

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZONIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

ESTRUTURA FUNCIONAL DE UMA COMUNIDADE DE PALMEIRAS
(ARECACEAE) AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS EM UMA
FLORESTA DA AMAZÔNIA CENTRAL

HAVLE PEREIRA DE SOUZA JÚNIOR

Manaus, Amazonas

Agosto, 2019

HAVLE PEREIRA DE SOUZA JÚNIOR

ESTRUTURA FUNCIONAL DE UMA COMUNIDADE DE
PALMEIRAS (ARECACEAE) AO LONGO DE GRADIENTES
AMBIENTAIS EM UMA FLORESTA DA AMAZÔNIA CENTRAL

ORIENTADORA: Dra. FLÁVIA REGINA CAPELLOTTO COSTA

CO-ORIENTADORA: Dra. THAISE EMILIO LOPES DE SOUSA

Dissertação apresentada ao Instituto
Nacional de Pesquisas da Amazônia
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Biologia (Botânica).

Manaus, Amazonas

Agosto, 2019

SEDAB/INPA © 2019 - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

J95e Júnior, Havle Pereira de Souza
Estrutura funcional de uma comunidade de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais em uma floresta da Amazônia Central / Havle Pereira de Souza Júnior; orientadora Flávia Regina Capellotto Costa; coorientadora Thaise Emilio Lopes de Sousa. -- Manaus:[s.l], 2019. 47 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.

1. Estrutura funcional. 2. Convergência funcional. 3. Divergência funcional. 4. Gradientes ambientais. 5. Palmeiras. I. Costa, Flávia Regina Capellotto, orient. II. Sousa, Thaise Emilio Lopes de, coorient. III. Título.

CDD: 580

Sinopse

Nesse estudo foi investigado como os gradientes de recursos e de distúrbio podem afetar uma comunidade local de palmeiras em uma floresta da Amazônia Central. Para isso foram analisadas sete características funcionais de quatorze espécies mais abundantes na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Foram testados modelos utilizando as condições hidrológicas, a fertilidade do solo e a intensidade de distúrbio para determinar como essas variáveis estruturam a comunidade. Os resultados mostraram que os gradientes podem causar tanto convergência quanto divergência funcional e que as áreas com maior intensidade de distúrbio tendem a promover mais divergência funcional.

Palavras chave: 1. estrutura funcional. 2. convergência funcional. 3. divergência funcional. 4. gradientes ambientais. 5. distúrbio. 6. palmeiras. 7. características funcionais.



ATA DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO DE Mestrado DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos vinte e oito dias do mês de junho de 2019 às 08:30 horas, no auditório do LBA INPA-Campus II, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso, da Universidade Federal de Goiás (UFG), Dr. João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e Dra. Juliana Hipólito de Sousa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), tendo como suplentes: Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Dr. Michael John Gilbert Hopkins, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**, intitulada: **“Estrutura funcional de uma comunidade de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais em uma floresta da Amazônia Central”** discente: **Havle Pereira de Souza Júnior**, sob orientação: Dra. Flávia Regina Capelotto Costa e Coorientação: Dra. Thaise Emilio Lopes de Sousa. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
JULIANA HIPÓLITO DE SOUSA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
JOÃO VICTOR F. C. RODRIGUES	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MARCUS VINICIUS CIANCIARUSO	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MARIA GRACIMAR P. DE ARAÚJO	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MICHAEL JOHN GILBERT HOPKINS	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO

Manaus (AM), 28 de junho de 2019.

OBS: _____

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.


 Dr. Michael John Gilbert Hopkins
 Coordenador do Programa de
 Pós-Graduação em Botânica
 P.O. 116/2017 - DIBOT/INPA

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo dom da vida e por ter me dado a oportunidade de viver tudo que vivi até hoje.

Agradeço a minha mãe Leila das Graças Sá de Souza e ao meu pai Havle Pereira de Souza por serem exemplos para mim e sempre terem me ensinado todas as lições da vida, por sempre terem me apoiado e incentivado em todas as minhas decisões e por sempre terem me dado amor em todas as circunstâncias. Ao meu avô Raimundo R. S. de Moraes por todos os ensinamentos e conselhos, a minha madrinha Leina F. de M. M. por todo carinho e a minha tia Luciane S. de Moraes por ser a irmã que eu não tive. Agradeço ao meu afilhado Antônio de A. P. Neto por sempre me fazer sorrir e aos amigos e irmão que a vida também me deu, Tiago A. Ferreira, Beatriz K. B. Pereira e Rafaelle K. B. Pereira.

Agradeço a minha orientadora Dra. Flávia Regina Capellotto Costa por ter acreditado em mim, me oferecer a oportunidade de crescer profissionalmente, por todos os ensinamentos e por toda a paciência e compreensão para com minhas limitações.

Agradeço também a minha co-orientadora Dra. Thaise Emilio Lopes de Sousa por ter me inserido na pesquisa científica com uma paixão de longa data que são as palmeiras e pelo constante incentivo e apoio ao meu aprendizado.

Agradeço as minhas amigas de graduação Talitha dos S. Ferreira e Carmel do N. Pereira pela divertida companhia e pela amizade. E aos que foram se chegando com o tempo e tanto me ajudaram em mais essa conquista da minha vida, Jacqueline Milagros e Magno Philco.

Aos colegas do laboratório de Ecologia Vegetal pela ajuda, pelo senso de missão científica e no desenvolvimento das atividades em laboratório. Em especial a Elisângela Rocha, Carla Lang e Cibelly Honorato por todas as conversas e discussões.

Agradeço ao grupo do Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF) da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) que me acolheu durante o processamento das amostras de laboratório.

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pela oportunidade do mestrado e a agência de fomento CAPES pela concessão da bolsa.

Por fim agradeço aos colegas do PPG-BOT por compartilhar vários momentos de aprendizado e diversão ao longo do mestrado.

RESUMO

A abordagem funcional nos permite entender como o ambiente seleciona as características das espécies que formam as comunidades e, portanto, como as comunidades poderão ser modificadas em função de novas condições, como as induzidas por mudanças climáticas. Duas forças podem estruturar funcionalmente uma comunidade: a convergência, que promove similaridade das características funcionais, e a divergência, que leva à variabilidade. Teoricamente, espera-se que os filtros ambientais causem convergência, por selecionarem características adequadas para a ocupação de cada ambiente. Por outro lado, espera-se que interações bióticas e distúrbios promovam divergência funcional, por aumentarem a heterogeneidade ambiental, selecionando espécies com múltiplas estratégias funcionais. Tendo como modelo as palmeiras (Arecaceae), uma forma de vida abundante e diversa na Amazônia, analisamos quais fatores ambientais são responsáveis por gerar convergência e divergência funcional nas comunidades locais. Esse estudo foi desenvolvido na Reserva Florestal Adolpho Ducke, onde foram medidas sete características funcionais que afetam o desempenho fotossintético, balanço e segurança hidráulica e economia foliar (densidade estomática, tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas, área foliar específica e área estimada da lâmina) das 14 espécies mais abundantes da reserva. Foram testados modelos incluindo as condições hidrológicas e fertilidade do solo como gradientes de recurso e a taxa de mortalidade de árvores como um indicativo para a intensidade de distúrbio. Nossos resultados mostram que: 1) há diferenciação funcional entre os ambientes hidrológicos, sendo que nos platôs são selecionadas estratégias conservativas e nos baixios aquisitivas, 2) os ambientes hidrológicos são o principal filtro da composição funcional 3) nos baixios existe maior divergência funcional de todas as características, enquanto que nos platôs convergência funcional e 4) a intensidade de distúrbio pode gerar tanto convergência quanto divergência funcional. Isso significa que, as características funcionais são selecionadas principalmente pelas condições hidrológicas do solo, sendo os distúrbios podem levar à convergência quando a sua intensidade for baixa e à divergência, quando aumenta a heterogeneidade espacial e temporal de recursos,. Ainda, a variabilidade de todas as características é maior nos baixios, pois a heterogeneidade ambiental existente nesses locais e os platôs tendem a ter maior convergência interna devido ao baixo dinamismo e disponibilidade espacial e temporal de recursos. Sendo assim, a convergência está associada com respostas aos filtros abióticos conforme a teoria ecológica de comunidades aborda, mas contrário do que prediz quanto aos processos que geram divergência, os distúrbios abióticos também podem gerar divergência funcional.

Palavras-chave: 1. estrutura funcional. 2. convergência funcional. 3. divergência funcional. 4. gradientes ambientais. 5. distúrbio. 6. palmeiras. 7. características funcionais.

ABSTRACT

The functional approach allows us to understand how the environment selects the characteristics of the species that form the communities, and therefore how communities can be modified according to new conditions, such as those induced by climate change. Two forces can functionally structure a community: convergence, which promotes similarity of functional characteristics, and divergence, which promotes variability. Theoretically, it is expected that the environmental filters cause convergence, since they select characteristics suitable for the occupation of each environment. Contrarily, it is expected that biotic interactions and disturbances promote functional divergence by increasing environmental heterogeneity, selecting species with multiple functional strategies. Using palm trees (Arecaceae), an abundant and diverse way of life in the Amazon, as model group we analyze which environmental factors are responsible for generating convergence and functional divergence in local communities. This study was developed in the Adolpho Ducke Forest Reserve, where seven functional characteristics were observed that affect photosynthetic performance, balance and hydraulic safety and leaf economy (stomatal density, stomata size, venation density, dry matter content, leaf thickness, area specific leaf and estimated leaf area) of the 14 most abundant species of the reserve. We tested models including hydrological conditions and soil fertility as resource gradients and the mortality rate of trees as a proxy for the intensity of disturbance. Our results show that: 1) there is a functional differentiation between the hydrological environments, and in the plateaus conservative strategies are selected while in the bottomlands acquisitive strategies are favoured, 2) hydrological environments are the main filter of the functional composition 3) in the bottomlands there is a greater functional divergence of all the characteristics, while in the lowlands functional convergence and 4) the intensity of disturbance can generate both convergence and functional divergence. This means that the functional characteristics are selected mainly by the hydrological conditions of the soil, the disturbances can lead to convergence when its intensity is low and the divergence, when it increases the spatial and temporal heterogeneity of resources. Also, the variability of all the characteristics is greater in the lowlands, since the environmental heterogeneity existing in these places and the plateaus tend to have greater internal convergence due to the low dynamism and the spatial and temporal availability of resources. Thus, convergence is associated with responses to abiotic filters as the ecological theory of communities addresses, but contrary to what is predicted for processes that generate divergence, abiotic disturbances can also generate functional divergence.

Key-words: 1. functional structure. 2. functional convergence. 3. functional divergence 4. environmental gradients . 5. disturb. 6. palm tree. 7. functional traits.

Lista de tabelas

- Tabela 1. Características funcionais foliares associadas à econômica foliar, regulação e eficiência hidráulica e conseqüentemente, desempenho fotossintético.....38
- Tabela 2. Espécies mais abundantes na Reserva Ducke (COSTA et al., 2010) e tipo de folha.....39
- Tabela 3. Média (μ) e desvio padrão (σ) das características funcionais por espécie. Esses valores foram obtidos a partir de 10 indivíduos amostrados por espécie a partir de uma folha por indivíduo, onde foram coletadas seis amostras: três para características morfo-anatômicas e três para características anatômicas. Espécies: AGYNA - *Astrocaryum gynacanthum*, ASCI - *Astrocaryum sciophyllum*, AATT – *Attalea attaleoides*, AMIC – *Attalea microcarpa*, BELE – *Bactris elegans*, BHIR – *Bactris hirta*, EPRE – *Euterpe precatoria*, GASP – *Geonoma aspidiifolia*, ISET – *Iriartella setigera*, OBAC – *Oenocarpus bacaba*, OBAT – *Oenocarpus bataua*, OMIN – *Oenocarpus minor*, SEXO – *Socratea exorrhiza*, SINA – *Syagrus inajai*. LDMC – conteúdo da matéria seca e SLA – área foliar específica.....40
- Tabela 4. Média (μ) e desvio padrão (σ) dos valores da média funcional da comunidade baseada nas espécies (CWM) e média (μ) da variabilidade interna (coeficiente de variação – CV) das características funcionais nos ambientes hidrológicos (baixo e platô).....41
- Tabela 5. Modelos lineares múltiplos combinando os gradientes de recursos (ambientes hidrológicos e fertilidade do solo) e a intensidade de distúrbio, em que foi incluída a interação entre o ambiente hidrológico e as variáveis. Modelo utilizando a média funcional da comunidade baseada nas espécies (Modelo 1: CWM característica funcional ~ ambiente x variável + ambiente x variável). Níveis de significância: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ‘ 1. LDMC – conteúdo da matéria seca e SLA – área foliar específica.....42
- Tabela 6. Modelos lineares múltiplos combinando os gradientes de recursos (ambientes hidrológicos e fertilidade do solo) e a intensidade de distúrbio, em que foi incluída a interação entre o ambiente hidrológico e as variáveis. Modelo utilizando a variabilidade interna da comunidade (Coeficiente de Variação - CV) (Modelo 2: CV característica funcional ~ ambiente x variável + ambiente x variável). Níveis de significância: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ‘ 1. LDMC – conteúdo da matéria seca e SLA – área foliar específica.....43

Lista de Figuras

Figura 1. Diferenças nos valores médios das características (CWM) entre ambientes hidrológicos (baixio e platô). Os resultados das análises de variância (ANOVA) estão incluídos em cada gráfico. A seta vermelha representa o gradiente de fertilidade do solo e a seta azul a intensidade de distúrbio (distúrbio pela taxa de mortalidade de árvore). A direção da seta representa o sentido em que essas variáveis apresentam os maiores valores.....44

Figura 2. Diferenças na amplitude de variação dos valores das características (CV) dentro dos ambientes hidrológicos (baixio e platô). Os resultados das análises de variância (ANOVA) estão incluídos em cada gráfico. A seta vermelha representa o gradiente de fertilidade do solo e a seta azul a intensidade de distúrbio (distúrbio pela taxa de mortalidade de árvore). A direção da seta representa o sentido em que essas variáveis apresentam os maiores valores.....45

Figura 3. Relação entre valores médios das características funcionais (CWM) e variáveis ambientais (fertilidade do solo e intensidade de distúrbio). A maioria das características teve tendências mais fortes no baixio e a única que não tem interação com o ambiente é a área foliar específica (K, L) (tabela 4).....46

Figura 4. Relação entre a amplitude de variação das características (CV) dentro dos ambientes hidrológicos (baixio e platô) e variáveis ambientais (fertilidade do solo e intensidade de distúrbio). As únicas características que não tem interação com o ambiente são a área foliar específica (K, L) e área da lâmina (M, N) (tabela 5).....47

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	111
MATERIAL E MÉTODOS	155
<i>Área de estudo</i>	155
<i>Coleta de dados funcionais</i>	155
<i>Processamento das amostras</i>	166
<i>Medidas das características funcionais</i>	177
<i>Dados ambientais</i>	177
<i>Análise de Dados</i>	188
RESULTADOS	211
<i>Composição funcional da comunidade e ambientes hidro-edáficos</i>	211
<i>Relações entre composição funcional da comunidade, fertilidade do solo e intensidade de distúrbio</i>	211
<i>Relações entre variabilidade funcional da comunidade, fertilidade do solo e intensidade de distúrbio</i>	222
DISCUSSÃO	233
<i>Os ambientes hidrológicos são o principal filtro da composição funcional</i>	233
<i>A intensidade de distúrbio gera tanto convergência quanto divergência funcional</i>	255
<i>Implicações para a teoria ecológica</i>	277
CONCLUSÃO	29
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	300
TABELAS E FIGURAS	38

INTRODUÇÃO

Um dos objetivos centrais dos estudos ecológicos no nível da comunidade é entender a origem, manutenção e consequências da diversidade de espécies em comunidades locais (MORIN, 2011). Por meio da abordagem funcional é possível entender os mecanismos que geram a estruturação de comunidades de forma direta e fazer previsões sobre como mudanças no ambiente vão gerar mudanças nas comunidades (MCGILL et al., 2006). As condições ambientais afetam o desempenho dos indivíduos (HILLERISLAMBERS et al., 2012) por meio de suas características funcionais (VIOLLE et al., 2007), portanto se entendermos a estrutura funcional das comunidades poderemos determinar como os indivíduos respondem às mudanças no ambiente.

Características funcionais são quaisquer características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas medidas ao nível do indivíduo (VIOLLE et al., 2007) e que se combinam de diferentes maneiras (PIVOVAROFF et al., 2016) para formar estratégias funcionais (ROSADO; DE MATTOS, 2017). As estratégias são selecionadas pelas condições do ambiente (BERNARD-VERDIER et al., 2012) que funcionam com filtros selecionando os organismos (KEDDY, 1992). Existem dois tipos principais de estratégias: a aquisitiva selecionada em ambientes mais dinâmicos condiciona crescimento rápido e eficiência na captação de recursos; e a conservativa que ocorre em ambientes mais estáveis, condiciona crescimento lento e eficiência na construção de tecidos (WRIGHT et al., 2004; DÍAZ et al., 2016). Dentre os fatores ambientais que funcionam como filtros selecionando estratégias, é possível destacar: a disponibilidade de recursos tanto no solo (água e nutrientes) (KAHN; DE CASTRO, 1985) como acima dele (luz) (QUESADA et al., 2012), além de fatores condicionantes que modificam estes recursos ou geram perturbações, como por exemplo, temperatura (FORTUNEL et al., 2014, ZHANG et al., 2016), topografia e textura do solo (SVENNING, 2001) e distúrbios por vento (SCHIETTI et al., 2016).

Duas forças opostas podem estruturar as comunidades através das condições ambientais e afetar a coexistência das espécies: a convergência e a divergência dos valores dos atributos entre as espécies de uma comunidade local. A convergência promove similaridade nas características funcionais das espécies que coexistem e a divergência promove variabilidade dessas características (GRIME, 2006; KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; CORNWELL; ACKERLY, 2009). Vários estudos

mostram que quando a seleção de características é mais afetada pelo ambiente, ocorre convergência funcional (TER STEEGE et al., 2006; FYLLAS et al., 2009; FORTUNEL et al., 2014; MUSCARELLA; URIARTE, 2016). E se a seleção é mais afetada pelas interações bióticas, ocorre divergência funcional (KRAFT et al., 2008; STERCK et al., 2011).

No entanto, os distúrbios naturais podem alterar a estrutura da floresta afetando a seleção de características pelos filtros ambientais e com isso modular os mecanismos de estruturação das comunidades. A mortalidade de árvores na floresta, por exemplo, pode alterar a disponibilidade de luz pela abertura de clareiras (ESPÍRITO-SANTO et al., 2010; QUESADA et al., 2010; TOLEDO et al., 2011). Isso gera heterogeneidade ambiental pelo aumento no particionamento de luz e, por conseguinte, aumenta o dinamismo florestal por alterar a disponibilidade de recursos. Podemos esperar que as mudanças funcionais induzidas pelos distúrbios naturais sejam previsíveis quando funcionarem apenas como novo gerador de recursos, como por exemplo, o aumento de luz pela abertura de clareiras. Por outro lado, a depender da intensidade do distúrbio as modificações na estrutura funcional podem se tornar imprevisíveis.

Na Amazônia central a Reserva Floresta Adolpho Ducke é formada por uma floresta que contrasta diferentes condições hidroedáficas e de dinâmica florestal, que podem afetar a estruturação de comunidades locais. Nessa floresta existem áreas com solos pobres em nutrientes (baixios) (HOPKINS, 2005) e com disponibilidade de água, dada a sua proximidade ao lençol freático (SCHIETTI et al., 2014). Os baixios também são áreas com maior dinamismo da floresta dada à maior intensidade de distúrbio pela mortalidade de árvores e que pode gerar maior disponibilidade de luz no sub-bosque (TOLEDO et al., 2011).

Nesses locais pode ocorrer a seleção de estratégia aquisitiva que favorece o crescimento das plantas (WRIGHT et al., 2004; DÍAZ et al., 2016). Nós esperamos, portanto, que características como maior área foliar específica, área foliar, densidade estomática, menor espessura das folhas, densidade de venação e tamanho dos estômatos sejam selecionadas como atributos para as espécies de baixio. Se isso for verdade, esse padrão poderia justificar a predominância de palmeiras de dossel nos baixios (KAHN E DE CASTRO, 1985), que através de suas características aquisitivas poderiam ter melhor taxa de crescimento e dominar o dossel. Ao mesmo tempo em que deve existir maior

variabilidade das características nesses locais pelo maior dinamismo que pode aumentar a heterogeneidade espacial e de recursos, levando ao particionamento de nicho e com isso à amplitude nos atributos das características (GRIME, 2006; KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; CORNWELL; ACKERLY, 2009).

Nessa mesma floresta existem ainda áreas com solos mais férteis (platôs) (HOPKINS, 2005), mas que tem menor disponibilidade de água no solo pelo lençol freático mais profundo (SCHIETTI et al., 2014), menor dinamismo da floresta (menor mortalidade de árvores) e com isso menor disponibilidade de luz no sub-bosque uma vez que o dossel é mais fechado pela altura das árvores (TOLEDO et al., 2011). Essas condições podem selecionar estratégia conservativa em plantas com crescimento mais lento (WRIGHT et al., 2004; DÍAZ et al., 2016). Nós esperamos, portanto, que características como maior tamanho dos estômatos, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas e menor área foliar específica, área da lâmina e densidade estomática sejam selecionadas como atributos para as espécies de platôs. Se esse padrão de fato ocorrer, isso poderia justificar a maior dominância de palmeiras de sub-bosque nesses locais (COSTA et al., 2009), que devido às suas características conservativas teriam seu crescimento limitado o que as restringiria ao sub-bosque. Ao mesmo tempo em que a variabilidade das características nesses locais deve ser menor, pois ali existe menor dinamismo que pode não levar a heterogeneidade espacial e de recursos, e com isso menor particionamento de nicho, que leva à menor amplitude de variação nos atributos das características (GRIME, 2006; KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; CORNWELL; ACKERLY, 2009).

Entre as famílias botânicas mais abundantes na reserva Ducke em particular Amazônia como um todo, destaca-se a família *Arecaceae* Berchtold & J. Presl. (HENDERSON, 1995; BASLEV et al., 2011; TER STEEGE et al., 2013), conhecidas popularmente como palmeiras. A distribuição das espécies é filtrada principalmente pelas condições do solo como textura, fertilidade e disponibilidade de água (KAHN; DE CASTRO, 1985; SVENNING et al., 2000; BJORHOLM et al., 2005, 2006; COSTA et al., 2009; EISERHARDT et al., 2011, EMILIO et al., 2014) e, portanto pode-se esperar que sua estrutura funcional seja convergente em função destes gradientes ambientais.

Até o momento não existem estudos sobre a estrutura funcional de comunidades locais de palmeiras na Amazônia Central, onde são tão abundantes. Apesar das espécies

de palmeiras sofrerem efeito de filtragem ambiental, acreditamos que as comunidades locais possam também estar sendo estruturadas pela intensidade de distúrbios, uma vez que a estrutura do dossel e da floresta é modificada pela perturbação (BLACH-OVERGAARD; SVENNING; BASLEV, 2009; GRIFFITH et al., 2008; EISERHARDT et al., 2011).

Pensando nisso, este estudo teve como objetivo responder duas perguntas: 1) A comunidade de palmeiras em uma floresta da Amazônia Central converge funcionalmente em função de filtros ambientais associados a recursos e diverge em função dos distúrbios? 2) Em áreas com maior intensidade de distúrbios existe uma tendência maior de divergência funcional do que de convergência?

Nossa hipótese para a primeira pergunta é que os filtros ambientais associados com a disponibilidade de recursos, como a fertilidade e condições hidrológicas do solo levariam à convergência nos valores médios das características, por selecionarem estratégias que são otimizadas ao longo destes gradientes de recursos. A intensidade de perturbação, no entanto, deveria gerar divergência nos valores médios das características por condicionar as espécies a terem múltiplas estratégias pelo aumento no particionamento de nicho. Pensando na segunda pergunta, nossa hipótese é que locais mais dinâmicos (maior intensidade de distúrbios) associados com heterogeneidade ambiental poderiam levar a uma maior variabilidade nos valores médios das características e com isso divergir funcionalmente.

Para responder a essas perguntas, o estudo foi desenvolvido em uma floresta da Amazônia Central ao longo de gradientes hidroedáficos, onde foi avaliado o efeito dos filtros ambientais de recursos (fertilidade e condições hidrológicas do solo) e da intensidade de perturbação (representado pela taxa de mortalidade de árvores) sobre as médias (*Community Weighted Mean*; VIOLLE et al., 2007) e variabilidade interna da comunidade (*Coeficiente de variação*) de sete características funcionais foliares associadas à econômica foliar, regulação e eficiência hidráulica e conseqüentemente, desempenho fotossintético: a densidade estomática, tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas, área foliar específica e área da lâmina (Tabela 1). Acreditamos que o entendimento destas relações pode funcionar como base para compreensão dos mecanismos de estruturação funcional de uma comunidade local de palmeiras ao longo de diferentes condições ambientais.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Florestal Adolpho Ducke, 26 km ao norte de Manaus. A reserva apresenta clima tropical úmido, umidade relativa de 75-86%, precipitação anual de 1.750 a 2.500mm, estação chuvosa de novembro a maio e estação seca de junho a outubro (RIBEIRO et al., 1999). A vegetação predominante é floresta de terra firme com relevo formado por diferentes níveis topográficos, declividades, tipos de solo (CHAUVEL et al., 1987) e condições hidromórficas.

Nas áreas elevadas (platôs) os solos são argilosos, bem drenados e com maior disponibilidade de bases trocáveis e fósforo (HOPKINS, 2005). Conforme a altitude diminui o conteúdo de argila vai diminuindo e ocorrem ambientes de transição entre as partes altas e baixas (vertentes). Nas áreas mais baixas (baixio) os solos são arenosos, a disponibilidade de bases trocáveis e fósforo são menores e o lençol freático é superficial. Nas áreas próximas aos igarapés de maior tamanho ocorrem planícies com solos arenosos cobertos com uma densa camada de serrapilheira (campinaranas) (HOPKINS, 2005).

A reserva é um sítio de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) com uma área de 10.000 ha e um sistema de trilhas RAPELD (MAGNUSSON et al., 2005). Nas trilhas estão instaladas 72 parcelas permanentes com uma extensão de 40x250m de comprimento, separadas por 1 km entre si. Para esse estudo selecionamos 14 parcelas para a coleta de dados das características funcionais, que cobrem os diferentes ambientes da reserva e condições hidroedáficas. Utilizamos uma base de dados de abundância das 72 parcelas coletados por Jean Louis Guillaumet (2010) disponibilizada online no repositório de dados do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) (<http://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>).

Coleta de dados funcionais

Nós coletamos dados de características funcionais de 141 indivíduos de palmeiras distribuídos ao longo dessas parcelas. Selecionamos para esse trabalho as espécies mais abundantes da área que totalizam 14 espécies (Tabela 2) de um total de 45 (COSTA et al., 2009), e 10 indivíduos por espécie foi amostrado. Para as palmeiras de sub-bosque selecionamos apenas indivíduos adultos, que foram reconhecidos pela

presença de estruturas reprodutivas (espata, ráquias, flores ou frutos). Já para as espécies de dossel, a seleção foi feita com base nos indivíduos com as folhas mais expostas ao sol por essa condição representar uma condição ótima de crescimento (PÉREZ-HARGUIDEGUY et al., 2013). Em cada indivíduo, coletamos uma folha mais saudável visualmente, isto é, sem a presença de fungos/liquens, marcas de herbivoria e sem deformidades de cortes/furos, para representar o estado ótimo do órgão e suas estruturas.

Processamento das amostras

Em laboratório separamos seis pinas da lâmina foliar (duas na base, duas no meio e duas no ápice), sendo que três foram usadas para medidas anatômicas e três para medidas morfoanatômicas. Nestas pinas, medimos a espessura com um micrômetro (entre a nervura central e a margem de cada pina - sem incluir a nervura central -) e a área (escaneadas e quantificadas com o software ImageJ) (RASBAND, 2008, disponível em: <http://rsb.info.nih.gov/ij>; segundo protocolo de PÉREZ-HARGUIDEGUY et al., 2013). Após essas medidas essas pinas foram secas em uma estufa a 65°C por 72h, para obtenção da massa seca, e então pesadas com precisão de 0.0001g. As demais pinas de cada lâmina foram pesadas para se obter o peso fresco total da lâmina (em kg).

Nas outras três pinas separadas inicialmente para medidas anatômicas fizemos em cada uma um corte de um centímetro quadrado entre a borda e a nervura central para quantificação das estruturas anatômicas. Estes pedaços foram fixados por 72h em uma solução de FAA (formaldeído, ácido acético glacial e álcool). Após esse período, um dos pedaços foi separado para visualização das nervuras (e nesse caso diafanizado em hipoclorito de sódio 2%) e outro imerso em Solução de Franklin 1:1 (ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio) para dissociação da epiderme e visualização dos estômatos. Posteriormente ambas as amostras foram clarificadas em hipoclorito de sódio 5%, desidratadas em série alcoólica (25 a 95%), coradas com safranina alcoolizada (KRAUS; ARDUIN, 1997) e montadas as lâminas para que as medidas fossem feitas.

Os valores de cada característica anatômica e morfoanatômica para cada indivíduo foram obtidos com base em 3 pinas que representam a base, meio e ápice das folhas. Todos os indivíduos amostrados da espécie *Bactris hirta* tinham a folha inteira (Tabela 2), logo toda a folha foi pesada e escaneada e fizemos apenas uma medida de

espessura e um corte para anatomia em cada indivíduo dessa espécie. O mesmo procedimento foi aplicado aos indivíduos de *Geonoma aspidiifolia*, já que a espécie possui folhas pequenas e com poucas pinas.

Medidas das características funcionais

A espessura da folha (mm) foi quantificada como a média dos valores das pinas, diretamente com o micrômetro. O conteúdo da matéria seca (LDMC, mg g⁻¹) foi calculado pela razão do somatório dos pesos frescos pelo somatório dos pesos secos das três pinas medidas por indivíduo. A área foliar específica (SLA, cm² g⁻¹) foi calculada pelo somatório das áreas das três pinas dividido pelo somatório do peso seco das pinas (adaptado de PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Para estimar a superfície total de absorção de luz das folhas, estimamos a área da lâmina (m²). Para isso todas as pinas foram pesadas e através de regra de três foi obtido o peso fresco de uma pina e estimado para a área total da lâmina foliar (RENNINGER; PHILLIPS, 2011).

A densidade de nervuras (mm²) foi calculada como a média dos valores obtidos para as três pinas no software Leaf Gui (PRICE, 2012, disponível em: <http://www.leafgui.org/>) a partir de três imagens por lâmina, com aumento de 40x. Para a densidade estomática foram feitas três imagens em diferentes pontos de cada lâmina, com aumento de 20x no microscópio, para cada uma das três pinas. O tamanho dos estômatos, aqui estimado pelo comprimento das células guarda (µm), também foi calculado a partir da média de três imagens de cada pina, registradas no aumento de 40x no microscópio. As imagens foram analisadas no software ImageJ.

Dados ambientais

Os dados ambientais aqui utilizados foram a distância vertical da drenagem mais próxima (HAND, Height Above Nearest Drainage, RENNO et al., 2008) e a fertilidade do solo, medidos no nível da parcela. O HAND (m) é uma estimativa da capacidade de drenagem de água no solo, sendo que valores baixos indicam terrenos próximos do lençol freático e valores altos, terrenos com maior distância vertical ao lençol freático. Os valores de HAND foram obtidos de Schiatti et al. (2014). As medidas da disponibilidade de fósforo no solo (mg kg⁻¹) foram obtidas na base de dados do PPBio (GUILLAUMET; LIMA; COSTA, 2010) e utilizadas como indicativo da fertilidade. Para estimar a intensidade de distúrbio, utilizamos a taxa de mortalidade de árvores das

parcelas como indicativo de perturbação por modificar a estrutura da floresta. Essa medida foi calculada por Fernando Figueiredo, com base nos inventários das parcelas no período entre 2000 e 2005 para indivíduos de árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) acima de 10 cm com a seguinte fórmula (PRIMACK et al.,1985):

$$m = 1 - [1 - (N_0 - N_1)/N_0]^t.$$

em que a mortalidade é expressa por m , o número de indivíduos iniciais é N_1 , o número de indivíduos mortos é N_0 e o tempo é t . A medida de tempo se refere ao intervalo entre os censos inicial e final, sendo que cada parcela foi amostrada em um intervalo de tempo diferente.

Análise de Dados

A partir das médias dos valores de cada característica funcional dos indivíduos mensurados nas 14 parcelas amostradas (10 indivíduos por espécie), estimamos o valor médio que as espécies selecionadas podem expressar (14 espécies – Tabela 2). Para avaliar os padrões na estrutura funcional das comunidades, calculamos o valor médio de cada característica funcional por espécie e por parcela ponderado pela abundância relativa das espécies nas comunidades locais (CWM) e os coeficientes de variação dentro das comunidades (CV) para cada uma das 72 parcelas da reserva Ducke. O CWM representa o valor ótimo da característica em cada comunidade (VIOLLE et al., 2007) e foi calculado com a seguinte fórmula:

$$CWM = \sum_{k=1}^{n_j} w_{k,j} \times T_{k,j}$$

em que w = abundância relativa; j = espécie; k = comunidade (parcela); T = valor médio da característica por espécie.

Para o cálculo do coeficiente de variação (CV), que representa o quanto de variabilidade que as características funcionais expressam dentro das parcelas, utilizamos a seguinte fórmula:

$$CV = \frac{\sigma}{\mu}$$

em que σ = desvio padrão e μ = média

Em seguida avaliamos quais variáveis preditoras melhor tiveram correlação com as características funcionais. Para isso fizemos correlações de Pearson entre as variáveis escolhidas: HAND (indicativo de disponibilidade de água no solo), soma de bases trocáveis e fósforo (fertilidade do solo) e intensidade de distúrbio (a partir dos dados de mortalidade da parcela). As correlações mais fortes foram entre HAND e soma de bases e com isso fizemos então regressões lineares para avaliar o efeito dessas variáveis com as características funcionais, utilizando a média da comunidade (CWM).

A variável que se mostrou mais significativa ($p < 0$) nas correlações com as médias das espécies foi o HAND. A partir disso procuramos entender se existe diferença entre o valor médio de todas as características na comunidade (CWM) em cada ambiente hidrológico (Tabela 4). Os ambientes hidrológicos foram categorizados de acordo com a distância ao lençol freático (HAND), em que até 13 m de altura foi classificado como baixo e acima de 13m como platô devido as mudanças na composição florística (SCHIETTI et al., 2014).

Para verificar se existe mudança nos valores médios das características (CWM) entre os ambientes hidrológicos, fizemos análises de variância (ANOVA) e geramos gráficos de boxplot utilizando a classificação dos ambientes hidrológicos (baixo e platô) como variável preditora (Figura 1). Com o objetivo de identificar se existe diferença entre o padrão de estruturação da comunidade (convergência e divergência funcional) entre os ambientes hidrológicos, fizemos o mesmo tipo de na análise acima, porém desta vez incluindo a variabilidade das características dentro de cada ambiente (CV) (Tabela 6). Do mesmo modo que com o CWM, também geramos boxplots com o CV e incluímos o resultado do teste de ANOVA para confirmar os padrões encontrados (Figura 1).

Para entender o efeito combinado dos gradientes de recursos (condições hidrológicas e fertilidade do solo) e da intensidade de distúrbio sobre a média funcional da comunidade (CWM) e sobre a variabilidade das características (CV) dentro dos ambientes hidrológicos fizemos regressões lineares múltiplas. Criamos dois modelos com estes preditores (um com CWM e um com CV), em que foi incluída a interação

entre o ambiente hidrológico e a fertilidade do solo, e entre o ambiente hidrológico e a intensidade de distúrbio (Tabelas 5 e 6).

E por fim, para avaliar quais as estratégias estavam sendo expressas na comunidade com o efeito combinado das variáveis preditoras, e como essas estratégias diferem quanto aos padrões de convergência e divergência funcional, plotamos os gráficos utilizando o modelo da média funcional (CWM) (Figura 2) e da variabilidade interna das características (CV) (Figura 3). Todas as análises foram realizadas no ambiente R, versão 3.4.4 (R Core Team 2018).

RESULTADOS

Composição funcional da comunidade e ambientes hidroedáficos

As características funcionais da comunidade de palmeiras mudam entre os diferentes ambientes hidroedáficos. Os valores médios da densidade estomática, tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo de matéria seca das folhas e espessura das folhas da comunidade foram maiores nos platôs enquanto que a área foliar específica e área estimada da lâmina foram maiores nos baixios (Figura 1). A densidade estomática e densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura foliar e área da lâmina tiveram desvio padrão maior nas parcelas de baixios, enquanto que tamanho dos estômatos e área foliar específica teve desvio padrão maior nos platôs (Tabela 4). Além disso, parcelas de baixo apresentaram também maior coeficiente de variação em todas as características funcionais medidas, do que parcelas de platô (Figura 2; Tabela 4).

As características funcionais também mudam entre as espécies de palmeiras. Algumas espécies tiveram maior valor médio em algumas características, porém maior desvio padrão em outras. *Euterpe precatoria* apresentou maior tamanho médio dos estômatos e maior desvio médio no conteúdo da matéria seca e área foliar específica (Tabela 3). *Oenocarpus bacaba* maior densidade de venação média e maior desvio médio na densidade estomática (Tabela 3). *Astrocaryum sciophyllum* maior conteúdo da matéria seca médio e maior desvio médio na densidade de venação (Tabela 3). No entanto, *Socratea exorrhiza* apresentou maior área foliar média e ao mesmo tempo maior desvio médio dessa característica (Tabela 3). As demais espécies apresentaram valores intermediários de média e desvio padrão (Tabela 3).

Relações entre composição funcional da comunidade, fertilidade do solo e intensidade de perturbação

A média da comunidade para a maioria das características (densidade e tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas e área da lâmina) foi correlacionada pelo efeito da fertilidade do solo e da intensidade de distúrbio em interação com as condições hidrológicas do solo (Tabela 5). A única característica que não foi afetada significativamente por nenhuma das variáveis ambientais foi a área foliar específica (Tabela 5).

A densidade estomática, tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas e área da lâmina aumentam com a fertilidade do solo nos ambientes de platô e a área foliar específica diminui (Figura 3), enquanto que nos baixios estas tendências se invertem para o tamanho dos estômatos e a espessura das folhas (Figura 3). A densidade estomática e de venação, área foliar específica e área da lâmina aumentam com a intensidade de distúrbio nos platôs (Figura 3 – B, F, L e N respectivamente) e o tamanho dos estômatos, conteúdo da matéria seca e espessura das folhas diminuem (Figura 3 – D, H e J respectivamente).

Relações entre variabilidade funcional da comunidade, fertilidade do solo e intensidade de distúrbio

A variabilidade interna da comunidade para a maioria das características (densidade e tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas e área da lâmina) mudou em função do ambiente hidrológico, em interação com os efeitos da fertilidade do solo e da intensidade de distúrbio (Tabela 6). A única característica que não teve variabilidade interna mudando significativamente nos ambientes hidrológicos com o efeito de interação envolvendo as variáveis foi a área foliar específica (Tabela 6).

A variabilidade da densidade estomática, tamanho dos estômatos, densidade de venação, espessura das folhas, área foliar específica e área da lâmina diminui com a fertilidade do solo nos ambientes de platô (Figura 4 – A, C, E, I, K e M respectivamente), e o conteúdo da matéria seca não foi afetado (Figura 4 – G). A variabilidade do tamanho dos estômatos e da espessura das folhas aumenta com a intensidade de distúrbio nos platôs (Figura 4 – D e J), já para as demais características a variabilidade diminui nos platôs (Figura 4 – B, F, H, L e N).

A variabilidade da densidade estomática, tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca e área da lâmina diminuem na direção de ambos os gradientes ambientais (fertilidade do solo e intensidade de distúrbio) nos ambientes de baixo (Figura 4 – B, D, H, N). Já a variabilidade da espessura foliar e área foliar específica aumentam na direção destes gradientes nos baixios (Figura 4 – J e L).

DISCUSSÃO

Os estudos sobre a estruturação funcional de comunidades mostram que dois mecanismos opostos podem afetar a estrutura das comunidades: a filtragem ambiental ao gerar convergência e a diferenciação de nichos por meio da divergência (KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; CORNWELL; ACKERLY, 2009). Pensando nisso, nos perguntamos inicialmente se os filtros ambientais associados com a disponibilidade de recursos poderiam promover a convergência de características funcionais e se os distúrbios naturais que acompanham a dinâmica da floresta, gerariam divergência das características. Além disso, também estávamos interessados em saber se em ambientes com maior dinamismo da floresta (e maior intensidade de distúrbios naturais) ocorre um aumento na variabilidade das características funcionais devido ao maior particionamento de nichos.

Nossos resultados mostram que: 1) há diferenciação funcional entre os ambientes hidrológicos, sendo que nos platôs são selecionadas estratégias conservativas e nos baixios aquisitivas, 2) o filtro hidrológico é o principal filtro da composição funcional, 3) a variabilidade de todas as características (divergência) é maior nos baixios, onde há uma tendência à maior dinamismo da floresta, e os platôs tendem a ter maior similaridade entre as características (convergência) e 4) a intensidade de distúrbio natural pela dinâmica da floresta gera tanto convergência quanto divergência funcional.

Os ambientes hidrológicos são o principal filtro da composição funcional

Nós observamos que há diferenciação funcional entre os ambientes hidrológicos, sendo que nos baixios são selecionadas estratégias aquisitivas (maior área foliar específica, área da lâmina e menor espessura das folhas e densidade de venação) e nos platôs estratégias conservativas (como maior conteúdo da matéria seca, espessura das folhas e menor área foliar específica e área da lâmina).

O filtro hidrológico deve selecionar mais fortemente as palmeiras por ser um gradiente com maior amplitude de variação na reserva Ducke, sendo o gradiente de fertilidade aninhado dentro do gradiente hidrológico (COSTA et al., 2009). Todas as características funcionais mudam entre as duas classes de ambientes definidos primeiramente pelas condições hidrológicas do solo (baixio e platô). Portanto mesmo sem o efeito mais forte de seleção da fertilidade do solo sobre as estratégias das comunidades locais, as palmeiras já sofrem uma seleção primária mais forte nas

características funcionais apenas levando em consideração as condições hidrológicas do solo mostrando que esse gradiente é o principal na estruturação funcional.

Estudos mostram que a hidrologia também afeta a composição da comunidade de palmeiras (EISERHARDT et al., 2011) e diante dos nossos resultados é possível afirmar que funcionalmente também podem ser afetadas. As distribuições locais de espécies de palmeiras na Amazônia são influenciadas pelas condições hidrológicas do solo (KAHN E DE CASTRO, 1985; KAHN, 1987; NORMAND et al., 2006) através de mecanismos ecofisiológicos relacionados com a germinação de sementes e sobrevivência de plântulas (SVENNING, 2001). Mesmo em escalas locais a inundação do solo também afeta a distribuição de espécies (KRISTIANSEN et al., 2011) o que parece ser importante em locais com grande variação hidrológica como é o caso da Amazônia (EISERHARDT et al., 2011).

Dentro da área de estudo existe uma grande variação da profundidade do lençol freático (SCHIETTI et al., 2014). E diante dos nossos resultados é possível afirmar que funcionalmente nessa comunidade local esse pode ser um dos fatores que determina esse filtro ser o principal da estruturação funcional dessa comunidade, uma vez que localmente também existe variação nas condições hidrológicas do solo.

Nos baixios a maior disponibilidade de água no solo (SCHIETTI et al., 2014), de luz pelo maior dinamismo da floresta (TOLEDO et al., 2011) e menor fertilidade do solo (HOPKINS, 2005) podem ter influenciado as estratégias aquisitivas que são eficientes quanto ao uso da água, ganho de carbono e que podem ainda conservar o uso de nutrientes (ANDERSEN et al., 2012) uma vez que estes são escassos nesses locais. Palmeiras conseguem estocar fósforo nos seus caules (BULLOCK, 1984) e o processo de construção das suas folhas permite que esse mineral seja reabsorvido durante o desenvolvimento de folhas novas (EDWARDS; FLEISCHER-DOGLEY; KAISER-BUNBURY, 2015).

Além disso, palmeiras possuem alta eficiência líquida quanto ao ganho de carbono sob baixo custo respiratório, por serem capazes de exportar grupos fosfatos para tecidos não fotossintetizantes (REN-YI MA et al., 2015). Sendo assim as condições dos baixios, como disponibilidade de água e luz que favorecem o crescimento através das estratégias aquisitivas, podem ser maximizadas ainda na falta de nutrientes nesses solos devidos as estratégias para uso e conservação de nutrientes observada em

palmeiras. É possível, portanto, que essas explicações possam justificar a maior dominância de espécies de dossel nesses ambientes (KAHN E CASTRO, 1985).

Nos platôs a menor disponibilidade de água pelo lençol freático mais profundo (SCHIETTI et al., 2014), menor dinamismo da floresta e menor disponibilidade de luz no sub-bosque pelo dossel sombreado (TOLEDO et al., 2011) podem ter influenciado as estratégias conservativas quanto ao uso de recursos como água e luz, mas que podem ser compensadas pela maior fertilidade do solo nesses locais (HOPKINS, 2005). Características conservativas como as encontradas nas palmeiras desses locais, normalmente são associadas como uma resposta contra herbivoria (COLEY; BRYANT, CHAPIN, 1985). Este investimento em defesa pode ter uma compensação quanto ao crescimento (ANDERSEN et al., 2012), uma vez que quando a disponibilidade de nutrientes aumenta no solo, o custo no investimento em estruturas foliares diminui (FINE et al., 2006).

Ainda que as características das palmeiras de platô condicionem crescimento lento, as espécies desses locais podem ter algumas vantagens compensatórias. Isso porque palmeiras são tolerantes à sombra pela baixa respiração (CAVALERI; OBERBAUER; RYAN, 2008), o que poderia justificar a dominância de palmeiras de sub-bosque nesses locais (COSTA et al., 2009). Além disso, ainda que nos platôs exista limitação de luz no sub-bosque pelo sombreamento de árvores de dossel (TOLEDO et al., 2011), as espécies de palmeiras que ali ocorrem poderiam contornar essa barreira uma vez que palmeiras conseguem ser eficientes na captura de luz que adentra pelas copas das árvores (CHAZDON, 1986).

A intensidade de distúrbio gera tanto convergência quanto divergência funcional

A teoria prevê que maior intensidade e/ou frequência de perturbações está associada com divergência funcional (GRIME, 2006), via aumento da heterogeneidade ambiental na disponibilidade de recursos no tempo e/ou no espaço, com conseqüente aumento na amplitude de variação das estratégias que coexistem em um determinado momento do tempo (CHESSON, 2000). Este não foi, entretanto o padrão observado na comunidade de palmeiras da área de estudo. Uma possibilidade seria que a intensidade de distúrbio a que o sistema está submetido é baixa o suficiente para funcionar apenas como provedora de maior disponibilidade de luz (TOLEDO et al., 2011) e espaços vagos para as palmeiras atingirem o dossel. Assim, as perturbações naturais gerariam

um novo gradiente de recurso que afeta a seleção das características funcionais relacionadas à captura de luz, promovendo assim convergência funcional, que pode ainda ocorrer pelo aumento da competição por luz que antes não era disponível nesse sistema (MAYFIELD; LEVINE, 2010).

Nós encontramos que dentro de parcelas de platô existe maior convergência em todas as características funcionais. Esses locais apesar de apresentarem maior fertilidade que os baixios, são mais estáveis pela baixa disponibilidade de recursos como água (pela profundidade do lençol freático) (SCHIETTI et al., 2014) e luz (pelo dossel ser mais fechado) (TOLERO et al., 2011). Essas condições podem condicionar maior convergência funcional interna, uma vez que ali as espécies têm estratégias conservativas que normalmente são associadas com ambientes mais homogêneos (DÍAZ et al. 2016) que tendem a ter menor heterogeneidade espacial e temporal de recursos (CHESSON, 2000) e que podem condicionar maiores taxas de competição associadas com convergência (MAYFIELD; LEVINE, 2010).

Em contrapartida, nós encontramos que dentro dos baixios existe maior divergência em todas as características funcionais. Nesses locais existe maior heterogeneidade espacial e temporal de recursos devido a maior variação na microtopografia (COSTA et al., 2009). Esta maior variação interna nos baixios pode ser também a fonte de maior variabilidade funcional, já que a teoria ecológica prevê que maior diversidade funcional seja relacionada com o aumento da heterogeneidade ambiental via particionamento de nichos (KEDDY, 1992, MCGILL et al., 2006, KRAFT et al., 2008, STARK et al., 2017).

No entanto, ainda que existam esses dois padrões nos ambientes hidrológicos (maior convergência funcional nos platôs e divergência funcional nos baixios) algumas características funcionais divergiram com a intensidade de distúrbio dentro de ambos os ambientes hidrológicos (platôs e baixios), corroborando com a nossa hipótese de que a divergência funcional aumenta com o distúrbio. Nas parcelas de platô a intensidade de distúrbio gerou um aumento na amplitude do tamanho dos estômatos e da espessura das folhas, enquanto que nos baixios além da espessura, a área foliar específica também foi variável com maior intensidade de distúrbio. Isso poderia ocorrer porque a maior heterogeneidade espacial de luz gerada pelas clareiras pode levar ao particionamento de diferentes nichos ocupados pelas palmeiras, gerando múltiplas estratégias de aquisição e

com isso aumento da divergência funcional (KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; CORNWELL; ACKERLY, 2009) em ambos os ambientes.

É possível ainda a heterogeneidade espacial de luz que os distúrbios geram pela mortalidade de árvores possa promover divergência funcional, pois as diferentes formas de vida das palmeiras (acaule, sub-bosque, sub-dossel e dossel) possuem distintas formas de alcançar a luz e se diferentes alturas promovem diferentes estratégias ecológicas (WESTOBY et al., 2002) logo é possível que o mesmo ocorra com as formas de vida das palmeiras.

Implicações para a teoria ecológica

Na teoria ecológica sobre a organização de comunidades, a convergência é associada com as respostas aos filtros abióticos (gradientes ambientais), conforme propusemos em nossas hipóteses, mas a divergência dentro da comunidade é vista como resposta aos filtros bióticos (principalmente a competição inter-específica) que leva ao particionamento de nicho (MCGILL, 2006). Nossos resultados confirmam a predição sobre convergência funcional apontada pela teoria, mas a contradizem quanto aos mecanismos que geram divergência.

Mostramos que os distúrbios bióticos (no caso a mortalidade de árvores) também podem gerar divergência funcional (BELLO et al., 2013) dependendo do atributo (WESTOBY, 1998; WESTOBY et al., 2002), das condições de recurso no ambiente (STUBBS; WILSON, 2004) e da intensidade de distúrbio (GRIME, 2006; GÖTZENBERGER et al., 2012) em uma comunidade local de palmeiras da Amazônia Central. Quando os distúrbios abióticos promovem o aumento da heterogeneidade espacial de recursos (CHESSON, 2000), as espécies desenvolvem múltiplas estratégias de aquisição que também levam ao particionamento de nicho (SWENSON; ENQUIST, 2009) do mesmo modo que a competição inter-específica (KRAFT; ACKERLY, 2010).

E em locais onde existe menor disponibilidade de água e luz (os ambientes são mais sombreados como nos platôs) esse padrão também pode ocorrer quando o distúrbio criar disponibilidade temporal de recursos como é o caso da luz (MASON et al., 2011). Sendo assim, a divergência funcional pode ocorrer também pelos distúrbios

naturais quando estes promovem o particionamento de nicho pela disponibilidade espacial e temporal de recursos.

CONCLUSÃO

Nosso estudo mostra diferenças na estruturação funcional de uma comunidade local de palmeiras em uma floresta da Amazônia Central em relação a diferentes condições hidro-edáficas. Aqui, mostramos que as características funcionais analisadas (densidade e tamanho dos estômatos, densidade de venação, conteúdo da matéria seca, espessura das folhas, área foliar específica e área da lâmina) são correlacionadas com gradientes ambientais de recursos (condições hidrológicas e fertilidade do solo) e podem ser correlacionadas ainda com a intensidade de distúrbio. Essas diferenças ao longo dos gradientes gera uma tendência de convergência funcional nas parcelas de platô e divergência, nas parcelas de baixio. Os distúrbios naturais ao contrário do predito pelas teorias de estruturação de comunidades, podem nem sempre levar a divergência funcional, dependendo da intensidade e das condições dos locais em que ocorrem, como encontrado aqui. Em um cenário de mudanças climáticas, as respostas das características morfo-anatômicas de plantas representativas, como é o caso das palmeiras, às condições locais de recursos e intensidade de distúrbios podem nos ajudar a fazer previsões sobre as respostas futuras das florestas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSEN, K.; ENDARA, M. J.; TURNER, B. L. et al. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. **Oecologia**, vol. 168, p. 519-531, 2012.

BASLEV, H.; KAHN, F.; MILLAN, B. et al. Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. **Botanical Review**, vol. 77, p. 381-425, 2011.

BELLO, F. DE; VANDEWALLE M.; REITALU, T. et al. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. **Journal of Ecology**, vol. 101, p. 1237-1244, 2013.

BERNARD-VERDIER, M.; NAVAS, M.-L.; VELLEND, M. et al. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. **Journal of Ecology**, vol. 100, p. 1422-1433, 2012.

BJORHOLM, S.; SVENNING, J. – C.; SKOV, F. et al. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 14, p. 423-429, 2005.

BJORHOLM, S.; SVENNING, J. – C.; BAKER, W. J. et al. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. **Botanical Journal of the Linnean Society**, vol. 151, p. 113-125, 2006.

BLACH-OVERGAARD, A.; SVENNING, J. - C.; BASLEV, H. Climate change sensitivity of the African ivory nut palm, *Hyphaene petersiana* Klotzsch ex Mart. (Arecaceae) - a key stone species in SE Africa. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, vol. 8, 2009.

BRODRIBB, T. J.; FEILD, T. S.; JORDAN, G. J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. **Plant Physiology**, vol. 144, p. 1890-1898, 2007.

BULLOCK, S. H. Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm. **Oecologia**, vol. 117, p. 460-468, 1998.

CAVALERI, M. A, OBERBAUER, S. F, RYAN, M. G. Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. **Plant, Cell & Environment**, vol. 31, p. 473–483, 2008.

CHAUVEL, A.; LUCAS, Y.; BOULET, R. On the genesis of soil mantle of the region of Manaus, central Amazonia, Brazil. **Experientia**, vol. 43, p. 234-241, 1987.

CHAZDON, R. L. The costs of leaf support in understory palms: economy versus safety. **The American Naturalist**, vol. 127, p. 9–30, 1986.

CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical Population Biology**, vol.58, p. 211-237, 2000.

COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant anti herbivore defense. **Science**, vol. 230, p.895–899, 1985.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, vol. 79, p. 109–126, 2009.

COSTA, F. R. C.; GUILLAUMET, J. – C.; LIMA, A. P. et al. Gradients with gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. **Journal of Vegetation Science**, vol.20, p. 69-78, 2009.

DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J. H. C. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, vol. 529, p.167-171, 2016.

EDWARDS, P. J.; FLEISCHER-DOGLEY F.; KAISER-BUNBURY, C. N. The nutrient economy of *Lodoicea maldivica*, a monodominant palm producing the world's largest seed. **New Phytology**, vol. 206, p. 990–999, 2015.

EISERHARDT, W. L.; SVENNING, J. – C.; KISSLING, W. D. et al. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. **Annals of Botany**, vol. 108, p. 1391-1416, 2011.

EMILIO, T.; QUESADA, C. A.; COSTA, F. R. C. et al. Soil physical conditions limit palm and tree basal area in Amazonian forests. **Plant Ecology & Diversity**, vol. 7,

p. 215-229, 2014.

ESPÍRITO-SANTO, F. D. B.; KELLER, M.; BRASWELL, B. et al. Storm intensity and old-growth forest disturbances in the Amazon region. **Geophysical Research Letters**, vol. 37, 2010.

FINE, P. V. A, MILLER, Z. J, MESONES, I et al. The growth- defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. **Ecology**, vol. 87, p. S150–S162, 2006.

FORTUNEL, C.; PAINE, C. E. T.; FINE, P. V. A. et al. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. **Journal of Ecology**, vol.102, p. 145–155, 2014.

FYLLAS, N. M.; PATIÑO, S.; BAKER, T. R. et al. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. **Biogeosciences**, vol. 6, p. 2677-2709, 2009.

GÖTZENBERGER, L., DE BELLO, F., BRATHEN, K.A., et al. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, vol. 87, p. 111–127, 2012.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, vol.17, p. 255-260, 2006.

GRIFFITH, M. P.; NOBLICK, L. R.; DOWE, J. L. et al. Cyclone tolerance in New World Arecaceae: biogeographic variation and abiotic natural selection. **Annals of Botany**, vol. 102, p. 591-598, 2008.

HILLERISLAMBERS, J.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, vol.43, p. 227-248, 2012.

HOPKINS, M. J. G. Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil. **Rodriguésia**, vol.56, p. 9-25, 2005.

KAHN, F. The distributions of palms as a function of local topography in Amazonian Terra-Firme forests. **Experientia**, vol. 43, p. 251-259, 1987.

KAHN, F.; DE CASTRO, A. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. **Biotropica**, vol. 17, 210-216, 1985.

KEDDY, P. A. Assembly response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, vol.3, p. 157-164, 1992.

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

KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, vol. 80, p. 401–422, 2010.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica, Rio de Janeiro,1997.

KRISTIANSEN, T.; SVENNING, J.-C.; PEDERSON, D. et al. Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. **Journal of Ecology**, vol. 99, p. 1001-1015, 2011.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, vol. 101, 1967.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; LUIZÃO, R. et al. RAPELD: A modification of the gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, vol. 5, p. 19-24, 2005.

MASON, N. W. H., DE BELLO, F., DOLEZAL et al. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. **Journal of Ecology**, vol. 99, p. 788–796, 2011.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, vol. 13, p. 1085–1093, 2010.

MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, vol.21, p. 178-185, 2006.

MORIN, P. J. 2011. **Community ecology**, 2 ed, Wiley-Blackwell, Hoboken.

MUSCARELLA, R.; URIARTE, M. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? **Proceedings of the Royal Society B**, vol. 283, 2016.

NIINEMETS, U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, vol. 82, p. 453-469, 2001.

NORMAND, S.; VORMISTO, J.; SVENNING J-C. et al. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. **Plant Ecology**, vol. 186, p. 161-176, 2006.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, S. L. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, vol. 61, p. 167-234, 2013.

PIVOVAROFF, A. L.; PASQUINI, S. C.; GUZMAN, M. E. DE et al. Multiple strategies for drought survival among woody plant species. **Functional Ecology**, vol.30, p. 517-526, 2016.

PRICE, C. A. 2012. LEAF GUI: Analyzing the geometry of veins and areoles using image segmentation algorithms. In: Normanly J (eds) High-Troughput Phenotyping in Plants. **Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)**, vol. 918, Humana Press, Totowa, NJ. Disponible em: <http://www.leafgui.org/>.

PRIMACK, R. B.; ASHTON, P. S.; CHAI, P. et al. Growth rates and population structure of moraceae trees in Sarawak. **Ecology**, vol. 66, p. 577-588, 1985.

QUESADA, C. A.; LLOYD, J.; SCHWARZ, M. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, vol. 7, p. 1515–1541, 2010.

QUESADA, C. A.; PHILLIPS, O. L.; SCHWARZ, M. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, vol. 9, p. 2203-2246, 2012.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

Raes N, Roos MC, Slik JWF, Van Loon. 2018.

RASBAND, W. S. 2008. **Image J** – US Natl Inst. Of Health. Disponível em: <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.

REN-YI, M.; ZHANG, J-L.; CAVALERI, M. A. et al. Convergent evolution towards high net carbon gain efficiency contributes to the shade tolerance of palms (Arecaceae). **PLoS ONE**, vol. 10, 2015.

RENNINGER, H. J.; PHILLIPS, N. Hydraulic properties of fronds from palms of varying height and habitat. **Oecologia**, vol. 167, p. 925-935, 2011.

RENNÓ, C. D.; NOBRE, A. D.; CUARTAS, L. A. et al. HAND, a new terrain descriptor using srtm-dem: mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, vol. 112, p. 3469-3481, 2008.

RIBEIRO, J. L. S.; HOPKINS, M. J. G.; VICENTINI, A. et al. **Flora da reserva ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia central**. INPA/DFID, Manaus, BR. 1999.

ROSADO, B. H. P.; DE MATTOS, E. A. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominant at local scales. **Functional Ecology**, vol. 31, p. 1969-1974, 2017.

SCHIETTI, J.; EMILIO, T.; RENNO, C. D. et al. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in Amazonian rainforest. **Plant Ecology and Diversity**, vol. 7, p. 241-253, 2014.

SCHIETTI, J.; MARTINS, D.; EMILIO, T. et al. Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central-southern Amazonia. **Journal of Ecology**, vol. 104, p. 1335–1346, 2016.

STARK, J.; LEHMAN, R.; CRAWFORD, L. et al. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? a test in montane and alpine meadows. **Oikos**, vol.126, p. 1650-1659, 2017.

STERCK, F.; MARKESTEIJN, L.; SCHIEVING, F. et al. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, vol. 108, p. 627-632, 2011.

STUBBS, W.J.; WILSON, J. B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. **Journal of Ecology**, vol. 92, 557–567, 2004.

SVENNING, J. -C. Growth strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuni, Ecuador. **Australian Journal of Botany**, vol. 48, p. 167-178, 2000.

SVENNING, J. -C. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). **Botanical Review**, vol. 67, p. 1-53, 2001.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, vol. 94, p. 451-459, 2007.

SWENSON, N.G.; ENQUIST, B. J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. **Ecology**, vol. 90, p. 2161–2170, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal – 4.ed.-. **Artmed**, 848 pp., 2009.

TER STEEGE, H.; PITMAN, N. C. A.; PHILLIPS, O. L. et al. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. **Nature**, vol. 443, p. 444-447, 2006.

TER STEEGE, H.; PITMAN, N. C. A.; SABATIER, D. et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, vol. 342, p. 325-334, 2013.

TOLEDO, J. J.; MAGNUSSON, W. E.; CASTILHO, C. V. et al. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in central Amazonia? **Forest Ecology and Management**, vol.262, p. 331-338, 2011.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.-L.; VILE, D. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, vol.116, p. 882–892, 2007.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. The assembly of experimental wetland plant-

communities. **Oikos**, vol. 73, p. 323–335, 1995.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, vol. 199, p. 213-227, 1998.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, vol. 33, p. 125-1259, 2002.

WITKOWSKI, E. T. F.; Lamont, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, vol. 88, p. 486-493, 1991.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M.; REICH, P. B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology**, vol. 90, p. 534-543, 2002.

WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, vol. 428, p. 821–827, 2004.

ZHANG, Y.; ZHU, Z.; LIU, Z. et al. Seasonal and interannual changes in vegetation activity of tropical forests in Southeast Asia. **Agricultural and Forest Metereology**, vol.224, p. 1-10, 2016.

TABELAS E FIGURAS

Tabela 1: Características funcionais foliares associadas à econômica foliar, regulação e eficiência hidráulica e conseqüentemente, desempenho fotossintético.

Característica funcional	Tipo de característica	Função
Densidade estomática	Anatômica	Regulação no controle de entrada e saída de gases na folha (TAIZ; ZEIGER, 2009)
Tamanho dos estômatos	Anatômica	Regulação no controle de entrada e saída de gases na folha (TAIZ; ZEIGER, 2009)
Densidade de venação	Anatômica	Transporte de água, nutrientes e gases e influência no ganho de carbono (BRODRIBB; FEILD; JORDAN, 2007)
Conteúdo da matéria seca	Morfoanatômica	Armazenamento dos produtos da fotossíntese e resistência mecânica da folha (NIINEMETS, 2001)
Espessura das folhas	Morfoanatômica	Número de camadas e largura dos tecidos (WITKOWSKI; LAMONT, 1991) e tem relação com a difusão de gases no mesófilo da folha (POORTER et al., 2009)
Área foliar específica	Morfoanatômica	Área específica de captura de luz por unidade de massa seca da folha (WESTOBY, 1998), aquisição de luz e controle de água (WRIGHT et al., 2004)
Área da lâmina	Morfológica	Maximiza a superfície de captura de luz na folha (TAIZ; ZEIGER, 2009)

Tabela 2: Espécies mais abundantes na Reserva Ducke (COSTA et al., 2010) e tipo de folha.

Espécie	tipo de folha
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	pinada
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	pinada
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb.Rodr.) Wess.Boer	pinada
<i>Attalea microcarpa</i> Mart..	pinada
<i>Bactris elegans</i> Barb.Rodr. &Trail	pinada
<i>Bactris hirta</i> Mart.	pinada
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	pinada
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	inteira
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H.Wendl.	pinada - rômbrica
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	pinada
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart	pinada
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	pinada
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl.	pinada - rômbrica
<i>Syagrus inajai</i> (Spruce) Becc.	pinada –

Tabela 3: Média (μ) e desvio padrão (σ) das características funcionais por espécie. Esses valores foram obtidos a partir de 10 indivíduos amostrados por espécie a partir de uma folha por indivíduo, onde foram coletadas seis amostras: três para características morfo-anatômicas e três para características anatômicas. Espécies: AGYNA - *Astrocaryum gynacanthum*, ASCI - *Astrocaryum sciophyllum*, AATT – *Attalea attaleoides*, AMIC – *Attalea microcarpa*, BELE – *Bactris elegans*, BHIR – *Bactris hirta*, EPRE – *Euterpe precatoria*, GASP – *Geonoma aspidiifolia*, ISET – *Iriartella setigera*, OBAC – *Oenocarpus bacaba*, OBAT – *Oenocarpus bataua*, OMIN – *Oenocarpus minor*, SEXO – *Socratea exorrhiza*, SINA – *Syagrus inajai*. LDMC – conteúdo da matéria seca e SLA – área foliar específica.

Espécie	Características funcionais													
	Densidade estomática		Tamanho dos estômatos		Densidade de venação		LDMC		Espessura das folhas		SLA		Área da lâmina	
	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ
AGYNA	37.2	6.30	44.38	3.11	15.63	3.69	398.68	71.31	0.12	0.021	108.27	31.36	2.99	0.67
ASCI	50.9	8.76	59.79	8.16	19.50	4.50	422.89	77.00	0.21	0.018	77.79	30.53	3.52	0.50
AATT	46.3	9.46	40.4	7.66	14.71	2.39	463.92	56.04	0.16	0.019	91.89	34.35	3.7	0.46
AMIC	34.9	5.15	51.38	2.67	14.74	2.37	454.27	55.85	0.18	0.030	68.45	31.27	5.88	0.70
BELE	18.1	2.28	61.07	3.45	11.98	4.15	459.13	30.58	0.14	0.018	124.1	12.41	0.79	0.10
BHIR	22.9	3.75	57.01	3.22	9.29	1.20	453.84	53.73	0.18	0.048	54.04	25.41	0.03	0.01
EPRE	30.7	8.28	36.57	12.38	18.28	4.49	471.45	27.42	0.09	0.013	135.45	38.85	2.75	0.045
GASP	15.7	1.63	61.35	4.84	5.38	0.62	381.6	62.27	0.13	0.026	117.52	45.74	0.02	0.01
ISET	23.7	6.18	69.68	4.85	14.42	1.72	319.51	36.72	0.17	0.023	124.32	32.78	4.57	1.12
OBAC	60.7	8.32	54.24	5.75	14.99	5.70	442.58	56.07	0.12	0.012	95.77	36.02	5.94	1.36
OBAT	47.9	18.25	45.48	3.46	19.47	5.48	437.81	66.60	0.11	0.008	115.32	37.50	5.79	0.53
OMIN	52.4	3.43	50.76	1.69	17.56	4.99	468.77	38.74	0.11	0.008	115.92	25.36	2.84	0.59
SEXO	22.5	2.55	67.62	2.33	13.58	4.06	453.62	23.37	0.11	0.015	84.79	33.59	9.01	1.61
SINA	31.7	10.82	69.4	2.87	17.76	5.28	435.09	34.22	0.17	0.030	63.87	30.66	2.48	0.85

Tabela 4: Média (μ) e desvio padrão (σ) dos valores da média funcional da comunidade baseada nas espécies (CWM) e média (μ) da variabilidade interna (coeficiente de variação – CV) das características funcionais nos ambientes hidrológicos (baixio e platô).

Características funcionais	Unidades	Valor por ambiente					
		Baixio		Platô		Baixio	Platô
		CWM				CV	
	μ	σ	μ	σ	μ	μ	
Densidade estomática	cm ⁻²	13.56	0.87	14.82	0.88	0.29	0.26
Tamanho dos estômatos	$\mu\text{m.cm}^{-2}$	52.15	3.37	55.19	1.96	0.16	0.15
Densidade de venação	mm ² .cm ⁻²	16.55	0.95	17.06	0.69	0.23	0.19
Conteúdo da matéria seca	mg g ⁻¹	425.01	13.25	427.58	6.14	0.09	0.07
Espessura das folhas	Mm	0.15	0.02	0.18	0.01	0.26	0.24
Área foliar específica	cm ² g ⁻¹	101.55	4.16	92.19	4.67	0.23	0.19
Área da lâmina	m ²	4.25	0.82	3.39	0.29	0.44	0.36

Tabela 5: Modelos lineares múltiplos combinando os gradientes de recursos (ambientes hidrológicos e fertilidade do solo) e a intensidade de distúrbio, em que foi incluída a interação entre o ambiente hidrológico e as variáveis. Modelo utilizando a média funcional da comunidade baseada nas espécies (Modelo 1: CWM característica funcional \sim ambiente x variável + ambiente x variável). Níveis de significância: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘.’ 1. LDMC – conteúdo da matéria seca e SLA – área foliar específica.

Características funcionais	Variável	β	R ²
Densidade estomática	HAND	2.458 *	0.376
	fósforo	0.242 .	
Tamanho dos estômatos	HAND	-5.816 *	0.527
	fósforo	-0.943 **	
	taxa de mortalidade	-4.331 ***	
	HAND : fósforo	1.199 **	
Densidade de venação	HAND : taxa de mortalidade	2.441 .	0.321
	HAND	2.917 **	
	fósforo	0.358 ***	
	Taxa de mortalidade	0.898 *	
LDMC	HAND : fósforo	-0.228 .	0.384
	HAND : taxa de mortalidade	-0.815 .	
	HAND	48.039 ***	
	fósforo	3.644 ***	
Espessura das folhas	Taxa de mortalidade	17.131 ***	0.708
	HAND : fósforo	-3.246 *	
	HAND : taxa de mortalidade	4.473 ***	
	fósforo	-0.002 *	
SLA	Taxa de mortalidade	-0.018 ***	0.708
	HAND : fósforo	0.005 **	
	HAND : taxa de mortalidade	0.013 *	
Área da lâmina	-	-	0.589
	HAND	1.010 .	
	fósforo	0.240 ***	
Área da lâmina	taxa de mortalidade	0.701 ***	0.589
	HAND : fósforo	-0.226 **	
	HAND : taxa de mortalidade	-0.560 *	

Tabela 6: Modelos lineares múltiplos combinando os gradientes de recursos (ambientes hidrológicos e fertilidade do solo) e a intensidade de distúrbio, em que foi incluída a interação entre o ambiente hidrológico e as variáveis. Modelo utilizando a variabilidade interna da comunidade (Coeficiente de Variação - CV) (Modelo 2: CV característica funcional \sim ambiente x variável + ambiente x variável). Níveis de significância: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘.’ 1. LDMC – conteúdo da matéria seca e SLA – área foliar específica.

Características funcionais	Variável	β	R ²
Densidade estomática	fósforo	-0.021 *	0.224
	taxa de mortalidade	-0.063 *	
Tamanho dos estômatos	HAND	-0.070 *	0.172
	fósforo	-0.005 .	
	taxa de mortalidade	-0.024 *	
Densidade de venação	HAND : taxa de mortalidade	-0.029 *	0.281
	HAND	-0.096 .	
LDMC	fósforo	-0.016 **	0.353
	HAND	-0.119 ***	
	fósforo	-0.007 *	
	taxa de mortalidade	-0.045 ***	
Espessura das folhas	HAND : taxa de mortalidade	0.042 ***	0.312
	HAND : fósforo	-0.007 .	
SLA	-	-	-
Área da lâmina	fósforo	-0.039 *	0.235

Figura 3: Relação entre valores médios das características funcionais (CWM) e variáveis ambientais (fertilidade do solo e intensidade de distúrbio). A maioria das características teve tendências mais fortes no baixo e a única que não tem interação com o ambiente é a área foliar específica (K, L) (tabela 4).

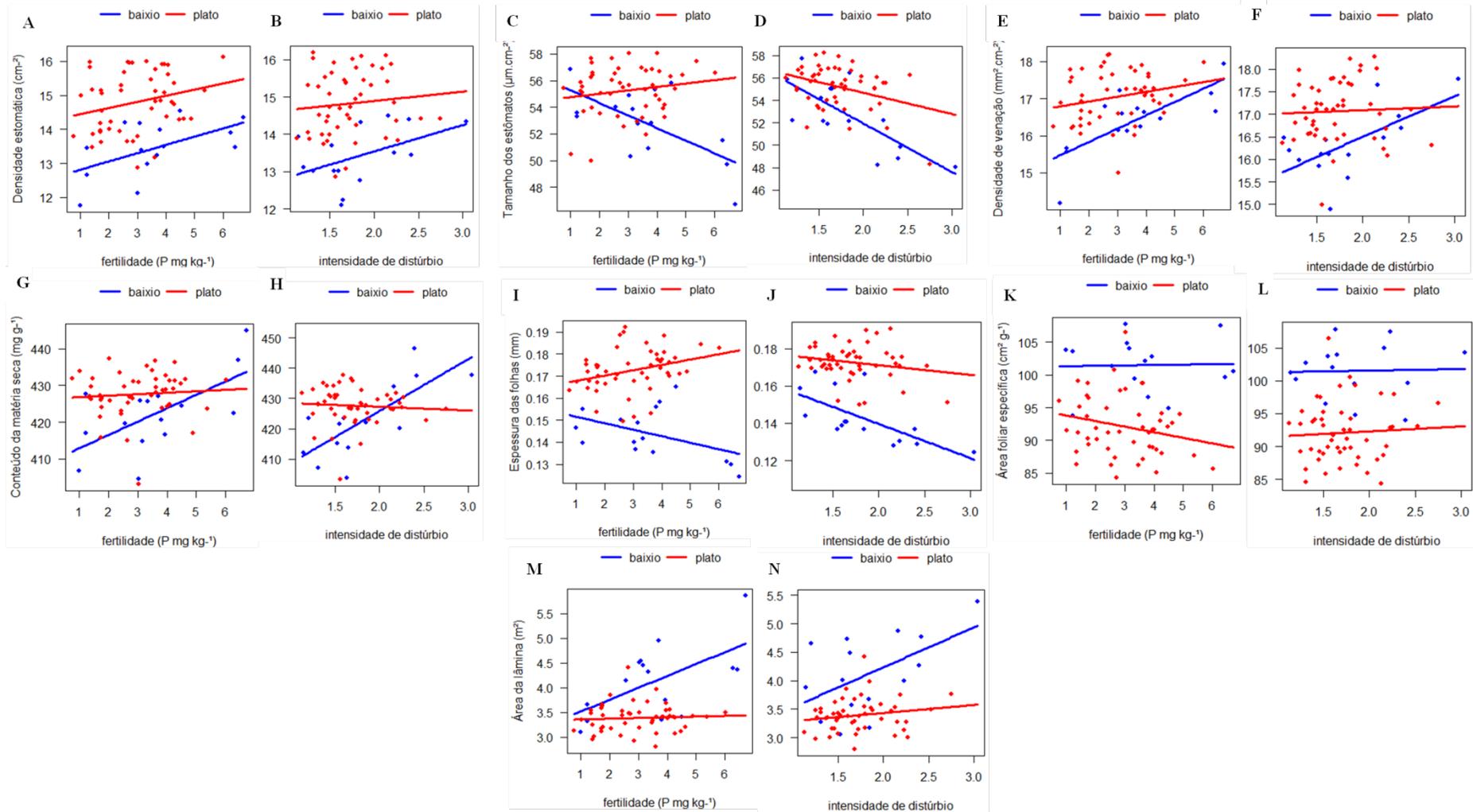


Figura 4: Relação entre a amplitude de variação das características (CV) dentro dos ambientes hidrológicos (baixo e plato) e variáveis ambientais (fertilidade do solo e intensidade de distúrbio). As únicas características que não tem interação com o ambiente são a área foliar específica (K, L) e área da lâmina (M, N) (tabela 5).

