowledge about biomass accumulation under different fire frequencies in a long-term approach, and especially within functional groups, is important not only for management purposes, but also to a better understanding of the community responses after such disturbance.

Here we investigated how three different fire frequencies (annual fire, biennial fires, and 12 yr of fire exclusion) affect the total above-ground biomass of the plant communities and also the biomass of functional groups (the tussock grass *Tristachya leiostachya*, other grasses, woody species, and dry biomass) of the ground layer in savannas. We considered *T. leiostachya* as a functional group, because there is evidence that it drives the fire regime within the park (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996, Ramos-Neto & Pivello 2000). We expect to find higher biomass under fire exclusion, especially dry biomass. Since fire exclusion favors woody species (Moreira 2000), we also expect to find an increasing gradient of woody biomass towards the protected area, as well as a negative relationship between woody and herbaceous biomass. In sum, we answered the following questions: (1) Is there any difference in the total above-ground herbaceous-undershrubby biomass among savannas submitted to different fire frequencies?, (2) Is there any difference in the functional group above-ground biomass among savannas submitted to different fire frequencies?, (3) Within each fire frequency, does the biomass of these functional groups correlate with each other?

## METHODS

STUDY AREA.— We carried out this study in Emas National Park (ENP), located in the Brazilian Central Plateau, approximately at 17°49'-18°28'S; 52°39'-53°10'W. ENP comprises 132,941 ha and is one of the largest and most important reserves in the cerrado region. Regional climate is Aw following Köppen's (1931) classification, that is, a humid tropical climate with wet summer and dry winter. Three quarters of the ENP consist of flat tableland, 820-888 m asl, and the remaining area consists of hilly terrain, 720-820 m asl (Ramos-Neto & Pivello, 2000). In the park, open savanna (cerrado) physiognomies prevail, covering 68.1 percent of the total area, especially on the flat tableland (Ramos-Neto & Pivello 2000). The more closed cerrado covers 25.1 percent of the reserve, mainly on the hilly terrain.

Historically, ENP was exploited by farmers for cattle ranching, and dry season burnings were used to promote forage regrowth every year. After 1984, the park was totally fenced, cattle were no longer allowed inside, and a fire exclusion policy was established (Ramos-Neto & Pivello 2000). As a consequence, catastrophic fires were common in ENP until 1994, when wildfires used to occur every three years, burning about 80 percent of its area (França *et al.* 2007). From 1994 onwards, firebreaks have been managed regularly, and anthropogenic fires have been controlled (França *et al.* 2007). As a result, catastrophic fires no longer occur, and the total area burned each year in ENP was reduced (França *et al.* 2007). Currently, only 20 percent of the ENP is annually burned, and fire reoccurrence in a given point is approximately of 7 yr (França *et al.* 2007).

ECOLOGICAL DATA — In March 2006, at the end of the growing season, we sampled the herbaceous-undershrubby species in three nearby sites with different fire frequencies within ENP. The sites have an open savanna physiognomy (*campo cerrado*), with an almost continuous ground layer, interrupted only by sparse trees. We chose the sites according to historical incidences of fire inside the park (França *et al.* 2007). The first site (approximately, 18°18'50''S and 52°54'00''W) was a

firebreak, burned annually since 1994. The second site (approximately, 18°19'01''S and 52°54'10''W) was also a firebreak, but burned approximately every two years since 1994, specifically in 1996, 1999, 2001, and 2003. The third site (approximately, 18°17'28''S and 52°53'41''W) was protected from fire since 1996. Almost all the firebreaks are completely burned along the dry season as a management tool to avoid large wildfires inside the park (Franca *et al.* 2007).

In each site, we placed a 1000 m transect, with 100 points, 10 m apart one from the other. From these 100 points, we drew randomly 20 points in which we established 0.25 m<sup>2</sup> quadrats. We removed all above-ground plant material within these quadrats, excluding trees (*i.e.*, woody individuals with diameter at soil level higher than 3 cm). We sorted the above-ground biomass harvested in four functional groups: the tussock grass *Tristachya leiostachya*, which is the dominant species in ENP's savannas; others grasses; woody species (including shrubs, saplings, woody geophytes, and other dicots); and dry biomass (dry or decomposing plant debris including litter). All the collected material was oven-dried at 80°C for 48 hours before weighting.

We compared biomass values of each functional group, as well as total biomass, among sites using a one-way ANOVA and Tukey *post-hoc* test (Zar 1999). We also used Pearson's correlation (Zar 1999) to assess the possible associations among each functional group within each site. For that, we used the biomass values found in each of the 20 quadrats for each group.

## RESULTS

Total and *Tristachya leiostachya* aboveground biomass values were higher in the protected site compared to the annually and biennially burned sites, which were not significantly different (Table 1). Grass biomass value was lower in the protected site, whereas woody species biomass value was not significantly different among sites (Table 1). Dry biomass was higher in the protected and lower in the annually burned site (Table 1).



In the annually burned site, *T. leiostachya* was negatively correlated with other grasses and woody species (Table 2). We did not observe any significant relationship among the biomass values of other functional groups (Table 2). In the biennially burned and protected sites, we found a significant positive relationship only between *T. leiostachya* and dry biomass (Table 2).

## DISCUSSION

Protection from fire during 12 yr resulted in the accumulation of total standing biomass, which was more than twofold higher in the protected site than in the annually burned site. However, fire affected functional groups biomass differently: fire exclusion favored *T. leiostachya*, which presented 108 percent more biomass in the protected site than in the annually burned one, but reduced biomass of other grasses in 56 percent. Amount of woody biomass was the same independently of the fire frequency, whereas dry biomass accumulation increased almost sixfold under fire exclusion.

An overall consensus about the effects of different fire frequencies in savannas, without accounting for herbivory effects, is that standing biomass of herbaceous species remains similar in burned and unburned sites after a full growing season (Sarmiento & Vera 1979, Coutinho 1990, Singh 1993). Since we found similar amounts of total biomass under annual and biennial fires, our results support this assertion. Neotropical savannas burn generally at intervals of one to three years (Coutinho 1990, Hoffmann 1999), and, in physiognomies similar to those we studied here, biomass of herbaceous-undershrubby species ranges from 350 to 550 g/m<sup>2</sup> after one to three years since last fire (Sarmiento & Vera 1979, Kauffman *et al.* 1994, Ottmar *et al.* 2001). So, the total biomass we found in the annually and biennially burned sites is within the expected for these savannas. Nevertheless, fire exclusion leads to an increase in the herbaceous standing biomass (Ottmar *et al.* 2001, Govender *et al.* 2006). Accordingly, we observed higher total biomass under 12 yr of fire exclusion due to an increase in dry and *T. leiostachya* biomass values. Such increasing is a matter of

concern, because it is related to the probability of strong fires, especially due the accumulation of dry biomass (Miranda *et al.* 1993, Kauffman *et al.* 1994). Also, the herbaceous-undershrubby species are the principal fuel load in these savannas, presenting a combustion factor higher than 90 percent (Kauffman *et al.* 1994). Strong fires are thought to affect especially the woody species due to an increase of crown fires (Coutinho 1990, Moreira 2000). In addition, strong fires may also spread very fast for larger areas (Ramos-Neto & Pivello 2000, França *et al.* 2007), becoming harmful to the fauna and sometimes reaching some vegetation types that are not adapted to fire. Thus, long-term biomass accumulation within protected natural areas deserves caution, because it may result in uncontrolled fires.

Another consequence of a long-term fire protection is the resultant nutrient immobilization in the inert dry biomass (Frost 1985, Frost & Robertson 1987), leading to an impoverishment of surface soil layer. On the one hand, a rapid nutrient turnover caused by frequent fires is expected to favor the herbaceous species with superficial roots (Coutinho 1990). On the other hand, nutrient immobilization is expected to favor woody species with deeper roots that explore nutrients from other soil depths (Coutinho 1990). In fact, there is evidence of the role of fire on nutrient turnover in ENP, where soil fertility was lower in the protected when compared to the annually burned site (Silva & Batalha 2008). Nevertheless, our findings support that some herbaceous species may also take advantages of fire absence, outcompeting other herbaceous species and preventing the growth of woody species. We observed higher *T. leiostachya* and dry biomass values in the protected site, as well as a positive relationship between them in the biennially burned and protected sites. Frequent fires not only remove the accumulated dry biomass that constrains the growth of herbaceous species by shading (Canales *et al.* 1994), but may also reduce the interspecific competition among grasses (Inchausti 1995). Considering that most of the dry biomass was composed by dead leaves and reproductive structures of the *T. leiostachya*, the lower biomass value of other grasses we found in protected site may be due to the latter being outcompeted by the former.

*Tristachya leiostachya* is favored by frequent fires (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996, Ramos-Neto & Pivello 2000) and is the dominant grass in almost all open physiognomies within the park (França *et al.* 2007), reaching up to 80 percent of the community living biomass (Cianciaruso & Batalha, in press). In Neotropical savannas, dominance by a single herbaceous species is very uncommon (Filgueiras 2002) and is generally related to frequent fires in the past (Baruch & Bilbao 1999, Ramos-Neto & Pivello 2000). The negative correlation of *T. leiostachya* with other grasses and woody species in the annually burned site supports the idea that frequent fires favor this species, allowing us to speculate about the process of its establishment and dominance: it sprouts vigorously one year after the last fire, reaching a higher aerial biomass and being negatively associated to other grasses and woody species biomass, which may indicate an outcompeting effect in local scale. As time since last fire goes by, *T. leiostachya* seems to be the main source of standing dry biomass, which will ultimately shade neighboring species and also immobilize nutrients that, otherwise, would be available to other species. Nevertheless, it also takes advantage of fire exclusion, since its biomass was higher in the protected site than in burned sites. *T. leiostachya* seems to have a life cycle extremely adapted to different fire frequencies: it reproduces sexually every 2-3 yr after a fire and vegetatively between fire events (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996, França *et al.* 2007). Where fire is excluded, vegetative reproduction may still maintain the dominance of this species.

Contrary to our initial expectation, we did not find an increase in the woody species biomass in the protected site, even if fire exclusion is expected to favor this functional group (Moreira 2000). Again, *T. leiostachya* may prevent the growth of shrubs and saplings, even in favorable conditions for woody species, probably through processes as shading and nutrient competition. This may also explain the 34 percent reduction of biomass values of other grasses under fire exclusion. Similar findings were observed in other savannas where fire exclusion lead to a decline in population growth rates of several grass species (Silva & Castro 1989, Silva *et al.* 1990). Moreover, in the absence of fire some species may outcompete others (Inchausti 1995), which seems to be the case of *T. leiostachya*. An alternative explanation for the lower biomass of other grasses and the non-

change of woody biomass is that the sexual reproductive system of many plants may be disrupted under fire suppression. Several savanna plants depend on fire to flower and to release their diaspores (Coutinho 1990). Therefore, fire suppression would result in a decrease in the regeneration capacity of these populations.

We corroborated the idea that *T. leiostachya* biomass is positively related to the amount of dry biomass and, thus, its life cycle is intimately related to the fire regime within ENP. Under fire exclusion, *T. leiostachya* may grow by vegetative reproduction and accumulate rapidly dry biomass. This accumulated biomass favors fire occurrence and spread (Ramos-Neto & Pivello 2000, França *et al.* 2007), which, in turn, favor *T. leiostachya*, which may grow also by sexual reproduction producing seeds every 2-3 yr after a fire (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996). The frequent fires in the past may have favored *T. leiostachya*, explaining its current dominance in the park (Ramos-Neto & Pivello 2000). Therefore, knowledge not only about biomass but especially about its functional components is important to provide a better understanding of the processes and consequences involving different burning strategies.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We are grateful to Fapesp, for scholarship and financial support granted to the first and third authors; to CNPq, for scholarship granted to the second author; to Ibama and Emas National Park staff, for research permission. We are also in debt with S. P. Campos, P. Loiola and D.M. Silva, for helping us in the field and in the laboratory. M.A.B has a productivity grant from CNPq.

## **LITERATURE CITED**

BARUCH, Z., AND B. BILBAO. 1999. Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C<sub>4</sub> grasses in a Neotropical savanna. *Oecologia* 119: 510–520

- CANALES, J., M. C. TREVISAN, J. F. SILVA, AND H. CASWELL. 1994. A demographic study on an annual grass (*Andropogon brevifolius* Scharz) in burnt and unburnt savanna. *Acta Oecol.* 15: 261–273.
- CIANCIARUSO, M. V., M. A. BATALHA, AND I. A. SILVA. 2005. Seasonal variation of a hyperseasonal cerrado in Emas National Park, central Brazil. *Flora* 200: 345–353.
- CIANCIARUSO, M. V., AND M. A. BATALHA (in press). Short-term community dynamics in seasonal and hyperseasonal cerrados. *Braz. J. Biol.*
- COUTINHO, L. M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. *In* J. G. Goldammer (Ed.). *Fire in the tropical biota*, pp. 81–103. Springer-Verlag, Berlin.
- EITEN, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38: 201–341.
- FROST, P. G. H. 1985. Organic matter and nutrient dynamics in a broadleaved African savanna. *In* J.C. Tohill, and J.J. Mott (Eds.). *Ecology and Management of the World's Savannas*, pp. 200–206. Australian Academy of Sciences, Canberra.
- FRANÇA, H., M.B. RAMOS-NETO, AND A. SETZER. 2007. O fogo no Parque Nacional das Emas. *Biodiversidade*, Vol. 27. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- FROST, P.G.H., AND F. ROBERTSON. 1987. The ecological effects of fire in savannas. *In* B. H. Walker (Ed.) *Determinants of Tropical Savannas*, pp. 93–140. IRL Press, Oxford.
- GOTTSBERGER G., AND I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER. 2006. *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal vegetation*. Vol. 1. Origin, structure, dynamics and plant use. Reta Verlag, Ulm.
- GOVENDER, N., W.S.W. TROLLOPE, AND B.W. VAN WILGEN. 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *J.Appl. Ecol.* 23: 748–758
- GROSSMAN D., J. O. GRUNOW, AND G. K. THERON. 1981. The effect of fire, with and without subsequent defoliation, on the herbaceous layer of the *Burkea africana* savanna. *Proceedings of the Grassland Society of Southern Africa* 16: 117–120.

- HOFFMANN, W. A. 1996. The effects of cover and fire on seedling establishment in a Neotropical savanna. *J. Ecol.*, 84: 383-393.
- HOFFMANN, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a Neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *J. Appl. Ecol.* 35: 422–433.
- HOFFMANN, W. A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a Neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80: 1354–1369.
- INCHAUSTI, P. 1995. Competition between perennial grasses in a Neotropical savanna: The effects of fire and of hydric-nutritional stress. *J. Ecol.* 83:231–243.
- KAUFFMAN, J. B., D. L. CUMMINGS, AND D. E. WARD. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *J. Ecol.* 82:519–531
- MIRANDA, A. C., H. S. MIRANDA, I. O. DIAS, AND B. F. DIAS. 1993. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 9: 313–320.
- MIRANDA, H. S., M. C. BUSTAMANTE, AND A. C. MIRANDA. 2002. The fire factor. *In* P. S. Oliveira, and R. J. Marquis (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, p. 51–68. Columbia University Press, New York.
- MOREIRA, A. G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *J. Biogeogr.* 27: 1021–1029.
- OTTMAR, R. D., R. E. VIHNANEK, H. S. MIRANDA, M. N. SATO, AND S. M. A. ANDRADE. 2001. Stereo photo series for quantifying Cerrado fuels in central Brazil – Volume I. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 87p.
- PIVELLO, V. R., AND G.A. NORTON. 1996 FIRETOOL: An Expert System for the use of Prescribed Fires in Brazilian Savannas. *J. Appl. Ecol.* 33 348–356.
- RAMOS-NETO, M. B., AND C. PINHEIRO-MACHADO. 1996. O capim-flecha (*Tristachya leiostachya* Ness.) e sua importância na dinâmica do fogo no Parque Nacional das Emas. *In* H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*, pp. 68–75. UnB/ECL, Brasília.

- SARMIENTO, G. AND M. VERA. 1979. Composición, estructura, biomasa y producción primaria de diferentes sabanas en los llanos occidentales de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. **136**: 5–41.
- SILVA, J. F., AND F. CASTRO. 1989. Fire, growth and survivorship in a Neotropical savanna grass (*Andropogon semiberbis* Ness Kunth) in Venezuela. J. Trop. Ecol. 5: 387–400.
- SILVA, J.F., J. RAVENTOS, AND H. CASWELL. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. Acta Oecol. 11: 783–800.
- SILVA, J. 1996. Biodiversity and stability in tropical savannas. In O. T. Solbrig, E. Medina, and J. F. Silva (Eds.). Biodiversity and savanna ecosystem processes, pp. 161–171. Springer-Verlag, Berlin.
- SILVA, D. M., AND M. A. BATALHA. 2008. Soil-vegetation relationships in cerrados under different fire frequencies. Plant Soil 311: 87–96.
- SINGH, R. S. 1993. Effect of winter fire on primary productivity and nutrient concentration of a dry tropical savanna. Vegetatio 106: 63–71.
- WHELAN, R. J. 1995. The ecology of fire. Cambridge University Press, Cambridge.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River.

TABLE 1. Total and functional groups biomass values ( $\text{g/m}^2 \pm \text{SD}$ ) of the herbaceous-undershrubby species in Neotropical savannas with different fire frequencies in Emas National Park, central Brazil. Different letters denote significant differences ( $P < 0.05$ , Tukey *post hoc* test).

<b>Biomass</b>	<b>annually burned</b>	<b>biennially burned</b>	<b>protected</b>	<b><i>F</i></b>	<b><i>P</i></b>
<i>Total</i>	482.52 <sup>a</sup> ± 146.52	524.20 <sup>a</sup> ± 152.24	1122.64 <sup>b</sup> ± 441.00	32.19	<b>0.001</b>
<i>Tristachya leiostachya</i>	125.44 <sup>a</sup> ± 91.00	105.00 <sup>a</sup> ± 90.84	261.04 <sup>b</sup> ± 200.72	7.48	<b>0.001</b>
<i>Other grasses</i>	116.00 <sup>a</sup> ± 75.16	102.64 <sup>a</sup> ± 117.28	40.00 <sup>b</sup> ± 35.64	4.77	<b>0.012</b>
<i>Woody species</i>	113.56 <sup>a</sup> ± 74.48	66.68 <sup>a</sup> ± 46.08	82.16 <sup>a</sup> ± 68.40	2.77	0.071
<i>Dry</i>	127.52 <sup>a</sup> ± 88.48	249.88 <sup>b</sup> ± 92.52	739.44 <sup>c</sup> ± 267.04	71.73	<b>0.001</b>



TABLE 2. Pearson correlation values among functional groups biomass values of the herbaceous-undershrubby species in Neotropical savannas with different fire frequencies in Emas National Park, central Brazil. Values in bold denote significant values  $\alpha = 0.05$ .

<b>annually burned site</b>			
	<i>Other grasses</i>	<i>Woody species</i>	<i>Dry</i>
<i>Tristachya leiostachya</i>	<b>-0.58 (P = 0.007)</b>	<b>-0.52 (P = 0.017)</b>	0.35 (P = 0.120)
<i>Other grasses</i>	—	0.41 (P = 0.070)	-0.24 (P = 0.296)
<i>Woody species</i>	—	—	0.16 (P = 0.485)
<b>biennially burned site</b>			
<i>Tristachya leiostachya</i>	-0.38 (P = 0.091)	-0.29 (P = 0.218)	<b>0.69 (P = 0.001)</b>
<i>Other grasses</i>	—	-0.29 (P = 0.199)	-0.29 (P = 0.203)
<i>Woody species</i>	—	—	-0.10 (P = 0.667)
<b>protected site</b>			
<i>Tristachya leiostachya</i>	0.18 (P = 0.481)	-0.22 (P = 0.348)	<b>0.85 (P = 0.000)</b>
<i>Other grasses</i>	—	0.04 (P = 0.870)	-0.27 (P = 0.259)
<i>Woody species</i>	—	—	-0.08 (P = 0.749)

## CONCLUSÃO GERAL

Ao final desta tese, chegamos às seguintes conclusões:

- É possível incluir a variabilidade intra-específica em medidas de diversidade funcional utilizando os indivíduos como unidade básica ao invés das espécies. Demonstramos isso modificando uma medida de diversidade funcional (FD) de modo que ela passe a incluir essa variabilidade, em uma medida que chamamos de iFD;
- O fogo age como um filtro ambiental, selecionando espécies mais similares em seus atributos funcionais e, portanto, diminuindo a diversidade funcional das espécies arbustivo-arbóreas do cerrado. Além disso, as espécies raras contribuem significativamente para a diversidade funcional e não são redundantes com as espécies dominantes, como proposto por alguns autores;
- Variações funcionais na comunidade podem ser independentes da relação filogenética das espécies da comunidade e, pelo menos no nosso estudo, diferentes regimes de fogo não alteram a relação de parentesco entre as espécies arbustivo-arbóreas;
- Corroboramos a idéia de que o capim-flecha (*Tristachya leiostachya*) têm papel fundamental na dinâmica do fogo das savanas estudadas. Na área queimada anualmente, a biomassa do capim-flecha se correlacionou negativamente com os valores de biomassa das gramíneas e espécies lenhosas. Indicando uma possível vantagem competitiva dessa espécie em relação as demais. Além disso, o capim-flecha se correlacionou positivamente com a biomassa seca nas áreas com fogo bianual e protegida do fogo. O capim-flecha além de rebrotar rapidamente e adquirir altos valores de biomassa um ano após a última queimada, segue aumentando sua biomassa e a biomassa seca conforme a frequência de fogo diminui. O acúmulo de biomassa aumenta a indisponibilidade de nutrientes para as demais espécies do componente herbáceo, além de aumentar o sombreamento. Isso poderia explicar a menor biomassa de gramíneas na área protegida do fogo e o valor constante da biomassa de lenhosas nas três áreas.