

Embrapa

Amazônia Oriental



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

AMANDA CARDOSO NUNES CORDEIRO

**VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE
ESPÉCIES ARBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE DEGRADAÇÃO
FLORESTAL NO LESTE DA AMAZÔNIA**

BELÉM-PA
2017

AMANDA CARDOSO NUNES CORDEIRO

**VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE
ESPÉCIES ARBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE DEGRADAÇÃO
FLORESTAL NO LESTE DA AMAZÔNIA**

Dissertação de Mestrado apresentada para o Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará em convênio com o Museu Paraense Emílio Goeldi e Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Linha de Pesquisa: Ecossistemas Amazônicos e Dinâmicas Socioambientais

Orientador: Prof. Dr. Bernard Josiah Barlow
Coorientadora: Prof. Dra Joice Nunes Ferreira

**BELÉM-PA
2017**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Biblioteca do Instituto de Geociências/SIBI/UFPA

Cordeiro, Amanda Cardoso Nunes 1990 -

Variação intraespecífica de características funcionais de espécies arbóreas ao longo de um gradiente de degradação florestal no Leste da Amazônia. / Amanda Cardoso Nunes Cordeiro. – 2017.

59 f : il. ; 30 cm

Inclui bibliografias

Orientador: Bernard Josiah Barlow
Coorientadora: Joice Nunes Ferreira

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Pará, Instituto de Geociências, Pós-Graduação em Ciências Ambientais, em convênio do Embrapa e o Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 2017.

1. Degradação ambiental - Amazônia. 2. Florestas – Amazônia. 3. Ecologia das florestas tropicais. I. Título.

CDD 22. ed.: 363.7009811

Elaborado por
Lucia de Fátima Imbiriba de Sousa
CRB-2/652

AMANDA CARDOSO NUNES CORDEIRO

VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE
ESPÉCIES ÁRBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE DEGRADAÇÃO
FLORESTAL NO LESTE DA AMAZÔNIA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Ambientais, Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará em parceria com o Museu Paraense Emílio Goeldi e a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária da Amazônia Oriental, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais. Área em Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

Data de aprovação: 28/03/2017

Banca Examinadora:



Prof. Dr. Bernard Josiah Barlow - Orientador
Doutor em Ecologia
Museu Paraense Emílio Goeldi



Prof. Dr. Alessandro Carioeca de Araújo - Membro
Doutor em Ciências Geoambientais
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária



Profa. Dra. Grazielle Sales Teodoro - Membro
Doutora em Biologia Vegetal
Universidade Federal do Pará



Prof. Dr. Steel Silva Vasconcelos - Membro
Doutor em Recursos e Conservações Florestais
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa de estudos.

Agradeço ao Projeto Biodiversity and Ecosystem Functioning in Degraded and Recovering Amazonian and Atlantic Forests (ECOFOR) por subsidiar o trabalho de pesquisa agregado a esta dissertação.

À minha família que foi e sempre será a base da minha vida! Agradeço minha mãe Tânia e meu pai Afonso por terem me ensinado os primeiros valores de vida e por entenderem a minha ausência em momentos tão preciosos. Agradeço aos meus irmãos Felipe e Samuel e as minhas amigas Paula, Giulliana, Tatiara, Fátima, Mayra e Lídia pelo apoio, paciência e pelos incentivos diários.

Agradeço aos meus orientadores Jos Barlow e Joice Ferreira, vocês foram incríveis, com vocês não tem tempo ruim! Jos, obrigada por ter emprestado seu tempo quando precisei e pelas dicas sempre certas. Joice, obrigada pela disposição em dividir seu conhecimento com humildade e também, por ter me ajudado a não perder o equilíbrio e continuar firme frente aos desafios.

Agradeço a Erika Berenguer, pela orientação durante as coletas de campo e por me ajudar a entender que todos somos capazes de fazer um bom trabalho basta paciência e dedicação. Por vezes, você acreditou muito mais do que eu na minha capacidade e o seu sorriso sempre me motivou.

Agradeço infinitamente a equipe de campo do ECOFOR que foi fundamental para a realização deste trabalho: Jamile, Josiane, Julia, Bega, Xarope, Graveto, Coronel, Valderi, Daniel, Lico, Leca, Lúcia, Nina. Meu obrigada de coração à Marina Seixas, cuja inteligência emocional me inspirou a crescer como pessoa. Trabalhar com vocês me proporcionou rico aprendizado!

Agradeço as demais pessoas que contribuíram de outras formas para o trabalho: Louro, Adão, Cota. Meus infinitos agradecimentos a toda a comunidade do Branco que me recebeu tão bem e onde fiz amigos queridos!

Agradeço a Jamile e Neto pela ajuda com o processamento de dados, vocês foram os melhores! Ao Fernando pelas dicas durante a análise dos dados e por me salvar dos muitos apuros com o R.

Agradeço a todos os profissionais do Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e aos colegas de turma pela parceria durante esses anos, a vivência com vocês foi a melhor possível!

“Uma maneira de representar o conhecimento metaforicamente, é pensar que tudo que a gente conhece está numa ilha, e esta ilha está cercada pelo desconhecido. À medida em que o conhecimento avança, a ilha vai crescendo, mas, à medida em que ela cresce, aumenta também a margem que ela faz com o desconhecido. Ou seja, quanto mais a gente conhece sobre as coisas, mais desconhece também, e mais perguntas surgem. Isso não nos torna menos humanos. Na verdade, nos torna mais humanos e menos deuses.”

Marcelo Gleiser

RESUMO

A degradação de florestas tropicais tem sido intensificada por atividades antrópicas como queimadas e extração predatória de madeira, as quais são associadas a diversas mudanças de uso da terra. Em consequência, na região tropical, cerca de 156 milhões de hectares de degradação florestal foram detectados no período 2000-2012. Somente na Amazônia existem cerca de 10,3 milhões de hectares de florestas degradadas. Diante da magnitude e expansão da degradação florestal na região, é muito importante compreender a capacidade de resiliência da vegetação às alterações ocasionadas pelas mudanças ambientais. Os estudos da diversidade funcional permitem investigar os mecanismos utilizados para sobrevivência e persistência das plantas que determinam a resiliência dos ecossistemas. Neste trabalho foi testada a hipótese de que as espécies de plantas arbóreas da Amazônia estão respondendo às pressões da degradação florestal através da variabilidade de suas características funcionais. Portanto, espera-se que em ambientes mais perturbados, as plantas apresentem maior variabilidade de suas características funcionais, como estratégia de adaptação e sobrevivência, frente às mudanças geradas pela degradação florestal. Desta forma, o objetivo deste estudo é investigar se espécies de plantas arbóreas apresentam variabilidade intraespecífica de suas características funcionais ao longo de um gradiente de degradação em resposta às alterações ocasionadas pelos distúrbios na floresta. O estudo foi desenvolvido em Santarém, Leste da Amazônia em uma paisagem que varia entre as classes de florestas primárias conservadas (N= 5), florestas primárias com extração madeireira (N= 5), florestas primárias queimadas e exploradas para madeira (N= 5) e florestas secundárias (N= 5). Foram selecionadas as espécies arbóreas que contribuíram com 80% da área basal de cada uma das vinte parcelas de estudo, N= 268. Dentre as espécies mais abundantes, foram avaliadas aquelas que apresentaram no mínimo 4 indivíduos em duas ou mais classes de floresta. No total foram avaliados trezentos e quatro indivíduos e vinte e uma espécies arbóreas. Foram medidas seis características funcionais: espessura foliar e do pecíolo, área foliar específica, área foliar, matéria seca foliar e espessura da casca foram realizadas com base em protocolos estabelecidos na literatura. Foram utilizados como dados secundários a densidade média da madeira coletada da base de dados global de densidade de madeira (DRYAD). Neste trabalho, dentre as vinte e uma espécies estudadas, dezesseis não apresentaram variação significativa de suas características funcionais entre pares de classes de floresta e 5 apresentaram diferenças significativas para as características espessura foliar, espessura do pecíolo, área foliar e área foliar específica. As

características funcionais matéria seca foliar e espessura da casca não apresentaram variações entre as classes de floresta. Nas classes de floresta com maior abundância de espécies, o coeficiente de variação das características funcionais não diferiu ao longo do gradiente de degradação florestal. Aqui também foi testada a relação entre a densidade média da madeira e o coeficiente de variação das características funcionais de plantas arbóreas, foi observado que com o aumento da densidade média da madeira a variabilidade das características funcionais reduziu. Estes resultados demonstram que as plantas possuem baixa plasticidade e que podem não sobreviver caso a degradação florestal se intensifique, levando à mudança de composição florística e perda de espécies com funções únicas para o funcionamento dos ecossistemas.

Palavras-chave: Diversidade funcional. Degradação ambiental. Plasticidade. Ecologia. Amazônia.

ABSTRACT

Degradation of tropical forests has been intensified by anthropogenic activities such as fires and predatory logging, which are associated with a number of land use changes. As a result, in the tropical region, some 156 million hectares of forest degradation were detected during the period. There are only 10.3 million hectares of degraded forests in the Amazon alone. Given the magnitude and expansion of forest degradation in the region, it is very important to understand the resilience of vegetation to changes caused by environmental changes. Studies of functional diversity allow us to investigate the mechanisms used for plant survival and persistence that determine the resilience of ecosystems. In this work, we hypothesized that the species of arboreal plants of the Amazon are responding to the pressures of forest degradation through the variability of their functional traits. Therefore, it is expected that in more disturbed environments, the plants present greater variability of their functional traits, as a strategy of adaptation and survival, in face of the changes generated by the forest degradation. In this way, the objective of this study is to investigate if species of arboreal plants present intraspecific variability of their functional traits along a gradient of degradation in response to the alterations caused by the disturbances in the forest. The study was carried out in Santarém, Eastern Amazonia, in a landscape that varies between the classes of undisturbed forest ($n = 5$), logging forest ($n = 5$), logging and burned forest ($n = 5$) and secondary forest ($n = 5$). The tree species that contributed 80% of the basal area of each of the twenty plots of study, $n = 268$, were selected. Among the most abundant species, those that presented at least 4 individuals in two or more forest classes were evaluated. In total, three hundred and four individuals and twenty-one tree species were evaluated. Six functional traits were measured: leaf and petiole thickness, specific leaf area, leaf area, leaf dry-matter content and bark thickness were performed based on protocols established in the literature. The secondary density of the wood collected from the global wood density database (DRYAD) was used as secondary data. In this work, sixteen of the twenty - one species studied showed no significant variation of their functional traits between forest class pairs and 5 presented significant differences for leaf thickness, petiole thickness, leaf area and specific leaf area. The functional traits dry leaf matter and bark thickness did not show variations between forest classes. In forest classes with greater species abundance, the coefficient of variation of the functional traits did not differ along the forest degradation gradient. Here we also tested the relationship between the mean density of wood and the coefficient of variation of the functional traits of

tree plants, it was observed that with the increase of the average density of the wood the variability of the functional traits reduced. These results demonstrate that plants have low plasticity and may not survive if forest degradation intensifies, leading to a change in floristic composition and loss of species with unique functions for the functioning of ecosystems.

Key-words: Functional diversity. Ambiental degradation. Plasticity. Ecology. Amazon.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Mapa da área de estudo. Os municípios estão representados em escala de intensidade cinza: Santarém, Belterra e Mojuí dos Campos. Os triângulos pretos distribuídos ao longo dos municípios representam as 20 parcelas de estudo.....33
- Figura 2 - Variação intraespecífica dos caracteres funcionais entre diferentes classes florestais. As espécies foram organizadas na figura da menor para a maior densidade média da madeira. Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeira (FEX), Floresta primária com extração madeira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE). As estrelas indicam as espécies que apresentaram diferenças significativas para ANOVA entre as classes de florestas.39
- Figura 3 - Coeficiente de variação das características funcionais dentro de espécies que ocorrem em diferentes classes florestais. Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeira (FEX), Floresta primária com extração madeira (FEX), Floresta primária com extração madeira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE).40
- Figura 4 - Relação entre o coeficiente de variação de espécies das características funcionais de espécies arbóreas, entre as classes florestais com maior quantidade de espécies, na qual cada ponto representa uma espécie e sua variação entre duas classes florestais. As comparações foram entre: (a) Florestas primárias conservadas (FPR) vs Florestas primárias com extração madeira (FEX), e (b) Floresta primária com extração madeira (FEX) vs Floresta primária com extração madeira e queimada (FEQ).....42
- Figura 5 - Relação entre o coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas e a densidade média da madeira. (a) Espessura foliar; (b) Espessura do pecíolo, (c) Área foliar específica, (d) área foliar, (e) Matéria seca foliar e (f) Espessura da casca.43

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Lista das espécies utilizadas para mensuração das características funcionais contendo a quantidade de indivíduos amostrados por classe florestal. As espécies estão descritas em ordem crescente de densidade média da madeira (DMM). Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeireira (FEX), Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE)..... 34
- Tabela 2 - Lista de espécies com as possíveis combinações de classes florestais para uma análise pareada. Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeireira (FEX), Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE)..... 37
- Tabela 3 - Correlação entre os valores dos coeficientes de Pearson para características funcionais. Características funcionais: Espessura foliar (EF); Espessura do pecíolo (EP); Área foliar específica (AFE); Área foliar (AF); Matéria seca foliar (MSF); Espessura da casca (EC)..... 38

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
DMM	Densidade média da madeira
EC	Espessura da casca
EF	Espessura foliar
EP	Espessura do pecíolo
MSF	Matéria seca foliar
FEQ	Floresta primária com extração madeireira e queimada
FEX	Floresta primária com extração madeireira
FPR	Floresta primária conservada
FSE	Floresta secundária

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 -INTRODUÇÃO GERAL.....	16
1.1 O desmatamento e a degradação em florestas tropicais	16
1.2 Diversidade funcional.....	19
CAPÍTULO 2 - AS CARACTERÍSTICAS INTRASPECÍFICAS DE FOLHAS E CASCAS MOSTRAM FALTA DE PLASTICIDADE AO LONGO DE UM GRADIENTE DE PERTURBAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA.....	24
2.1 Introdução	27
2.2 Material e métodos	30
2.2.1 Área de estudo	31
2.2.2 Seleção dos indivíduos	33
2.2.3 Características funcionais	34
2.2.4 Coleta de amostras foliares.....	35
2.2.5 Coleta de amostras de tronco.....	36
2.2.6 Análise estatística dos dados	36
2.3 Resultados	37
2.3.1 Variação intraespecífica dos caracteres funcionais.	38
2.3.2 Coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas ao longo de um gradiente de degradação.	40
2.3.3 Relação entre densidade da madeira e coeficientes de variação das características funcionais.....	43
2.4 Discussão	44
2.4.1 Variações intraespecíficas das características funcionais em resposta à degradação.....	44
2.4.2 Coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas ao longo do gradiente de degradação.....	46
2.4.3 A densidade da madeira e variações das características funcionais dentro de espécies..	47

2.5 Conclusão	48
REFERÊNCIAS	50

CAPÍTULO 1 -INTRODUÇÃO GERAL

1.1 O desmatamento e a degradação em florestas tropicais

Florestas tropicais são bastante conhecidas por sua biodiversidade e por prestarem serviços ecossistêmicos importantes, como, por exemplo, a manutenção do clima global (DAVIDSON et al., 2012). A Floresta Amazônica consiste na maior extensão de floresta tropical do mundo, com uma área equivalente a 7,8 milhões km² (SANTOS et al., 2013). Porém, a integridade destas florestas vem sendo ameaçada por vários fatores como o desmatamento e a degradação florestal (GARDNER et al., 2009). Em Gana, por exemplo, as florestas degradadas já ocupam uma área de aproximadamente 1.075 milhão de hectares (FC; MLNR, 2013), em Borneo, até o ano de 2009, já havia 62% da vegetação degradada (BRYAN et al., 2013) e na Amazônia brasileira entre o período de 2007-2013, a área de florestas degradadas somou 102.923 km² de seu território (INPEb, 2014).

Enquanto o desmatamento consiste na conversão de uma floresta para outros usos da terra, como agricultura e projetos de infraestrutura levando a fragmentação florestal (GARDNER et al., 2009), a degradação florestal consiste em perturbações em áreas que permanecem como florestas, porém que tiveram suas propriedades ecológicas alteradas através da retirada predatória de madeira, das queimadas e da caça ilegal (PARROTTA et al., 2012). Estes eventos causam perda de biomassa, afetam a biodiversidade e alteram inúmeras funções ecossistêmicas (PARROTTA et al., 2012), além de intensificar a liberação de gases de efeito estufa para a atmosfera, contribuindo para o aumento da temperatura do planeta (HUNTINGFORD et al., 2013).

Embora haja concordância de que a degradação florestal gera alterações na estrutura, na função, na composição de espécies e na produtividade da floresta (ITTO, 2002), na literatura, ainda não existe consenso sobre a definição de florestas degradadas, gerando confusão entre cientistas, técnicos e formuladores de políticas (FERREIRA et al., 2015; GHAZOUL et al., 2015,).

Alguns autores definem as florestas degradadas como florestas primárias que sofreram redução na sua capacidade de produzir bens e serviços como o sequestro de carbono, o estoque de biomassa e a conservação da biodiversidade, em decorrência de distúrbios como, queimadas, exploração ilegal de madeira e fragmentação florestal (FAO, 2011; PARROTTA

et al., 2012). Em contrapartida, outros autores defendem que não seria ideal considerar apenas a produtividade para definir florestas degradadas, pois esta definição não abrange os diversos estados das florestas, como por exemplo, aquele induzido por perturbações naturais na dinâmica florestal, através da formação de clareiras pela queda de árvores. Logo, esta seria uma definição limitada porque pouco considera a capacidade de resiliência das florestas (GHAZOUL et al., 2015). Desta forma, Ghazoul et al. (2015), propõem definir florestas degradadas como aquelas cujo estado de regeneração é interrompido por atividades antropogênicas, onde os processos que regem a dinâmica da floresta são reduzidos ou gravemente restringidos e que a regeneração só acontecerá com intervenção humana.

A magnitude da degradação na Amazônia começou a ser revelada apenas na última década (ASNER et al., 2005; BROADBENT et al., 2008; SOUZA et al., 2003). Assim, os impactos da degradação sobre a biota e os processos ecológicos nas florestas foram pouco estudados até agora. A depender da intensidade e duração da perturbação, as florestas primárias degradadas ainda mantêm diversas características físicas e estruturais próximas das encontradas em uma floresta primária não degradada (ITTO, 2002). Entretanto, quando a degradação ocorre com muita frequência, o ecossistema terá sua capacidade de resiliência afetada (GHAZOUL et al., 2015).

Estudo recente na Amazônia brasileira estimou que os impactos da degradação sobre a biodiversidade das florestas podem superar as perdas geradas pelos desmatamentos (BARLOW et al., 2016). Estudos no leste da Amazônia brasileira indicaram florestas degradadas apresentam perda de biodiversidade em diferentes táxons (plantas, besouros, aves) quando comparadas às florestas não degradadas, sendo que tais mudanças variam de acordo com a intensidade da degradação florestal antropogênica (MOURA et al., 2013; SOLAR et al., 2015). Por outro lado, embora as florestas primárias conservadas representem a maior parte da riqueza de espécies da avifauna regional, em florestas primárias degradadas por extração madeireira e queimadas foram detectadas 74% das espécies de aves, demonstrando que florestas degradadas ainda possuem sua importância na manutenção da biodiversidade (MOURA et al., 2013).

As perdas de biodiversidade são também acompanhadas por mudanças na estrutura das florestas. Florestas perturbadas pela exploração madeireira e fogo, no leste da Amazônia, tiveram, em média, 40% menos carbono estocado na parte aérea em relação às áreas não perturbadas (BERENQUER et al., 2014). A perda de carbono foi relacionada, pelos autores,

com uma mudança na composição de espécies destas florestas, com predominância de árvores pioneiras, de crescimento rápido e menor capacidade de armazenar biomassa (BERENGUER et al., 2014). Uma análise realizada em toda a região tropical comparando a riqueza de espécies de invertebrados, anfíbios e mamíferos entre as florestas primárias não degradadas e florestas primárias exploradas para madeira, demonstrou que a riqueza destas espécies vem reduzindo conforme a degradação se intensifica (BURIVALOVA et al., 2014).

A exploração predatória de madeira constitui um dos principais distúrbios que levam à degradação florestal (ASNER et al., 2005). Mas, ainda é motivo de controvérsias, o quanto a exploração madeireira tem impactado as florestas (ver, por exemplo, KORMOS et al., 2014). Segundo uma meta-análise realizada na região tropical, os impactos do manejo madeireiro planejado seriam mais leves que aqueles gerados pela exploração predatória de madeira, uma vez que 85-100% das espécies de plantas, mamíferos, aves e invertebrados seriam mantidas após a exploração madeireira, bem como 76% dos estoques de carbono (PUTZ et al., 2012). Além disso, uma meta-análise pantropical demonstrou que a intensidade de exploração de 38 m³ ha⁻¹ de madeira causaria a perda de metade das espécies de mamíferos e a intensidade de 63 m³ ha⁻¹ resultaria na perda da metade da riqueza de anfíbios (BURIVALOVA et al., 2014).

A abertura de estradas para retirada de madeira facilita o acesso de caçadores ao interior da floresta, o que pode explicar a redução da população de mamíferos (BURIVALOVA et al., 2014). Além disso, a exploração predatória de madeira altera o microclima da floresta, podendo ser a responsável pela redução da riqueza de anfíbios, já que estas espécies são mais sensíveis às mudanças microclimáticas (BURIVALOVA et al., 2014).

As queimadas constituem a principal forma de distúrbio e podem levar à degradação severa das florestas tropicais. Os incêndios florestais têm aumentado em frequência e dimensão nos trópicos causando perda de boa parte dos serviços ecossistêmicos da floresta (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010; COCHRANE, 2003). Este tipo de distúrbio pode ocorrer por causas naturais (CHRISTIAN et al., 2003), porém o mais comum é pela ação antropogênica que utiliza o fogo para converter áreas de floresta em outros usos do solo (SCHROEDER et al., 2009). Muitos proprietários de terra optam por utilizar a agricultura de corte e queima para aproveitar as cinzas da vegetação como adubo (NEPSTAD, 1999). Embora este método de agricultura seja mais barato e fácil, pode gerar diversos danos ambientais, dentre eles liberação de grandes quantidades de gases tóxicos para a atmosfera

(FEARNSIDE, 2002) e ainda prejuízos econômicos, pela destruição de bens nas propriedades, como plantios agrícolas, cercas e maquinário (DIAZ et al., 2002).

Em épocas muito secas, o risco de fogo é maior, pois é neste período que as taxas de precipitação são baixas e a serrapilheira que reveste o solo das florestas fica mais seca e, conseqüentemente, mais inflamável. Nestas condições, os incêndios florestais atingem grandes proporções podendo durar semanas, como observado durante a seca de 1997-1998 onde foram queimados 40.000 km² de floresta na Amazônia (ALENCAR et al., 2006). Nesta mesma época, ao norte da Amazônia brasileira, 11.394-13.928 km² de florestas primárias foram devastadas pelo fogo (BARBOSA; FEARNSIDE, 1999) e mesmo em áreas onde as taxas de desmatamento foram reduzidas, as queimadas não diminuíram (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010).

No sul da Amazônia, estudos experimentais mostram a interação entre queimadas e secas com altas taxas de mortalidade, especialmente dos indivíduos com diâmetro do tronco menor (BALCH et al., 2011; BRANDO et al., 2014). Ainda na Floresta Amazônica brasileira, Barlow et al. (2003) demonstraram que árvores de pequeno porte dificilmente sobrevivem a incêndios de alta intensidade, em razão destes indivíduos possuírem menor espessura da casca (BARLOW et al., 2003).

As queimadas nas florestas da Amazônia levam a mudanças drásticas na estrutura e composição das plantas (BARLOW; PERES, 2008). O efeito combinado de distúrbios como, queimadas e exploração predatória de madeira na região Amazônica gera perda considerável de espécies, principalmente aquelas de alto valor de conservação e importância funcional, como aves de pequeno porte e plantas com alta densidade da madeira, pois são espécies de hábitos mais especialistas (BARLOW et al., 2016).

1.2 Diversidade funcional

A diversidade funcional é compreendida como “a variação das características das espécies que influenciam o funcionamento dos ecossistemas” (TILMAN, 2001). Para estudar a diversidade funcional de uma floresta utilizamos as características funcionais de suas plantas, que são características morfológicas, fenológicas e fisiológicas, que influenciam no crescimento, reprodução e sobrevivência de um organismo (BELLO et al., 2010; VIOLLE et

al., 2007). Estas características funcionais, além de serem determinantes das funções das plantas nos ecossistemas, ajudam a investigar quais os mecanismos de reprodução e captura de recursos que as plantas utilizam para sobreviver (McGILL et al., 2006).

Fatores abióticos são fundamentais na formação de comunidades vegetais. Por exemplo, em um estudo realizado em uma floresta tropical no México, espécies com mecanismos capazes de controlar a temperatura da folha, foram predominantes em locais mais secos, quentes e com maior incidência de luz (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). Este estudo demonstra a mudança na diversidade funcional resultante de processos de filtragem ambiental (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010), um processo em que o ambiente seleciona espécies que possuem as características necessárias para persistir sob as condições ambientais locais (KEDDY, 1992; PAINE et al., 2011).

Existem diversos trabalhos na literatura sobre o papel que a diversidade funcional exerce nas funções do ecossistema, influenciando processos como produtividade primária, ciclagem de nutrientes, polinização e em sua manutenção ao longo do tempo, resultando em estabilidade e resistência dos ecossistemas (BELLO et al., 2010; LEPS et al., 1982). Em uma floresta tropical na Bolívia, por exemplo, espécies arbóreas com folhas de vida longa apresentaram menor área foliar específica. Apesar do alto custo de construção, folhas de vida longa apresentam maior resistência a danos físicos e biológicos, principalmente a ataques de herbívoros e teor mais baixo de nitrogênio por unidade de área foliar (POORTER; BONGERS, 2006). Uma maior área foliar específica permite que as folhas capturem mais luz e aumentem suas taxas fotossintéticas. Espécies de plantas de crescimento rápido possuem folhas com tempo de vida menor e maiores valores de área foliar específica em relação a espécies de crescimento lento (POORTER; BONGERS, 2006).

Apesar dos avanços em pesquisas sobre a temática, atualmente existem poucos estudos em florestas tropicais abordando o papel das perturbações sobre a diversidade funcional e os impactos resultantes sobre as funções do ecossistema. Nos estudos realizados até o momento, é possível verificar a ocorrência de drásticas mudanças nas funções e processos ecossistêmicos em áreas que sofreram distúrbios antrópicos. As respostas de uma comunidade aos distúrbios antrópicos variam de acordo com o tipo, intensidade e frequência dos distúrbios, assim como a forma como a comunidade se organiza (MAYFIELD et al., 2010; PAINE et al., 2011). Estudos em uma paisagem fragmentada na Mata Atlântica, na qual predominam plantas pioneiras, encontraram características reprodutivas mais generalistas, ou

seja, as plantas são polinizadas por insetos e abelhas (GIRÃO et al., 2007). Além disso, não foram encontrados sistemas especiais de polinização por morcegos, aves e mamíferos não voadores, o que leva à redução da diversidade funcional de plantas nestas áreas (GIRÃO et al., 2007).

Estudo em parcelas recém-perturbadas na Bolívia mostrou que a composição funcional foi afetada pela extração madeireira (CARREÑO-ROCA BATO et al., 2012). Apesar das mudanças na composição funcional, os autores não detectaram mudanças na diversidade funcional (CARREÑO-ROCA BATO et al., 2012). Os distúrbios recentes causaram alterações estruturais na floresta que, por sua vez, resultaram em um aumento da quantidade de luz solar no sub-bosque (CARREÑO-ROCA BATO et al., 2012). Em decorrência da maior luminosidade, houve recrutamento de espécies com maior área foliar específica e teor de nitrogênio. Uma superfície foliar maior melhora a captação de luz, eleva as taxas fotossintéticas e ganhos de carbono em ambientes com alta incidência solar (CARREÑO-ROCA BATO et al., 2012).

Tão importante quanto estudos de variação de características entre diferentes espécies de uma comunidade é entender melhor sobre as variações intraespecíficas de plantas. As variações das características funcionais de uma mesma espécie são capazes de identificar mecanismos de filtragem de habitat que não foram detectados utilizando apenas valores médios das características, mesmo quando a variação intraespecífica é menor que a interespecífica. Deste modo, é recomendável que a variação intraespecífica das características funcionais sejam testadas em estudos de diversidade funcional, através de análises que incluam e excluam esta variação para só então decidir se os resultados são satisfatórios ou não (ALBERT et al., 2012).

A variação intraespecífica não deve ser omitida em estudos de diversidade funcional, pois, indivíduos da mesma espécie apresentam diferenças fenotípicas que podem influenciar no modo como as plantas interagem entre si e com o ambiente e refletir mudanças nas condições ambientais (BOLNICK et al., 2003). Estas variações podem estar relacionadas tanto com o ambiente quanto com fatores genéticos da planta (VIOLLE et al., 2012). Por exemplo, Siefert et al. (2015) encontraram grande variação de características funcionais intraespecíficas tanto para química foliar (nitrogênio e fósforo), quanto para sua morfologia (área foliar e matéria seca foliar). Tal variação foi relacionada possivelmente à disponibilidade de nutrientes no solo. Deste modo, estudar a variação de características

funcionais de plantas em nível individual é essencial para compreender melhor os processos que estão envolvidos na forma como uma comunidade se estabelece e no funcionamento do ecossistema.

No cenário das mudanças climáticas, as plantas são expostas a diversas situações de estresse ambiental: secas e variação de temperatura (GUREVITCH et al., 2002). Para sobreviver a essas situações de estresse, as plantas desenvolvem uma série de mecanismos fisiológicos e moleculares que lhes permitem detectar estas mudanças e se adaptar. Em situações de secas extremas, algumas das estratégias da planta incluem: redução da capacidade fotossintética e fechamento dos estômatos para diminuir perda de água (AHUJA et al., 2010).

Dentre os trabalhos que investigam as respostas das plantas às mudanças ambientais, Binks et al. (2016) demonstraram através de um estudo manipulativo em uma reserva florestal na Amazônia Oriental, como as plantas respondem à seca experimental por mais de uma década. A maioria das espécies de árvores estudada apresentou maior aclimatação ao déficit de umidade do solo de longo prazo, do que a variação sazonal de disponibilidade de água. A aclimatação se deu por meio de mecanismos de ajuste osmótico (BINKS et al., 2016). Neste mesmo estudo, foi encontrada pouca plasticidade fenotípica em diversas características foliares (p. ex. área, espessura, massa foliar por área, densidade de estômatos), o que sugere pouca capacidade de aclimatação das árvores Amazônicas às mudanças climáticas previstas para o futuro (BINKS et al., 2016).

Outro estudo também realizado na Amazônia oriental demonstrou que, em ambientes secos, após 12 anos de seca experimental, as taxas de capacidade fotossintética das espécies foram similares entre as árvores das áreas de controle e áreas utilizadas para o experimento de seca manipulada. Estes resultados demonstram que as árvores são capazes de se aclimatar em locais muito secos, desde que haja luz e nutrientes suficientes disponíveis (ROWLAND et al., 2015).

A degradação florestal acelera a liberação de gases para a atmosfera, como o dióxido de carbono, o metano e o ozônio, intensificando o efeito estufa. Neste cenário de mudanças climáticas, algumas espécies de plantas são capazes de alterar suas estratégias para competir por recursos e sobreviver a estas mudanças e outras não (GUREVITCH et al., 2002). No entanto, é razoável supor que caso a degradação florestal não seja reduzida, as mudanças climáticas continuarão a acelerar e a afetar a ecologia das plantas (fisiologia individual,

reprodução, alocação de recursos, interações interespecíficas), podendo levar à morte e extinção de muitas espécies (GUREVITCH et al., 2002; HOUGHTON et al., 2001).

A diversidade de respostas das plantas encontradas nos diferentes estudos quanto ao potencial de aclimatação às mudanças no clima, levantam muitas questões sobre como espécies arbóreas representativas das florestas na Amazônia responderão aos múltiplos estresses resultantes das mudanças ambientais atuais e futuras. As várias possibilidades de respostas das plantas às mudanças no ambiente indicam a necessidade de se avançar no conhecimento sobre os processos que regem as respostas das espécies à degradação, principalmente porque a pressão da degradação sobre a estrutura e funcionamento da Floresta Amazônica é um fenômeno cada vez mais frequente e seus efeitos precisam ser melhor compreendidos.

CAPÍTULO 2 - AS CARACTERÍSTICAS INTRASPECÍFICAS DE FOLHAS E CASCAS MOSTRAM FALTA DE PLASTICIDADE AO LONGO DE UM GRADIENTE DE PERTURBAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA

RESUMO

As taxas de degradação florestal na Amazônia aumentaram nas últimas décadas resultando na perda de diversidade de espécies com funções únicas no ecossistema, e no aumento de espécies com estratégias de vida mais generalistas. É preciso compreender como as espécies de árvores estão respondendo a essas mudanças antrópicas, em particular às queimadas e extração predatória de madeira. Para testar a hipótese de que espécies de plantas arbóreas estão respondendo às mudanças ambientais causadas pela degradação florestal através da variabilidade intraespecífica de suas características funcionais, foi utilizado um gradiente de degradação florestal em Santarém, Leste da Amazônia Brasileira, composto por florestas conservadas e degradadas. O objetivo deste trabalho é investigar se há variação intraespecífica nas características funcionais de plantas ao longo de um gradiente de distúrbio florestal. Aqui foram selecionadas as espécies arbóreas cujos indivíduos apresentaram um diâmetro a altura do peito ≥ 10 e que contribuíram com 80% da área basal de cada uma das vinte parcelas de estudo, $N= 268$. Dentre as espécies mais abundantes, foram avaliadas apenas aquelas que apresentaram no mínimo 4 indivíduos por espécie em mais de uma classe florestal. No total foram avaliadas as características funcionais de trezentos e quatro indivíduos das vinte e uma espécies arbóreas distribuídas ao longo de um gradiente de degradação, que varia entre as classes de Floresta primária conservada, Floresta primária com extração madeireira, Floresta primária com extração madeireira e queimada, Floresta secundária. As medidas das características funcionais, tais como, espessura foliar e do pecíolo, área foliar específica, área foliar, matéria seca foliar e espessura da casca foram realizadas com base em protocolos estabelecidos na literatura. A densidade média da madeira para cada espécie foi extraída da base de dados global de densidade de madeira (DRYAD). Dentre as vinte e uma espécies estudadas, cinco apresentaram diferença significativa em suas características funcionais e cada uma variou em uma característica diferente entre as classes florestais. Apenas as características espessura foliar e do pecíolo, área foliar específica e área foliar apresentaram diferenças entre pares de classes de floresta. O coeficiente de variação dos caracteres funcionais não diferiu entre as classes de floresta estudadas ao longo do gradiente de

degradação florestal. Ao relacionar a variabilidade das características funcionais de plantas com a densidade média da madeira, foi observado que a variabilidade nos caracteres funcionais foi reduzindo com o aumento da densidade da madeira. Tomados em conjunto, os resultados indicam que os caracteres funcionais das plantas não diferem nas florestas degradadas em comparação às florestas conservadas, bem como a variabilidade desses caracteres não aumenta nas florestas degradadas em resposta à degradação. Por outro lado, a variabilidade dos caracteres funcionais diminui com a maior densidade da madeira. Estes resultados permitem inferir que as espécies de alto valor de conservação, ou seja, àquelas com alta densidade da madeira, serão as mais afetadas pelas pressões de degradação futuras. A pouca variabilidade das características funcionais de plantas encontradas neste estudo sugere que as espécies da Floresta Amazônica possuem baixa plasticidade aos efeitos da degradação, bem como, que a sua capacidade de resposta ao aumento da pressão da degradação florestal pode não ser suficiente para garantir sua sobrevivência.

Palavras-chave: Ecologia funcional. Floresta tropical. Gradiente antrópico. Variabilidade intraespecífica. Plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

Forest degradation rates in the Amazon have increased in the last decades resulting in the loss of species diversity with unique functions in the ecosystem, and in the increase of species with more generalist life strategies. It is necessary to understand how tree species are responding to these anthropogenic changes, in particular to the burning and predatory extraction of wood. In order to test the hypothesis that tree species are responding to environmental changes caused by forest degradation through intraspecific variability of their functional traits, a forest degradation gradient was used in Santarém, Eastern Brazilian Amazon, consisting of conserved and degraded forests. The objective of this work is to investigate if there is intraspecific variation in the functional traits of plants along a gradient of forest disturbance. Here tree species were selected whose individuals had a breast height diameter ≥ 10 and contributed 80% of the basal area of each of the twenty plots of study, $n = 268$. Among the most abundant species, only those that presented at least 4 individuals per species in more than one forest class. In total, the functional traits of three hundred and four individuals of the twenty-one tree species distributed throughout a gradient of degradation, ranging from the classes of undisturbed forest, logging forest, logging and burned forest and secondary forest. Measures of functional traits, such as leaf and petiole thickness, specific leaf area, leaf area, leaf dry matter content and bark thickness were performed based on protocols established in the literature. The mean wood density for each species was extracted from the global wood density database (DRYAD). Among the twenty - one species studied, five presented a significant difference in their functional traits and each one varied in a different traits among the forest classes. Only the traits leaf and petiole thickness, specific leaf area and leaf area showed differences between pairs of forest classes. The coefficient of variation of the functional traits did not differ between the forest classes studied along the forest degradation gradient. By relating the variability of the functional traits of plants with the average density of wood, it was observed that the variability in the functional traits was reduced with increasing wood density. Taken together, the results indicate that the functional traits of the plants do not differ in the degraded forests in comparison to the conserved forests, as well as the variability of these traits does not increase in the degraded forests in response to the degradation. On the other hand, the variability of the functional traits decreases with the higher density of the wood. These results allow us to infer that high conservation value species, that is, those with high wood density, will be the most affected by future degradation

pressures. The low variability of the functional traits of plants found in this study suggests that the species of the Amazon Forest have low plasticity to the effects of degradation, as well as that their capacity to respond to the increasing pressure of forest degradation may not be enough to guarantee their survival .

Key-words: Functional ecology. Tropical forest. Anthropic gradient. Intraspecific variability. Phenotypic plasticity.

2.1 Introdução

As florestas tropicais são um dos ecossistemas mais afetados pelas ações antropogênicas, através do desmatamento e da degradação florestal pelas queimadas e extração predatória de madeira (FAHRIG, 2003; LAURANCE et al., 2006a, b; MALHI et al., 2014). Na Amazônia brasileira, somente entre 2007 e 2016, uma área de 75.114 km² foi desmatada (INPEa).

Além do desmatamento, existe também, uma série de formas de distúrbios florestais como a extração predatória de madeira e incêndios de sub-bosque (BALCH et al., 2015; BUNKER et al., 2005; FOLEY et al., 2007). Entre 2007 e 2013, estes distúrbios afetaram uma área de 102.923 km² na Amazônia Brasileira (INPEb). Somente em 2015, um ano de seca extrema decorrente do fenômeno climático El Niño, foram registrados mais de 87.000 focos de incêndios em toda a Amazônia (INPEc). Apesar de não levarem à perda completa da cobertura florestal, a degradação das florestas tem impactos substanciais tanto na biodiversidade quanto no fornecimento de serviços ecossistêmicos (BARLOW et al., 2016).

Atualmente, grande parte do conhecimento sobre como a degradação afeta as florestas tropicais baseia-se em estudos de diversidade florística. Sabe-se, por exemplo, que o desmatamento, a extração madeireira e os incêndios de sub-bosque reduzem significativamente a riqueza e alteram a composição de espécies de diversos taxa como, formigas e plantas (BARLOW et al., 2002; BARLOW et al., 2016; SOLAR et al., 2016). O desmatamento e a degradação florestal levam, por sua vez, à diminuição das taxas de importantes serviços ecossistêmicos, como o armazenamento de carbono na biomassa e nos solos (BERENQUER et al., 2014), a regulação do balanço hídrico e do fluxo dos rios e a regulação do microclima (FOLEY et al., 2007).

No entanto, considerar a diversidade florística isoladamente em trabalhos de ecologia vegetal, pode gerar um entendimento limitado sobre a resiliência das florestas tropicais frente à degradação e às mudanças climáticas. Logo, nos últimos anos, uma nova abordagem vem ganhando espaço na literatura - a diversidade funcional, definida como “o valor da variação das características funcionais das espécies que podem influenciar o funcionamento dos ecossistemas” (TILMAN, 2001). A diversidade funcional é estimada pela medição das características funcionais dos indivíduos, sejam estas morfológicas, fenológicas e/ou fisiológicas, que influenciam indiretamente o crescimento, a reprodução e a sobrevivência de um organismo (BELLO et al., 2010; VIOLLE et al., 2007).

A diversidade funcional é um bom indicador das funções do ecossistema, sendo capaz de identificar mudanças nas taxas de serviços ecossistêmicos em decorrência de eventos de degradação, mudanças estas que teriam sido mascaradas caso somente métricas taxonômicas tivessem sido avaliadas (BELLO et al., 2010; GALETTI et al., 2013; STUART-SMITH et al., 2013). Por isso, estudos da diversidade funcional através da variação de caracteres funcionais em uma comunidade pode nos ajudar a entender melhor sobre a resistência ou a resiliência das florestas tropicais frente às diversas formas de degradação (ASNER et al., 2017; KAPOS, 2017; MAYFIELD et al., 2010).

Dentre as muitas características importantes de se considerar em estudos de ecologia funcional, a densidade da madeira tem ganhado destaque na literatura (CHAVE et al., 2009; RUGER et al., 2012), pois revela como e para quais estruturas as plantas destinam seus recursos, refletindo em sua capacidade de crescer, persistir, se reproduzir, dispersar e competir por recursos (WESTOBY et al., 2002). Por exemplo, em florestas tropicais, a densidade da madeira de plantas foi negativamente correlacionada com a área foliar (WRIGHT et al., 2006; WRIGHT et al., 2007), ou seja, quanto maior a densidade da madeira, menor foi a área foliar encontrada. Outro estudo demonstrou que a densidade da madeira está relacionada com outras características funcionais como área foliar específica e, portanto, nos fornece informações importantes sobre a taxa de crescimento e sobrevivência das plantas no ambiente (CHAVE et al., 2009).

Em uma floresta tropical de Borneo, pesquisadores demonstraram que florestas muito perturbadas apresentaram maior abundância de plantas com baixa densidade média da madeira. O mesmo estudo demonstrou ainda, que florestas com predominância de árvores de alta densidade média da madeira, possuem maior abundância de espécies endêmicas em

relação às florestas com baixa densidade média da madeira (SLIK et al., 2008). Estes achados constataam que a densidade da madeira é uma ótima ferramenta para determinar os níveis de perturbação de florestas, além de ser uma ferramenta importante para identificar áreas prioritárias de conservação (SLIK et al., 2008).

As árvores possuem diferentes estratégias ecológicas refletidas através de suas características funcionais, que variam entre espécies com estratégias mais generalistas, de crescimento rápido, até aquelas mais conservadoras, de crescimento lento (MULLER-LANDAU, 2004). Espécies com hábitos generalistas apresentam, em geral, densidade da madeira menor e taxa de crescimento maior, investem poucos recursos na construção de uma madeira mais resistente e exibem menores taxas de respiração do caule (KRAFT et al., 2010). Árvores com estratégias mais generalistas possuem ainda, sementes pequenas, bem como maior área foliar específica (SALDANA-ACOSTA et al., 2008). Por outro lado, espécies com estratégias de vida mais conservadoras apresentam alta densidade da madeira, maior resistência contra o ataque de patógenos (COLEY, 1988) e contra a cavitação no xilema. Além disso, investem menos recursos em crescimento (MULLER-LANDAU, 2004) e são mais tolerantes a seca (MARKESTEIJN et al., 2011). Estas espécies possuem ainda, maior tempo de vida útil foliar, bem como valores menores de área foliar específica, capacidade fotossintética e taxas de respiração, comparado às espécies generalistas (REICH et al., 2003).

A intensificação da degradação pode alterar a composição funcional da floresta, resultando na substituição de espécies com estratégias mais conservadoras, por àquelas com estratégias mais generalistas (CARREÑO-ROCABATO et al., 2012). Logo, em ambientes onde as plantas enfrentam desafios como exclusão competitiva e por recursos, estas forças bióticas devem conduzir a maior variabilidade das características funcionais, para garantir a sobrevivência da espécie (SWENSON et al., 2007; WEIHER; KEDDY, 1995).

Além disso, ao longo de seu ciclo de vida, as plantas podem apresentar alterações em sua morfologia ou fisiologia resultantes de um mecanismo conhecido como plasticidade fenotípica, que consiste na sensibilidade de um fenótipo às diferenças no meio ambiente, ou seja, é um mecanismo super importante que as plantas utilizam para lidar com a heterogeneidade ambiental (STEARNS, 2014). Estudos que abordaram a plasticidade fenotípica de plantas demonstraram que espécies generalistas apresentam maiores níveis de plasticidade em relação às espécies especialistas (SULTAN, 2001).

Há muito se discute na literatura a importância de se considerar a variação intraespecífica em estudos de diversidade funcional, já que indivíduos da mesma espécie podem apresentar valores variáveis para suas características funcionais decorrentes de adaptação local e plasticidade fenotípica (LEPS et al., 2011; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2005; VALLADARES et al., 2006). No entanto, pouco se sabe sobre a influência da degradação na variação intraespecífica de caracteres funcionais de plantas. Essa lacuna no conhecimento acarreta em um entendimento limitado sobre a capacidade de certas espécies se adaptarem a ambientes degradados (KAPOS, 2017).

Neste estudo, pretende-se aprofundar no conhecimento sobre a influência da degradação na variação intraespecífica de características funcionais de plantas arbóreas em florestas da Amazônia. Aqui testamos a hipótese de que as árvores de uma mesma espécie terão maior variabilidade em suas características funcionais nas florestas mais degradadas em comparação as florestas conservadas. Esta variabilidade constitui uma resposta às pressões geradas por distúrbios como o fogo e a extração exploratória de madeira através da variação de suas características funcionais, como estratégia de sobrevivência e persistência no ambiente.

Desta forma, neste trabalho busca-se entender se as respostas plásticas dentro de espécies são influenciadas por mudanças provocadas pela degradação da floresta. Para isso é apresentada uma série inédita de dados coletados em 20 parcelas permanentes localizadas no leste amazônico, focando em seis características funcionais de 21 espécies que ocorrem tanto em florestas conservadas quanto em florestas degradadas. Em primeiro lugar, será comparada a média das características funcionais entre diferentes classes de florestas degradadas. Em segundo lugar, será verificado se a variabilidade das características funcionais intraespecíficas exibiu alguma tendência evidente ao longo do gradiente de degradação. E finalmente, será realizada uma análise para descobrir se a variação das características funcionais dentro de espécies apresentou relação com a densidade da madeira, que é uma característica funcional que descreve a posição sucessional da espécie, e que está também vinculada a muitos processos fisiológicos, inclusive com o estoque de carbono que uma árvore é capaz de armazenar.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Amazônia Oriental, nos municípios de Belterra, Mojuí dos Campos e Santarém no oeste do estado do Pará (Fig. 1), uma região que possui aproximadamente de 28.000km² (IBGE), rodeada pelos rios Amazonas, Tapajós e Curuá-Una. Estas áreas são parte da região do baixo amazonas, com solos kaolíníticos pobres em nutrientes e arenosos, situadas cerca de 90 m acima do nível da água do rio Tapajós. Segundo o sistema de classificação de Köppen, o clima da região é Am, com temperatura média de 26°C, umidade média de 85,9% e precipitação média anual de 2118,9 milímetros (INMET, 2016). O período de maior precipitação ocorre entre fevereiro e maio, com uma estação seca curta que se estende de agosto a outubro, quando a precipitação é menor que 60 milímetros mensais (INMET, 2016).

O município de Santarém foi fundado em 1754 (IBGE) e desde então experimentou diversos ciclos econômicos, dentre eles o ciclo do cacau (REIS, 1979) e da borracha, sendo esta última a mais marcante para a região, por atrair um grande número de imigrantes (HOMMA, 2003; MENDES; OLIVEIRA, 2010) e ser a base do fortalecimento do cenário político local (FONSECA, 1996). Além disso, a construção da BR 163 que conecta Santarém a Cuiabá, no estado do Mato Grosso, foi uma iniciativa do Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA) durante a década de 1970 que atraiu muitas famílias para a região (CORTES; D'ANTONA, 2012). A construção da rodovia, associada a um intenso estímulo do governo para a colonização da região levou a um rápido aumento da população local e das taxas de desmatamento (AMORIM, 1999). Atualmente, a região ainda tem 60% de cobertura florestal, apesar de grande parte dessas florestas terem sofrido com a extração madeireira e com os incêndios de sub-bosque (GARDNER et al., 2013).

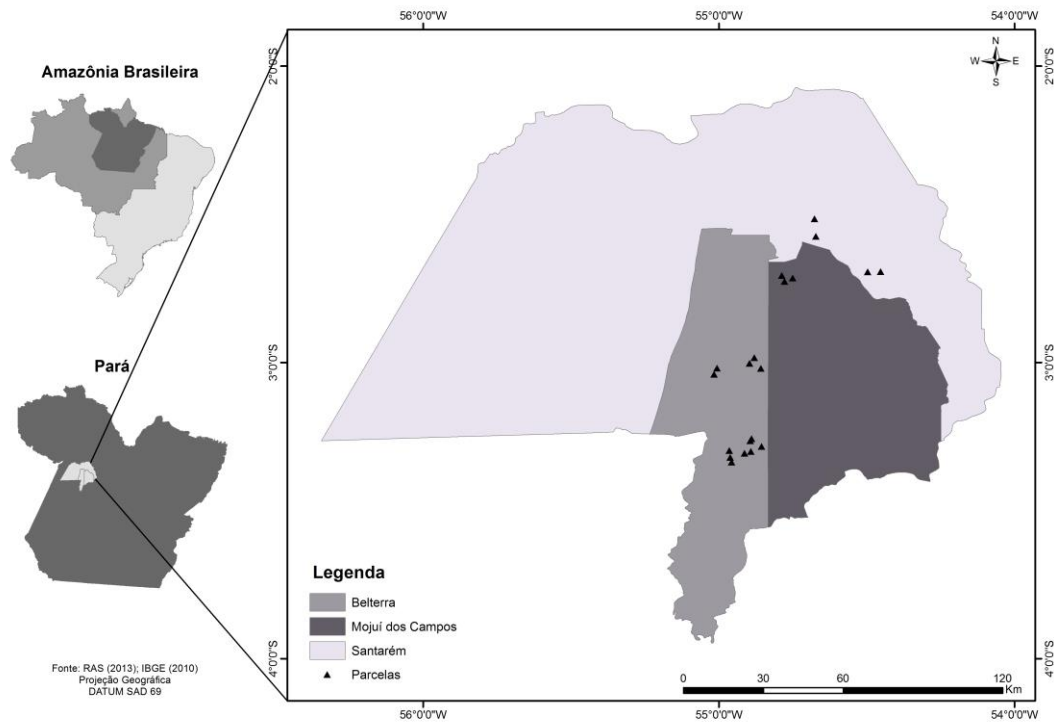
As áreas de estudo fazem parte dos projetos RAS - Rede Amazônia Sustentável (<http://www.redeamazoniasustentavel.org/>) e ECOFOR - Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas alteradas pelo homem nas florestas Amazônica e Atlântica (<http://ecofor.hmtf.info/pt-br/>). As 20 parcelas de pesquisa representam um gradiente de degradação antrópica e estão distribuídas em quatro classes florestais, apresentando um desenho amostral balanceado: floresta primária conservada (FPR; n = 5); floresta primária com extração madeireira (FEX; n = 5); floresta primária com extração madeireira e queimada

(FEQ; n = 5) e floresta secundária (FSE; n = 5), ou seja, aquelas que estão crescendo em áreas que foram completamente desmatadas no passado.

As áreas de floresta primária conservada estão localizadas na Floresta Nacional do Tapajós, uma unidade de conservação com 544.927 hectares. Já as demais áreas estudadas encontram-se em áreas de propriedades privadas. A classificação das parcelas baseou-se tanto em observações no campo de marcas provenientes da atividade madeireira, como troncos e tocos serrados, e de queimadas, como cicatrizes de fogo no caule das árvores e resquícios de carvão no solo, com base em Barlow et al. (2010). Além disso, uma cronosequência de imagens de satélite (1988-2010) foi analisada para descobrir mais sobre o histórico de uso do solo das parcelas (BERENGUER et al., 2014). Cada parcela está localizada a mais de 100m das bordas da floresta, de forma a reduzir os efeitos de borda (BROADBENT et al., 2008; GARDNER et al., 2013) e mede 10m x 250m. Além disso, para minimizar a dependência espacial entre as parcelas foi estabelecida uma distância mínima de 1500m entre estas (GARDNER et al., 2013).

Todas as 5 parcelas de FEX foram exploradas 1 única vez, vinte e cinco anos antes do período de coleta das características funcionais. Todas as parcelas de FEQ também foram exploradas para madeira pela última vez há vinte e cinco anos, tendo experimentado apenas 1 evento de fogo. As parcelas de FEQ possuem diferentes intervalos desde o último evento de fogo, uma delas foi queimada há vinte e cinco anos, outra parcela há oito anos, outra há nove anos e 2 parcelas foram queimadas pela última vez há doze anos antes da coleta de dados. Já para a classe FSE, 2 de suas parcelas sofreram o último evento de distúrbio há mais de vinte anos antes da amostragem e em 3 de suas parcelas o tempo desde o último distúrbio ocorreu há treze anos. Das 5 parcelas de FSE, 2 delas possuem mais de vinte e quatro anos e 3 parcelas possuem dezessete anos de idade.

Figura 1 - Mapa da área de estudo. Os municípios estão representados em escala de intensidade cinza: Santarém, Belterra e Mojuí dos Campos. Os triângulos pretos distribuídos ao longo dos municípios representam as 20 parcelas de estudo.



2.2.2 Seleção dos indivíduos

Para a coleta de características funcionais, foram selecionadas aquelas espécies com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 10 cm, que contribuíam com 80% da área basal de cada parcela e com no mínimo quatro indivíduos por classe florestal, totalizando 21 espécies amostradas, sendo que para a característica espessura da casca, apenas 20 espécies foram amostradas (Tabela 1). Esse critério baseou-se na “hipótese de proporção de biomassa” que preconiza que são as características das espécies mais abundantes de uma comunidade que determinam a taxa e dimensão dos processos ecossistêmicos (GRIME, 1998). A partir desta lista foram selecionadas espécies que ocorrem em mais de uma classe florestal, sendo estas o foco deste trabalho.

Tabela 1 - Lista das espécies utilizadas para mensuração das características funcionais contendo a quantidade de indivíduos amostrados por classe florestal. As espécies estão descritas em ordem crescente de densidade média da madeira (DMM). Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeireira (FEX), Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE).

Espécies		Sigla	DMM (g/cm ³)	FPR	FEX	FEQ	FSE
Lauraceae	<i>Ocotea cernua</i>	Ocer	0,32	7	5		
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i>	Jcop	0,35		5	12	9
Annonaceae	<i>Annona exsucca</i>	Aexs	0,37		4		12
Urticaceae	<i>Cecropia sciadophylla</i>	Csci	0,38		4	7	
Boraginaceae	<i>Cordia exaltata</i>	Cexa	0,40	4	4	11	
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	Smor	0,45			9	4
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i>	Tgui	0,46		5		5
Fabaceae	<i>Tachigali glauca</i>	Tgla	0,48	7	5		
Meliaceae	<i>Carapa guianensis</i>	Cgui	0,57	8	6		
Bursерaceae	<i>Protium apiculatum</i>	Papi	0,57	7	6		
Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i>	Ithi	0,58		4	6	
Fabaceae	<i>Inga Alba</i>	Ialb	0,59		5	8	
Fabaceae	<i>Inga capitata</i>	Icap	0,59	4	5		
Moraceae	<i>Naucleopsis caloneura</i>	Ncal	0,65	5	5		
Sapotaceae	<i>Pouteria macrophylla</i>	Pmac	0,74	8	7	5	
Violaceae	<i>Rinorea guianensis</i>	Rgui	0,78	14	8		
Apocynaceae	<i>Geissospermum sericeum</i>	Gser	0,78	9	5		
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriácea</i>	Ecor	0,85	9	10		
Lecythidaceae	<i>Eschweilera grandiflora</i>	Egra	0,88	5	7		
Lecythidaceae	<i>Eschweilera amazonica</i>	Eama	0,90	6	6		
Lecythidaceae	<i>Eschweilera pedicellata</i>	Eped	0,91	12	5		

2.2.3 Características funcionais

Todas as características foliares selecionadas para medição estão relacionadas com a eficiência na captura de luz, mecanismos de defesa contra ataques de predadores e tempo de vida foliar (BAKKER et al., 2011; ONODA et al., 2011; POOTER et al., 2006). Neste trabalho foram utilizados valores de densidade média da madeira (DMM) retirados da base de dados global de densidade de madeira e foram amostradas seis características funcionais conhecidas por influenciar a forma como as plantas reagem às perturbações: Espessura foliar

(EF); espessura do pecíolo (EP); área foliar específica (AFE); área foliar (AF); matéria seca foliar (MSF); espessura da casca (EC). Além disso, foram utilizadas informações sobre a densidade média da madeira (DMM) como dado secundário, retiradas do Banco de Dados Global de Densidade de Madeira. A metodologia utilizada para as coletas e medições dessas características funcionais foliares e de madeira foi baseada em Pérez-Harguindeguy et al. (2013). As coletas foliares foram realizadas na estação menos chuvosa do ano (agosto à outubro). As características de lâminas foliares e pecíolos foram mensuradas separadamente.

2.2.4 Coleta de amostras foliares

As medições de características funcionais foliares foram realizadas em folhas retiradas do galho com maior exposição ao sol, que foi coletado com a ajuda de escaladores. Deste galho foram coletadas três folhas maduras, as mais saudáveis possíveis, evitando marcas de patógenos e herbivoria. A espessura das folhas e pecíolos foram medidas em campo com um micrômetro (μm) na parte direita e central da folha, evitando nervuras para não superestimar os valores.

As amostras foram então armazenadas em um saco plástico devidamente identificado e contendo um papel umedecido para evitar a desidratação da folha. Antes de vedar o saco soprou-se ar dentro, para aumentar a umidade e o CO_2 e minimizar a desidratação das folhas. Em seguida o material foi levado a um recipiente térmico com gelo e mantido em local escuro. Em laboratório, primeiramente pesamos cada lâmina foliar em uma balança de precisão. Em seguida, as digitalizamos separadamente em alta resolução (600 dpi), com um scanner de mesa. A área foliar da parte adaxial foi calculada pelo programa Image J. Após escaneadas as amostras foliares foram saturadas durante 24 h para medição da massa saturada na mesma balança. Por último as amostras foram secas em estufa por 72 h a 60°C para medir a massa seca.

No Image J foram gerados dois valores: área foliar real e área foliar. A área foliar real consiste na área da folha exatamente como foi coletada da árvore, cujo valor foi utilizado para calcular a área foliar específica (AFE) que reflete a divisão entre a área foliar real (cm^2) e a massa seca da folha (g). A área foliar (AF) foi calculada após as lâminas foliares com marcas de herbivoria nas bordas terem suas bordas desenhadas seguindo o contorno original da folha com ajuda de um tablet, no programa Photoshop. A massa foliar saturada e a massa foliar seca

foram utilizadas para medir a matéria seca foliar (MSF), que consiste no valor da massa seca da folha dividido pela massa saturada. Os valores de densidade média da madeira (DMM) foram retirados da base de dados global de densidade de madeira 2010, filtrados pela América do Sul (DRYAD).

2.2.5 Coleta de amostras de tronco

Com a ajuda de um cinzel e um martelo foram coletadas duas amostras de casca para cada indivíduo ≥ 10 cm DAP em todas as 20 parcelas. As amostras foram coletadas a 30 cm do solo (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013), altura onde geralmente ocorre o fogo rasteiro nas florestas. Para cada indivíduo foram coletadas duas amostras de casca em lados opostos do tronco para obter a espessura média da casca por indivíduo, sendo que foi evitado qualquer buraco e protuberâncias, como espinhos e deformações. Após a coleta, a espessura da casca foi medida com um paquímetro (mm) e em seguida descartada.

2.2.6 Análise estatística dos dados

Para testar se existe variabilidade intraespecífica das características funcionais entre as classes florestais, foram utilizados os valores médios das características de cada espécie por classe florestal. Primeiro, para cada uma das características funcionais geramos uma ANOVA seguida pelo teste *post hoc* Tukey. Para a análise de espessura da casca, primeiramente testamos se houve influência do DAP sobre a espessura da casca. Como verificamos que o DAP influencia a espessura da casca, esta influência foi excluída através da função *offset* na análise e em seguida foi testada a variabilidade da espessura da casca entre as classes florestais. O número de comparações feitas entre as diferentes classes florestais variou de acordo com o número de espécies ocorrendo em mais de uma classe (Tabela 2).

O coeficiente de variação tem sido empregado em estudos de diversidade funcional por ser uma medida adimensional que possibilita a comparação de diferentes distribuições (ALBERT et al., 2010). Deste modo, calculamos o coeficiente de variação das características funcionais por espécie, de acordo com a classe florestal em que esta estava inserida. Para testar se houve relação entre a variabilidade do coeficiente de variação das características funcionais de espécies e a densidade da madeira, foi realizada uma regressão linear simples.

Além disso, a relação entre o coeficiente de variação das características funcionais e as classes florestais com maior número de espécies foi testada através de um *teste t* pareado. Todas as análises foram realizadas na plataforma R utilizando os pacotes *Stats* e *MASS*. Os gráficos foram elaborados no programa Sigmaplot e na plataforma R.

Tabela 2 - Lista de espécies com as possíveis combinações de classes florestais para uma análise pareada. Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeireira (FEX), Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE).

Espécies	FPR-FEX	FPR-FEQ	FEX-FEQ	FEX-FSE	FEQ-FSE
<i>Ocotea cernua</i>	x				
<i>Jacaranda copaia</i>			x	x	x
<i>Annona exsucca</i>				x	
<i>Cecropia sciadophylla</i>			x		
<i>Cordia exaltata</i>	x	x	x		
<i>Schefflera morototoni</i>					x
<i>Tapirira guianensis</i>				x	
<i>Tachigali glauca</i>	x				
<i>Carapa guianensis</i>	x				
<i>Protium apiculatum</i>	x				
<i>Inga thibaudiana</i>			x		
<i>Inga alba</i>			x		
<i>Inga capitata</i>	x				
<i>Naucleopsis caloneura</i>	x				
<i>Pouteria macrophylla</i>	x	x	x		
<i>Rinorea guianensis</i>	x				
<i>Geissospermum sericeum</i>	x				
<i>Eschweilera coriacea</i>	x				
<i>Eschweilera grandiflora</i>	x				
<i>Eschweilera amazonica</i>	x				
<i>Eschweilera pedicellata</i>	x				

2.3 Resultados

Ao realizar uma avaliação inicial da correlação entre as diferentes características funcionais medidas, observou-se que todas as correlações foram fracas ($r < 0,5$), exceto entre a área foliar e a espessura do pecíolo ($r = 0,91$) (Tabela 3).

Tabela 3 - Correlação entre os valores dos coeficientes de Pearson para características funcionais. Características funcionais: Espessura foliar (EF); Espessura do pecíolo (EP); Área foliar específica (AFE); Área foliar (AF); Matéria seca foliar (MSF); Espessura da casca (EC).

	AFE	AF	MSF	EF	EP	EC
AFE	1	-0,006	-0,593	-0,408	-0,146	0,146
AF	-0,006	1	-0,092	0,081	0,910	0,178
MSF	-0,593	-0,092	1	0,100	-0,073	-0,281
EF	-0,408	0,081	0,100	1	0,157	0,152
EP	-0,146	0,910	-0,073	0,157	1	0,182
EC	0,146	0,178	-0,281	0,152	0,182	1

2.3.1 Variação intraespecífica dos caracteres funcionais.

Foram utilizados os valores médios das características funcionais dentro de cada espécie de acordo com a classe florestal em que foi encontrada, para investigar se existe variação intraespecífica nas espécies estudadas (Figura 2).

Dentre as 21 espécies analisadas, para a característica espessura foliar, apenas a espécie *Inga capitata* apresentou uma diferença significativa entre as classes FEX e FEQ ($P=0,03$, Fig. 2A).

A espessura do pecíolo apresentou uma diferença significativa entre as classes FPR e FEX, apenas para a espécie *Eschweilera coriacea* ($P=0,02$, Fig. 2B).

Os dados de área foliar específica também indicaram diferenças significativas ao longo do gradiente de degradação para duas espécies: *Jacaranda copaia* e *Cecropia sciadophylla* (Fig. 2C). Os indivíduos da espécie *Jacaranda copaia* coletados na classe FEX, apresentaram média significativamente diferente dos indivíduos coletados em FEQ, $P=0,002$, assim como entre as classes FEX e FSE, $P=0,001$. Em contrapartida, a espécie *Cecropia sciadophylla* apresentou diferença entre as classes FEX e FEQ ($P=0,04$).

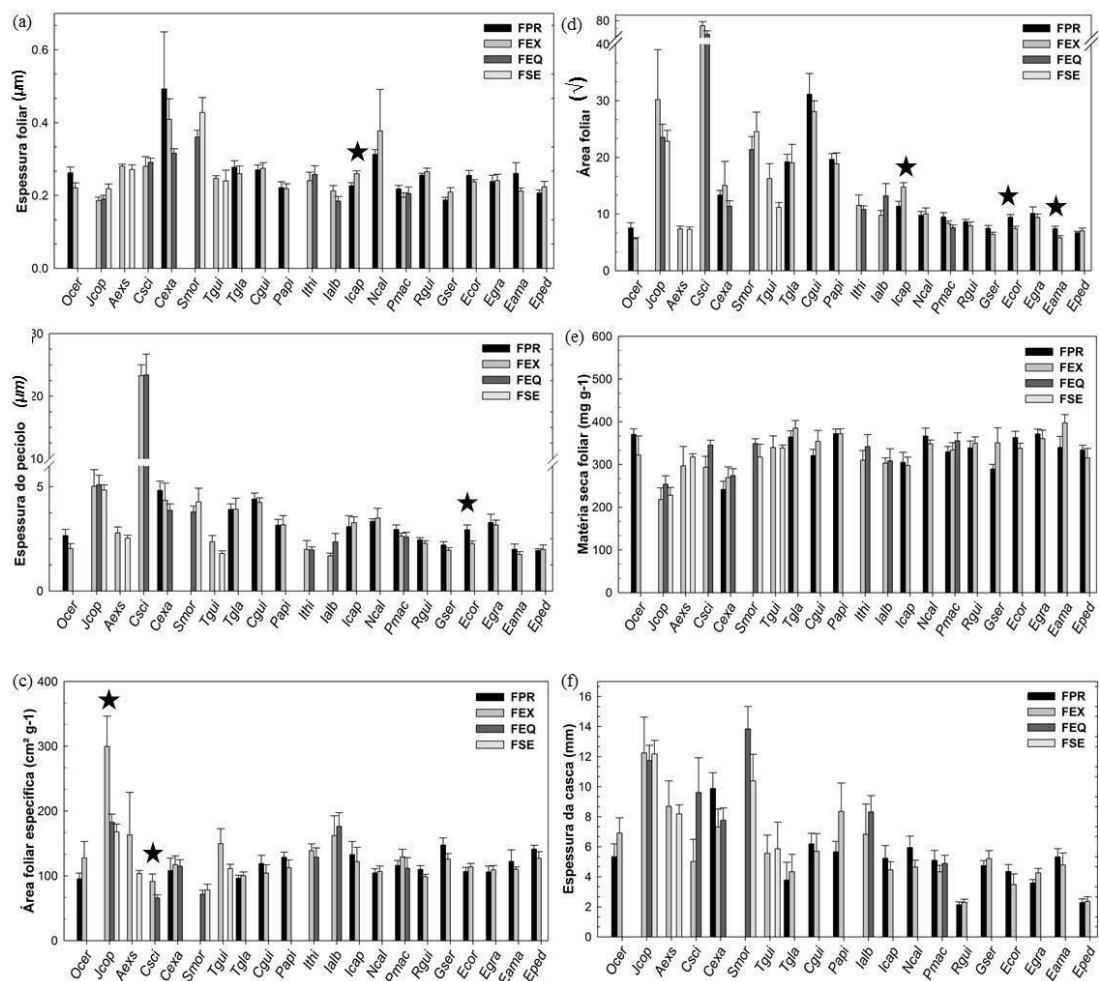
Para a característica área foliar, três espécies apresentaram diferenças significativas entre as classes FPR e FEX (Fig. 2D). Os resultados da ANOVA para as espécies *Inga*

capitata ($P= 0,02$); *Eschweilera coriacea* ($P= 0,006$) e para *Eschweilera amazonica* ($P=0,02$) foram diferentes significativamente, sendo que todas estas três espécies possuem densidade média da madeira $> 0,50$.

Já a matéria seca foliar não apresentou diferença significativa para nenhuma das espécies estudadas. Porém, podemos observar na Figura 2 E, uma tendência daquelas espécies de maior densidade média da madeira de possuir maior teor de matéria seca foliar.

No parâmetro espessura da casca a influência do DAP sobre a casca se mostrou significativa ($P < 0,05$). Entretanto, ao excluirmos o efeito do DAP sobre a espessura da casca, não encontramos qualquer diferença significativa entre as classes florestais (Fig. 2F).

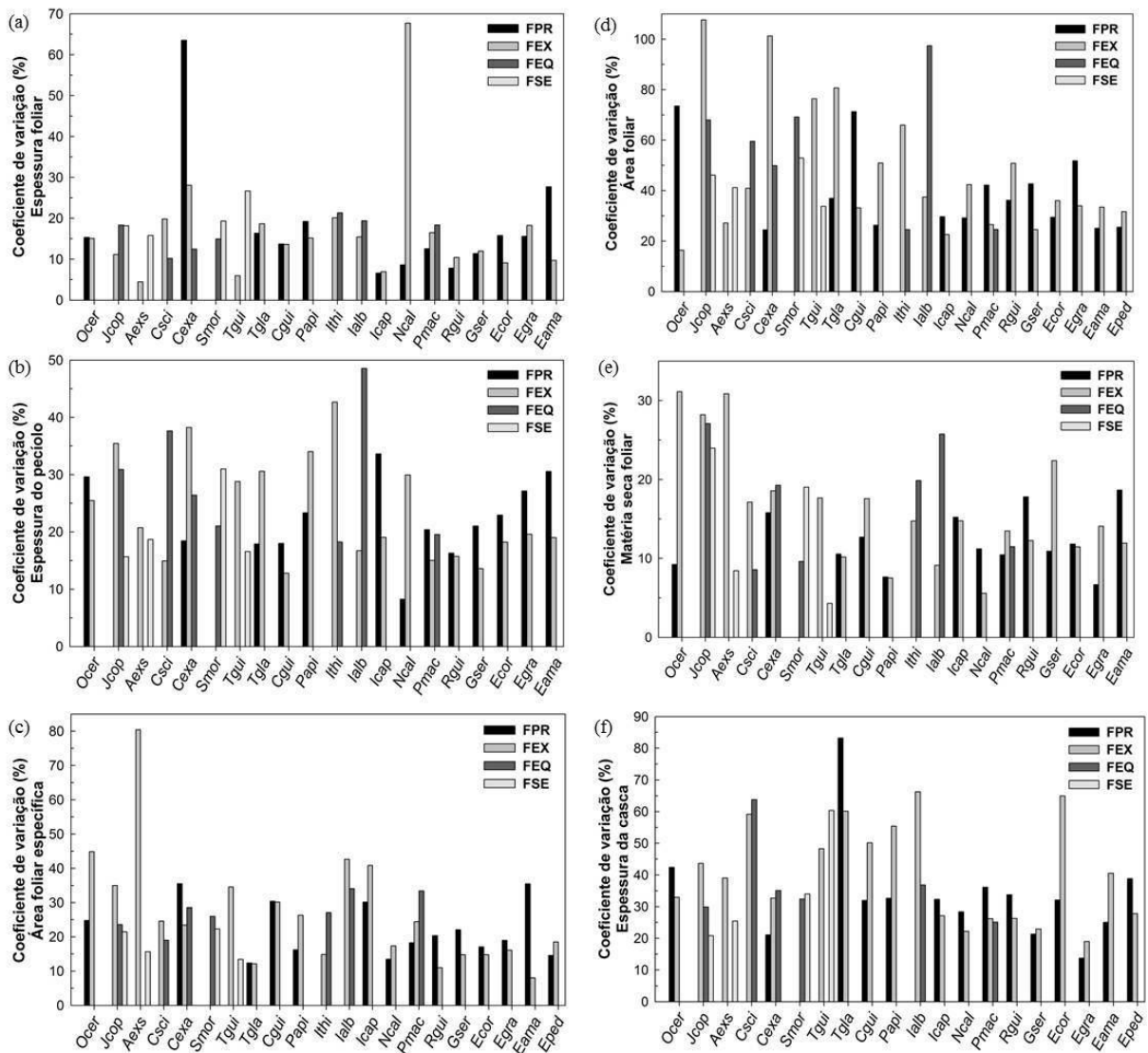
Figura 2 - Variação intraespecífica dos caracteres funcionais entre diferentes classes florestais. As espécies foram organizadas na figura da menor para a maior densidade média da madeira. Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeira (FEX), Floresta primária com extração madeira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE). As estrelas indicam as espécies que apresentaram diferenças significativas para ANOVA entre as classes de florestas.



2.3.2 Coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas ao longo de um gradiente de degradação.

Utilizamos o coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas, para investigar se existe alguma tendência evidente na distribuição dos dados entre as diferentes classes de florestas e não foi encontrada nenhuma tendência forte de variação (Figura 3).

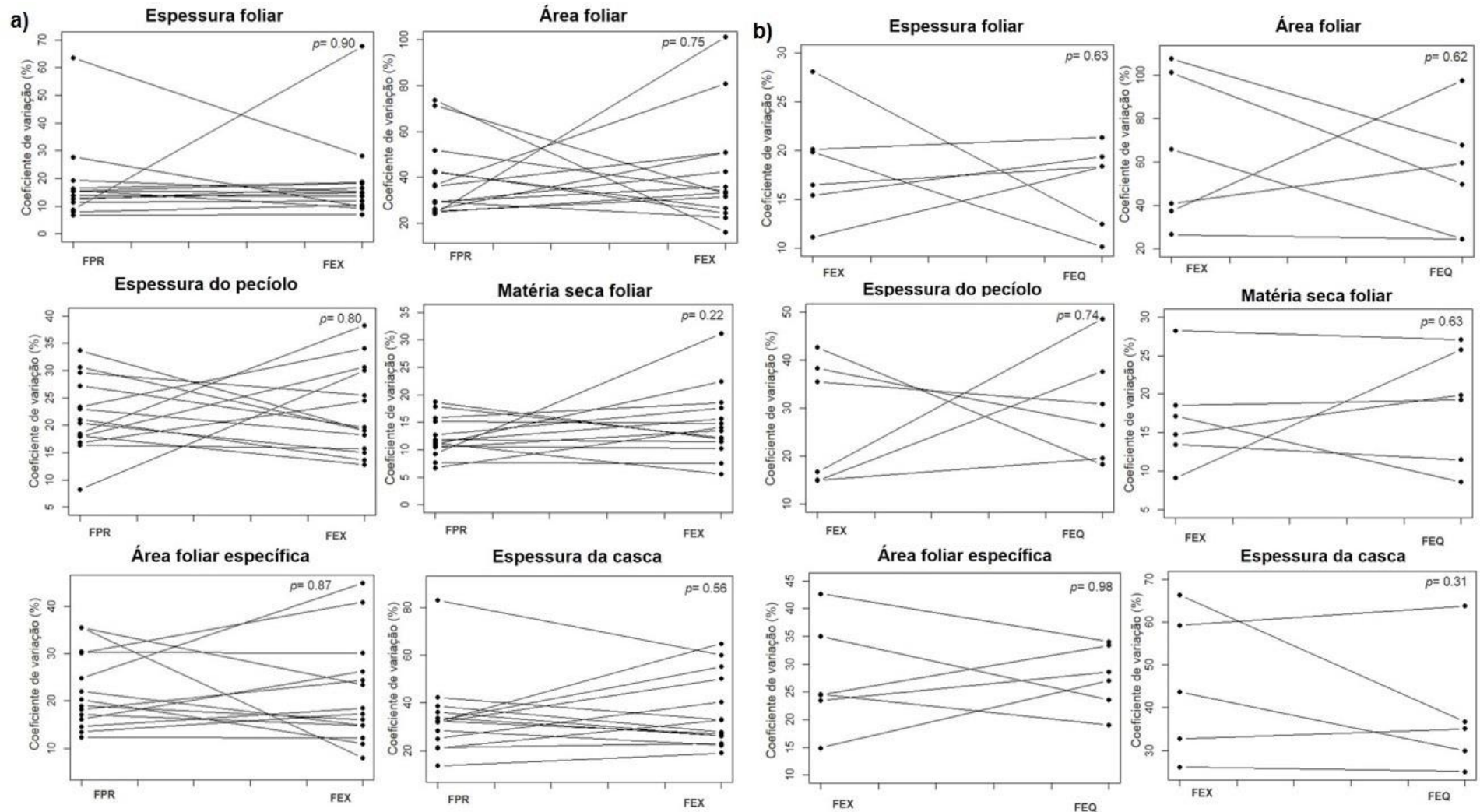
Figura 3 - Coeficiente de variação das características funcionais dentro de espécies que ocorrem em diferentes classes florestais. Classes florestais: Floresta primária conservada (FPR), Floresta primária com extração madeireira (FEX), Floresta primária com extração madeireira (FEX), Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ) e Floresta secundária (FSE).



Também foi realizada uma comparação entre as combinações de classes de florestas com maior quantidade de espécies, para ajudar a visualizar se as variações das características funcionais seguem alguma tendência. As classes florestais com a maior quantidade de espécies para comparação foram: Floresta primária conservada (FPR) vs Floresta primária com extração madeireira (FEX), ambas com $N= 14$ (Fig. 4A) e Floresta primária com extração madeireira (FEX) vs Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ), ambas com $N= 6$, com exceção apenas para a espessura da casca, que possui $N= 5$ (Fig. 4B).

Ao relacionar as classes florestais com maior quantidade de espécies, foi observado que a variabilidade das características funcionais estudadas não foi expressiva. Segundo resultados do *teste t*, ambas as comparações apresentaram um $P = > 0,05$. Portanto, não foi encontrado um padrão entre coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas de diferentes classes florestais, corroborando com os resultados encontrados para as demais análises.

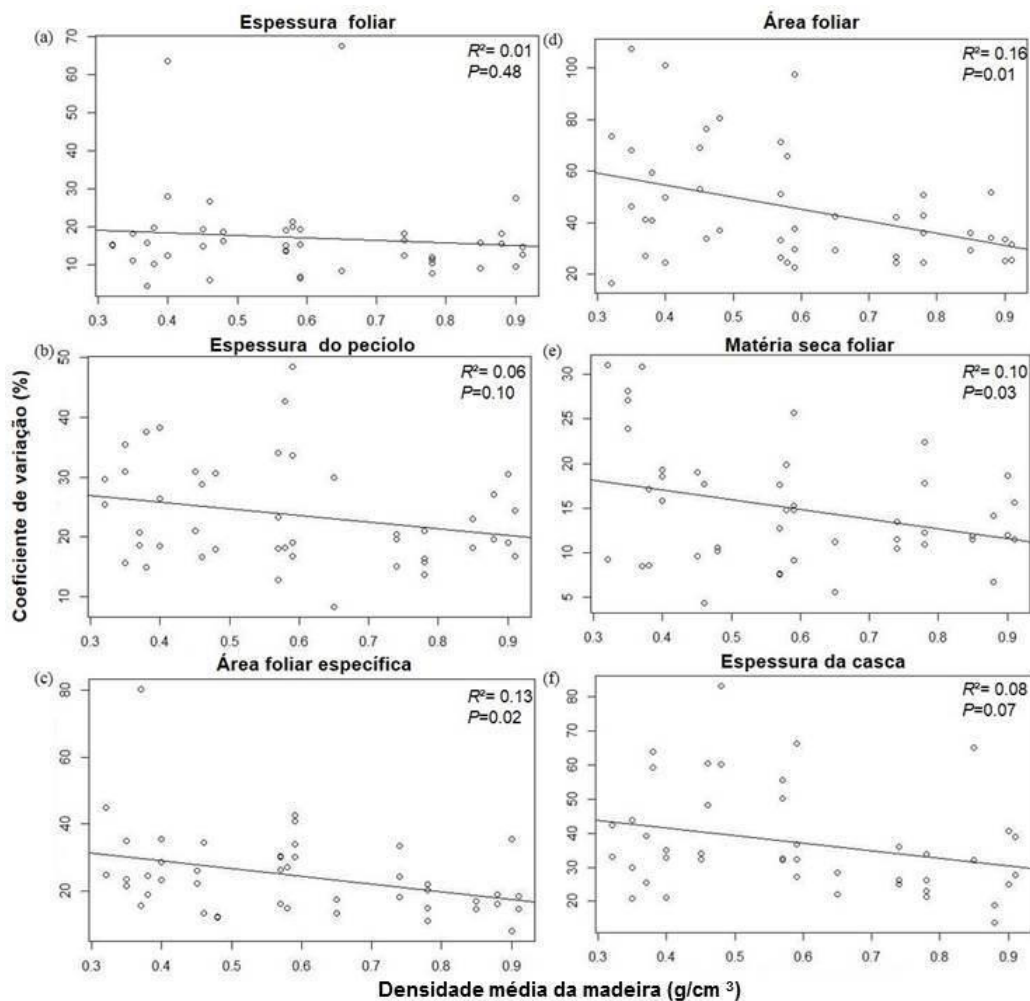
Figura 4 - Relação entre o coeficiente de variação de espécies das características funcionais de espécies arbóreas, entre as classes florestais com maior quantidade de espécies, na qual cada ponto representa uma espécie e sua variação entre duas classes florestais. As comparações foram entre: (a) Florestas primárias conservadas (FPR) vs Florestas primárias com extração madeireira (FEX), e (b) Floresta primária com extração madeireira (FEX) vs Floresta primária com extração madeireira e queimada (FEQ).



2.3.3 Relação entre densidade da madeira e coeficientes de variação das características funcionais.

O coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas foram relacionados com os valores médios de densidade da madeira ao longo do gradiente de degradação. A relação foi significativamente negativa entre densidade da madeira e o coeficiente de variação da área foliar específica, área foliar, matéria seca da folha, ou seja, a medida que a densidade da madeira aumentou a variação das características diminuiu (Fig. 5 C, D, E). A relação foi apenas marginalmente significativa para espessura da casca ($P= 0,07$, Fig. 5 F) e nenhuma relação foi encontrada para espessura foliar e do pecíolo (Fig. 5 A, B).

Figura 5 - Relação entre o coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas e a densidade média da madeira. (a) Espessura foliar; (b) Espessura do pecíolo, (c) Área foliar específica, (d) área foliar, (e) Matéria seca foliar e (f) Espessura da casca.



2.4 Discussão

Na busca de compreender melhor as respostas das plantas à degradação florestal, este estudo comparou a variabilidade de seis características intraespecíficas de 21 espécies de árvores encontradas ao longo de um gradiente de degradação, composto por florestas conservadas e degradadas. Neste trabalho, não foram identificadas evidências consistentes de que as características funcionais de plantas variam em resposta à degradação das florestas e, não foi encontrada uma variabilidade significativa para o coeficiente de variação das características funcionais entre as classes florestais estudadas. Por outro lado, encontramos relações significativas entre a densidade média da madeira e os coeficientes de variação das características de área foliar específica, área foliar e matéria seca foliar. Em geral, a variabilidade das características funcionais encontrada foi fraca, principalmente para as espécies de maior densidade média da madeira.

2.4.1 Variações intraespecíficas das características funcionais em resposta à degradação.

Neste trabalho, não foram encontradas evidências consistentes de variação nas características foliares e da casca nas áreas estudadas. Com 21 espécies nesse trabalho e seis características funcionais, fizemos 126 testes para avaliar se existe variabilidade ao longo do gradiente de degradação. Destas, apenas cinco espécies mostraram alguma diferença significativa ao longo do gradiente, que é menos do que seria esperado ao acaso usando $P < 0,05$. Ainda assim, estes cinco resultados são insuficientes para sustentar a hipótese de que as espécies de plantas da Amazônia estejam respondendo bem às pressões da degradação florestal através da variabilidade de suas características funcionais. Em adição, não existe nenhum padrão nos tipos de espécies que foram significativas, que são: *Jacaranda copaia*, *Cecropia sciadophylla*, *Inga capitata*, *Eschweilera coriacea* e *Eschweilera amazonica*, sendo que duas delas são espécies pioneiras e as três últimas são espécies de crescimento lento, que possuem alta densidade média da madeira. Esta ausência de resposta consistente reflete um estudo realizado em um gradiente climático nos Alpes, que encontrou variabilidade para as características de plantas, mas não identificou nenhum padrão para esta variação, sugerindo que as espécies podem estar sendo afetadas pelo ambiente de maneira idiossincrática (ALBERT et al., 2010).

A falta de maiores evidências de variabilidade das características das plantas é de certa forma inesperada, pois se esperava que as espécies arbóreas de uma comunidade respondessem às pressões da degradação através da variação dos valores de suas características, refletindo sua capacidade de adaptação às mudanças (ALBERT et al., 2012; BRADSHAW, 1965; PAINE et al., 2011). Além disso, não se sabe se as poucas diferenças encontradas neste estudo são suficientes para garantir a sobrevivência destas espécies frente a eventos de degradação futuros. No entanto, é plausível supor que mesmo as pequenas variações encontradas neste trabalho podem ser biologicamente importantes. Isto porque, as baixas variações podem ser ampliadas quando um padrão persistente é repetido ao longo das gerações (VALLADARES et al., 2006). Desta forma, os estudos necessitam ampliar, se possível, com maior número de indivíduos para possibilitar enxergar as respostas mais sutis das plantas à degradação florestal. A distribuição de espécies concomitantemente nos diferentes ambientes é uma limitação de estudos desta natureza, especialmente considerando os padrões de distribuição das florestas na Amazônia caracterizados por alta diversidade e baixa abundância das espécies arbóreas (ver STEEGE et al., 2013).

Das seis características funcionais consideradas neste estudo, apenas quatro apresentaram variabilidade significativa entre as classes florestais. A variação da espessura foliar e do pecíolo foi significativa apenas para uma espécie, a área foliar específica para duas espécies e a área foliar para três espécies. As demais dezesseis espécies, não apresentaram evidências suficientes de variabilidade para nenhuma das seis características funcionais, o que deve indicar a ausência de plasticidade fenotípica. A falta de plasticidade é um risco principalmente para espécies clímax com alto valor de conservação, pois caso não se adaptem as mudanças ocasionadas pela degradação florestal às plantas terão dificuldades para sobreviver e persistir no ambiente, o que pode torná-las mais vulneráveis a extinção (THOMAS et al., 2004).

Embora a plasticidade seja uma estratégia importante para sobrevivência e persistência da planta no ambiente, ela não tem sido encontrada com frequência nos estudos (VALLADARES et al., 2007). A maior parte das plantas possuem limitações em responder às variações ambientais de forma plástica, seja porque estão respondendo a múltiplas fontes de variação e estresse, como herbivoria e competição interespecífica (CALLAWAY et al., 2003) ou porque ainda não houve tempo suficiente para se adaptar (VALLADARES et al., 2007).

Apesar destes avanços, ainda precisamos compreender melhor as limitações das plantas em resposta às mudanças no ambiente.

No entanto, não descartamos a possibilidade de que a plasticidade das espécies responda melhor quando as mudanças ocorrem gradativamente no ambiente e com isso, os indivíduos ganham tempo para identificar estas mudanças e se ajustar a elas (ver VALLADARES et al., 2007). Por outro lado, em locais onde as mudanças ocorrem de forma mais abrupta, como quando a floresta é submetida a eventos intensos de degradação (queimada ou exploração de madeira), as espécies não conseguem se adaptar as mudanças rapidamente e ficam mais vulneráveis, essas questões precisam ser melhor avaliadas.

Além disso, as mudanças ocasionadas pela degradação na estrutura da floresta favorecem as espécies mais generalistas, com maior capacidade de dispersão, estabelecimento e persistência, dificultando a sobrevivência de espécies mais especialistas com funções únicas no ecossistema (GIRÃO et al., 2007). Deste modo, é possível que a perda de espécies com características mais especialistas leve a perda de algumas funções importantes do ecossistema. Isto porque as espécies de sucessão tardia correspondem a 80 % do ambiente e refletem a maior parte da diversidade estrutural das comunidades (MARTÍNEZ-GARZA et al., 2005).

Alterar a composição de espécies de uma floresta também pode favorecer a homogeneização funcional, ou seja, as espécies com papéis funcionais semelhantes no ecossistema deverão prevalecer sobre aquelas com papéis funcionais únicos (MCKINNEY; LOCKWOOD, 1999). A homogeneização funcional torna ecossistemas florestais mais suscetíveis a eventos ambientais, isto devido à redução da variabilidade de respostas das plantas à degradação, comprometendo a resiliência florestal (OLDEN, 2008).

2.4.2 Coeficiente de variação das características funcionais intraespecíficas ao longo do gradiente de degradação.

Nossos resultados estão de acordo com Mayfield et al. (2013), que também não encontraram evidências suficientes para afirmar que a degradação ocasionou mudanças nas distribuições das características funcionais ao longo de um gradiente de mudança de uso da terra. Este resultado também corrobora com aqueles encontrados nas demais análises, demonstrando que as espécies não apresentaram variabilidade expressiva nas suas características funcionais entre floresta primária e as florestas degradadas. Esta descoberta é

importante do ponto de vista conservacionista, uma vez que a ausência de plasticidade observada deve indicar que as espécies podem não se adaptar as mudanças ocasionadas pela degradação. Caso isto ocorra, as espécies endêmicas são as mais ameaçadas de extinção, já que possuem uma área de distribuição geográfica menor (BROWN, 1995; GASTON, 1994; SCHWARTZ et al., 2006).

A falta de variações mais evidentes nas características funcionais de espécies implica dizer que, a intensificação da degradação florestal deve aumentar a vulnerabilidade da floresta a futuros eventos de degradação e gerar perda de espécies clímax de características mais especialistas, com funções importantes para os serviços ecossistêmicos como por exemplo, a manutenção dos recursos florestais, a regulação climática e a qualidade do ar (FOLEY et al., 2005). Embora as espécies mais generalistas também sejam importantes para o funcionamento da floresta, elas não possuem o mesmo papel ecológico que as espécies especialistas, que são importantes para o bom funcionamento dos serviços florestais (FAUSET et al., 2015).

Além disso, a degradação pode levar à perda expressiva de duas características importantes para a resiliência de um ecossistema: a redundância funcional e a diversidade de respostas (LALIBERTÉ et al., 2010). A redundância funcional consiste em um grupo de espécies com papéis funcionalmente semelhantes em um ecossistema (WALKER, 1992) e a diversidade de respostas reflete as diferentes formas que estas espécies respondem à degradação (ELMQVIST et al., 2003). Deste modo, a degradação deve resultar em ecossistemas menos resilientes e mais vulneráveis a perturbações futuras caso submetidos a uma gestão de intensa exploração de recursos (LALIBERTÉ et al., 2010). Entretanto, por mais que um ambiente degradado possua alta redundância, se suas espécies não apresentarem uma variedade de respostas satisfatória frente a degradação, algumas funções importantes do ecossistema também podem ser perdidas (ELMQVIST et al., 2003; NAEEM, 1998).

2.4.3 A densidade da madeira e variações das características funcionais dentro de espécies.

No presente estudo, ao relacionar a variabilidade das características funcionais de plantas com a densidade da madeira observou-se que quanto maior a densidade da madeira, menor foi a variabilidade encontrada, principalmente para as características funcionais foliares. Sendo que os resultados para espessura da folha, do pecíolo e da casca não

apresentaram variabilidade significativa, enquanto que para as características área foliar específica, área foliar e matéria seca foliar, a variabilidade foi significativa.

Além disso, a degradação deve resultar em valores menores de densidade da madeira e matéria seca foliar e em valores maiores de área foliar específica e teor de nitrogênio e fósforo foliar (CARREÑO-ROCABATO et al., 2012). Estas mudanças representam um risco, pois as espécies possuem funções com diferentes pesos no funcionamento do ecossistema e as árvores mais dominantes são responsáveis pela maior parte da biomassa armazenada, sendo as principais responsáveis pelos fluxos de energia e de recursos do ecossistema (GRIME, 1998).

Os danos gerados pela degradação florestal já podem ser observados na Amazônia, onde uma perda considerável da biodiversidade tem sido relatada, sendo que as espécies mais afetadas são aquelas com alto valor funcional e de conservação, ou seja, aquelas que apresentam valores maiores para a densidade da madeira (BARLOW et al., 2016). Deste modo, a baixa indicação de plasticidade em espécies de alta densidade da madeira encontrada neste trabalho chama atenção, porque a degradação vem ocorrendo em taxas muito rápidas nos trópicos (MEA, 2005). Logo, se as plantas não se adaptam às mudanças, tanto a diversidade funcional (CARREÑO-ROCABATO et al., 2012), quanto o valor de conservação das florestas tropicais degradadas em longo prazo, podem ser comprometidos.

2.5 Conclusão

Estudar as formas como a degradação afeta o desempenho de uma espécie é importante para compreender melhor os efeitos da degradação no funcionamento da floresta. Este conhecimento pode ser uma ferramenta de auxílio para a gestão da conservação da Floresta Amazônica. Aqui encontramos fraca evidência de que os valores das características funcionais das plantas variaram entre classes florestais preservadas e degradadas. Os achados deste estudo indicam que as espécies da Floresta Amazônica podem não possuir plasticidade suficiente para reagir às mudanças ocasionadas pela degradação como queimadas e exploração madeireira predatória no ambiente. Além disso, as espécies mais afetadas foram justamente aquelas com maior densidade da madeira, ou seja, que têm alto valor de conservação. Deste modo, se a degradação florestal e as mudanças climáticas não forem freadas, é possível que em pouco tempo ocorra homogeneização da paisagem com dominância de espécies mais generalistas e de baixo valor de conservação. Caso isto ocorra,

os serviços ambientais prestados pela Floresta Amazônia serão afetados e existe o risco de espécies com maior importância funcional serem extintas. A extinção de espécies pode afetar grandemente tanto o funcionamento, quanto a capacidade da floresta resistir à degradação. É importante considerar que apesar dos imensos esforços de amostragem empreendidos neste trabalho, o número de réplicas de indivíduos por espécie utilizados neste trabalho ainda foi reduzido e a distribuição de indivíduos foi desproporcional entre as classes florestais. Estas características constituem limitações importantes sobre as conclusões em relação à resposta intraespecífica das espécies à degradação florestal. Logo, serão necessários mais estudos em nível de comunidade, ampliando, se possível, o número de indivíduos por espécie e com uma distribuição mais proporcional ao longo do gradiente de degradação para confirmar os padrões obtidos neste trabalho.

REFERÊNCIAS

- AHUJA, I.; de VOS, R. C.; BONES, A. M.; HALL, R. D. Plant molecular stress responses face climate change. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 12, p. 664–674, 2010.
- ALBERT, C. H.; THUILLER, W.; YOCCOZ, N. G.; SOUDANT, A.; BOUCHER, F.; SACCONI, P.; LAVOREL. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 3, p. 604–613, 2010.
- ALBERT, C. H.; de BELLO, F.; BOULANGEAT, I.; PELLET, G.; LAVOREL, S.; THUILLER, W. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. **Oikos**, v. 121, n. 1, p. 116–126, 2012.
- ALENCAR, A.; NEPSTAD, D.; DIAZ, M. C. V. Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO years: area burned and committed carbon emissions. **Earth Interactions**, v. 10, n. 6, p. 1-17, 2006.
- NEPSTAD, D. C. A.; MOREIRA, A.; ALENCAR, A. A. **Floresta em chamas: origens, impactos e prevenção do fogo na amazônia**. Brasília: IPAM, 1999, 202p.
- AMORIM, ANTONIA TEREZINHA DOS SANTOS. **Santarém: uma síntese histórica**, Canoas, Brasil. Canoas: Ulbra, 1999, 256p.
- ARAGÃO, L. E. O. C.; SHIMABUKURO, Y. E. The Incidence of Fire in Amazonian Forests with Implications for REDD. **Science**, v. 328, n. 5983, p. 1275–1278, 2010.
- ASNER, G. P.; KNAPP, D. E.; BROADBENT, E. N.; OLIVEIRA, P. J. C.; KELLER, M.; SILVA, J. N. Selective logging in the Brazilian Amazon. **Science**, v. 310, n. 5747, p. 480–2, 2005.
- ASNER, G. P.; MARTIN, R. E.; KNAPP, D. E.; TUPAYACHI, R.; ANDERSON, C. B.; SINCA, F.; VAUGHN, N. R.; LLACTAYO, W. Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. **Science**, v. 355, n. 6323, p. 385–389, 2017.
- BAKKER, M. A.; CARREÑO-ROCA, G.; POORTER, L. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. **Functional Ecology**, v. 25, n. 3, p. 473–483, 2011.
- BALCH, J. K.; NEPSTAD, D. C.; CURRAN, L. M.; BRANDO, P. M.; PORTELA, O.; GUILHERME, P.; REUNING-SCHERER, J. D.; CARVALHO, O. DE. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 1, p. 68–77, 2011.
- BARBOSA, R. I.; FEARNSIDE, P. M. Fires in the Brazilian Amazon: Estimate of Greenhouse Gas Emissions from Burning of Ecosystems in Roraima, During the 1997-98 “El Niño” Event. **Acta Amazonica**, v. 29, n. 4, p. 513–534, 1999.
- BARLOW, J.; HAUGAASEN, T.; PERES, C. A. Effects of ground fires on understorey bird assemblages in Amazonian forests. **Biological Conservation**, v. 105, n. 2, p. 157–169, 2002.

- BARLOW, J.; PERES, C. A.; LAGAN, B. O.; HAUGAASEN, T. Large tree mortality and the decline of forest biomass following Amazonian wildfires. **Ecology Letters**, v. 6, n. 1, p. 6–8, 2003.
- BARLOW, J.; PERES, C. A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1787–1794, 2008.
- BARLOW, J.; SILVEIRA, J. M.; COCHRANE, M. A. Fire scars on Amazonian trees: exploring the cryptic fire history of the Ilha de Maracá. **Biotropica**, v. 42, n.4, p. 405–409, 2010.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.
- BELLO, F. de et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2873–2893, 2010.
- BERENGUER, E.; FERREIRA, J.; GARDNER, T. A.; ARAGÃO, L. E. O. C.; CAMARGO, P. B. DE; CERRI, C. E.; DURIGAN, M.; OLIVEIRA, R. C. DE; VIEIRA, I. C. G.; BARLOW, J. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Global Change Biology**, v. 20, n. 12, p. 3713–3726, 2014.
- BINKS, O.; MEIR, P.; ROWLAND, L.; da COSTA, A. C. L.; VASCONCELOS, S. S.; de OLIVEIRA, A. A. R.; FERREIRA, L.; CHRISTOFFERSEN, B.; NARDINI, A.; MENCUCCINI, M. Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 477–488, 2016.
- BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1–28, 2003.
- BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v. 13, p. 115–155, 1965.
- BRANDO, P. M. et al. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 17, p. 6347–6352, 2014.
- BROADBENT, E. N.; ASNER, G. P.; KELLER, M.; KNAPP, D. E.; OLIVEIRA, P. J. C.; SILVA, J. N. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. **Biological Conservation**, v. 141, n. 7, p. 1745–1757, 2008.
- BROWN, J. H. **Macroecology**. Chicago: Univ. Chicago Press, 1995, 284p.
- BRYAN, J. E.; SHEARMAN, P. L.; ASNER, G. P.; KNAPP, D. E.; AORO, G.; LOKES, B. Extreme Differences in Forest Degradation in Borneo: Comparing Practices in Sarawak, Sabah, and Brunei. **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, 2013.
- BUNKER, D. E.; DECLERCK, F.; BRADFORD, J. C.; COLWELL, R. K.; PERFECTO, I.; PHILLIPS, O. L.; SANKARAN, M.; NAEEM, S. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. **Science**, v. 310, n. 5750, p. 1029–1031, 2005.

BURGIEL, S.W.; MUIR A. A. **Invasive species, climate change and ecosystem based adaptation**: addressing multiple drivers of global change. Washington: Global Invasive Species Programme (GISP), 2010, 56p.

BURIVALOVA, Z.; ŞEKERCIOĞLU, Ç. H.; KOH, L. P. Thresholds of logging intensity to maintain tropical forest biodiversity. **Current Biology**, v. 24, n. 16, p. 1893–1898, 2014.

CALLAWAY, R. M.; PENNINGS, S. C.; RICHARDS, C. L. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1115–1128, 2003.

CARREÑO-ROCABADO, G.; PEÑA-CLAROS, M.; BONGERS, F.; ALARCÓN, A.; LICONA, J. C.; POORTER, L. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6 p. 1453–1463, 2012.

CHAVE, J.; COOMES, D. A.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHAZDON, R. L.; CAREAGA, S.; WEBB, C.; VARGAS, O. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. **Ecological Monographs**, v. 73, n.3, p. 331–348, 2003.

CHRISTIAN, H. J. et al. Global frequency and distribution of lightning as observed from space by the Optical Transient Detector. **Journal of Geophysical Research**, v. 108, n. D1, p. 4005, 2003.

COCHRANE, M. A. Fire science for rainforests. **Nature**, v. 421, n. 6926, p. 913–919, 2003.

COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a Lowland Tropical Forest. **Ecological Monographs**, v. 53, n. 2, p. 211–229, 1983.

CÔRTEZ, Julia Corrêa; D'ANTONA, Álvaro de Oliveira **Urbanização do rural**: mobilidade populacional e dinâmica do uso da terra em Santarém, Brasil. Trabalho apresentado no V Congresso de Asociación Latinoamericana de Población, realizado em Montevideo, Uruguai, de 23 a 26 de outubro de 2012.

DAVIDSON, E. A. et al. The Amazon basin in transition. **Nature**, v.481, n. 7381, p.321–328, Jan. 2012.

DIAZ, V. C.; NEPSTAD, D.; MENDONÇA, M. J. C.; MOTTA, R. S.; ALENCAR, A.; GOMES, J. C.; ORTIZ, R. A. **O prejuízo oculto do fogo**: custos econômicos das queimadas e incêndios florestais na Amazônia. Relatório do Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia (IPAM) em colaboração com o Instituto de Pesquisa Econômica Aplicada (IPEA) e o Centro de Pesquisa Woods Hole (WHRC), p. 1–43, 2002. (Relatório). Disponível em: <http://ipam.org.br/wp-content/uploads/2002/09/o_prejui%CC%81zo_oculto_do_fogo_custos_econo%CC%82mi.pdf>. Acesso em: Mar. 2016.

ELMQVIST, T.; FOLKE, C.; NYSTROM, M.; PETERSON, G.; BENGTSSON, J.; WALKER, B. et al. Response diversity, ecosystem change, and resilience. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, n. 9, p. 488–494, 2003.

- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 487–515, 2003.
- FAUSET, et al. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature Communications**, v. 6, n. 6857, p. 1-9, 2015.
- FOLEY, J. A.; DEFRIES, R.; ASNER, G. P.; BARFORD, C.; BONAN, G.; CARPENTER, S. R. Global consequences of land-use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570–574, 2005.
- FOLEY, J. A. et al. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers Ecology Environment**, v. 5, n.1, p. 25-32, 2007.
- FONSECA, W. D. da. **Santarém: momentos históricos**, Santarém: Tiagão, 1996.
- FONSECA, Carlos Roberto; OVERTON, J. M.C.C.; COLLINS, Bronwyn; WESTOBY, Mark. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 6, p. 964-977, 2000.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION (FAO). **Assessing forest degradation: Towards the development of globally applicable guidelines Forest Resources Assessment**. [s.l: s.n.], 2011. Disponível em: <<http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=XF2006449629>>. Acesso em: Nov. 2016.
- FORESTRY COMMISSION AND MINISTRY OF LANDS AND NATURAL RESOURCES (FC; MLNR). **Ghana Forest Plantation Strategy (GFPS)**, p. 2015–2040, 2013.
- FEARNSIDE, P. M. Fogo e emissão de gases de efeito estufa dos ecossistemas florestais da Amazônia brasileira. **Estudos Avançados**, v. 16, n. 44, p. 99–123, 2002.
- FERREIRA, J. et al. Degradação florestal na Amazônia: como ultrapassar os limites conceituais, científicos e técnicos para mudar esse cenário. **Embrapa Amazônia Oriental**, Documentos 413, p. 01-29, 2015.
- GALETTI, M. et al. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. **Science**, v. 340, n. 6136, p. 1086-1090, 2013.
- GÁLVEZ, D.; PEARCY, R. W. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, v.135, p. 22-29, 2003.
- GASTON, K. J. **Rarity**. London: Chapman & Hall, 1994, 205p.
- GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; EWERS, R. M.; HARVEY, C. A.; PERES, C. A.; SODHI, N. S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 561–582, 2009.
- GARDNER, T. A.; et al. A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Philosophical Transactions Royal Society London Biological Science**, v. 368, n. 1619, p. 1–11, 2013.
- GHAZOUL, J.; BURIVALOVA, Z.; GARCIA-ULLOA, J.; KING, L. A. Conceptualizing Forest Degradation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, n. 10, p. 622–632, 2015.

- GIBBS, H.K.; RUESCH, A.S.; ACHARD, F.; CLAYTON, M.K.; HOLMGREN, P.; RAMANKUTTY, N.; FOLEY, J. A. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings of The National Academy of Sciences of the USA**, v. 107, n. 38, p. 16732-16737, 2010.
- GIRÃO, L. C.; LOPES, A. V.; TABARELLI, M.; BRUNA, E. M. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. **PLoS ONE**, v. 2, n. 9, 2007.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **The ecology of plants**. Massachusetts: Sinauer Associates Inc, 2002, 574p.
- HOMMA, A. K. O. **História da agricultura na Amazônia**: da era pré colombiana ao terceiro milênio, Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003, 274p.
- HOUGHTON, J. T; et al. **Climate Change 2001**: the scientific basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2001, 881p.
- HUNTINGFORD, C. et al. Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. **Nature Geoscience**, v. 6, n. 4, p. 268–273, 2013.
- IMAGE J. 2016. Disponível em: <http://imagej.nih.gov/ij/index.html>. Acesso em 01 fev. 2016.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). 2010. **IBGE cidades**. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/>. Acesso em 03 de fev. de 2017.
- INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPEa). 2015. **Projeto PRODES**. Disponível em: <http://www.dpi.inpe.br/prodesdigital/prodesmunicipal.php>. Acesso em 01 de fev. de 2017.
- INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPEb). **Projeto DEGRAD**. 2014b. Disponível em: <http://www.obt.inpe.br/degrad/>. Acesso em 07 fev. 2017.
- INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPEc). 2016. **Programa queimadas**. Disponível em: <http://www.inpe.br/queimadas>. Acesso em 07 de fev. de 2017.
- INTERNATIONAL TROPICAL TIMBER ORGANIZATION (ITTO). **ITTO guidelines for the restoration , management and rehabilitation of degraded and secondary forests**. n. 13, 84p., 2002. Disponível em: <http://www.fao.org/sustainable-forest-management/toolbox/tools/tool-detail/en/c/232015/>. Acesso em Jan. 2017.
- KAPOS, VALERIE. Seeing the forest through the trees: Remote-sensing data identify functional trait variation in tropical forests. **Science**, v. 355, n. 6323, p. 347-349, 2017.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KORMOS, C. F.; ZIMMERMAN, B. L. Response to: Putz et al., sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 7, n. 2, p. 143–144, 2014.
- KRAFT, N. J.; METZ, M. R.; CONDIT, R. S.; CHAVE, J. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. **New Phytologist**, v. 188, n. 4, p. 1124-1136, 2010.

LALIBERTÉ, E.; WELLS, J. A.; DECLERCK, F.; METCALFE, D. J.; CATTERALL, C. P.; QUEIROZ, C.; AUBIN, I.; BONSER, S. P.; DING, Y.; FRATERRIGO, J. M.; MCNAMARA, S.; MORGAN, J. W.; MERLOS, D. S.; VESK, P. A.; MAYFIELD, M. M. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, v. 13, n.1, p. 76-86, 2010.

LAURANCE, W. F.; NASCIMENTO, H.; LAURANCE, S.; ANDRADE, A.; RIBEIRO, J.; GIRALDO, J.; LOVEJOY, T.; CONDIT, R.; CHAVE, J.; HARMS, K. E.; D'ANGELO, S. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 103, n. 50, p. 19010-19014, 2006a.

LAURANCE, W. F.; NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, S. G.; ANDRADE, A.; FEARNSIDE, P. M.; RIBEIRO, J. E. L.; CAPRETZ, R. L. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology**, v. 87, n. 2, p. 469-482, 2006b.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.

LEBRIJA-TREJOS, E.; PÉREZ-GARCÍA, E. A.; MEAVE, J. A.; BONGERS, F.; POORTER, L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system Published by: Ecological Society of America Functional traits and environmental drive community filtering in a species-rich tropical system assembly. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386–398, 2010.

LEPŠ, J.; OSBORNOVÁ-KOSINOVÁ, J.; REJMÁNEK, M. Community stability, complexity and species life history strategies. **Vegetatio**, v. 50, n. 1, p. 53–63, 1982.

MALHI, Y.; GARDNER, T. A.; GOLDSMITH, G. R.; SILMAN, M. R.; ZELAZOWSKI, P. Tropical forests in the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 39, p. 125-159, 2014.

MAYFIELD, M. M.; BONSER, S. P.; MORGAN, J. W.; AUBIN, I.; MCNAMARA, S.; VESK, P. A. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 4, p. 423–431, 2010.

MAYFIELD, MARGARET M., et al. Differences in forest plant functional trait distributions across land-use and productivity gradients. **American journal of botany**, v. 100, n. 7, p.1356-1368, 2013.

MARTÍNEZ-GARZA, C.; PEÑA, V.; RICKER, M.; CAMPOS, A.; HOWE, H. F. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. **Forest Ecology and Management**, v. 217, n. 2-3, p. 365–379, 2005.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; PAZ, H.; SACK, L.; BONGERS, F. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 1, p. 137-148, 2011.

- MCKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 11, p. 450-453, 1999.
- MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178–185, 2006.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (MEA). **Ecosystems and Human Well-being: synthesis**. Washington: Island Press, 2005, 155p.
- MENDES, L. A. S.; OLIVEIRA, J. M. G. C. Expansão urbana e a produção de periferias em Santarém – Pará: um estudo sobre o entorno da Avenida Fernando Guilhon. *In Associação dos Geógrafos Brasileiros, ed. XVI Encontro Nacional de Geógrafos*. Porto Alegre, 2010.
- MOURA, N. G.; LEES, A. C.; ANDRETTI, C. B.; DAVIS, B. J. W.; SOLAR, R. R. C.; ALEIXO, A.; BARLOW, J.; FERREIRA, J.; GARDNER, T. A. Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. **Biological Conservation**, v. 167, p. 339–348, 2013.
- MULLER-LANDAU, H.C. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 20-32, 2004.
- NAEEM, S. Species redundancy and ecosystem reliability. **Conservation Biology**, v. 12, n. 1, p. 39-45, 1998.
- NEPSTAD, D. C. A.; MOREIRA, A.; ALENCAR, A. A. **Floresta em chamas: origens, impactos e prevenção do fogo na amazônia**. Brasília: IPAM, 1999, 202p.
- NIINEMETS, U.; VALLADARES, F. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, northern hemisphere trees and shrubs. **Ecological Monographs**, v. 76, n. 4, p. 521-547, 2006.
- OLDEN, JULIAN D. Biotic Homogenization. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester: John Wiley & Sons, 2008, 5p.
- ONODA, Y.; et al. Global patterns of leaf mechanical properties. **Ecology Letters**, v. 14, n. 3, p. 301-312, 2011.
- PAINE, C. E. T.; BARALOTO, C.; CHAVE, J.; HÉRAULT, B. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. **Oikos**, v. 120, n. 5, p. 720-727, 2011.
- PARROTTA, J. A; WILDBURGER, C.; MANSOURIAN, S. **Understanding relationships between biodiversity, carbon, forests and people: the key to achieving REDD+ objectives**. A global assessment report prepared by the Global Forest Expert Panel on Biodiversity, Forest Management and REDD+. v. 31, p. 161, 2012.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

- POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf Traits Are Good Predictors of Plant Performance Across 53 Rain Forest Species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.
- POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1289–1301, 2006.
- PUTZ, F. E. et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 5, n. 4, p. 296–303, 2012.
- REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143–S164, 2003.
- REIS, A. C. F. **Santarém: seu desenvolvimento histórico**. Rio de Janeiro: Civilização Brasileira, INL, Governo do Pará, 1979, 200p.
- RUGER, N.; CHRISTIAN, W.; WRIGHT, S. J.; CONDIT, R. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2626–2636, 2012.
- ROWLAND, L. et al. After more than a decade of soil moisture deficit, tropical rainforest trees maintain photosynthetic capacity, despite increased leaf respiration. **Global Change Biology**, v. 21, n. 12, p. 4662–4672, 2015.
- SALDAÑA-ACOSTA, A.; MEAVE, J. A.; PAZ, H.; SÁNCHEZ-VELÁSQUEZ, L. R.; VILLASEÑOR, J. L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. **Acta Oecologica**, v. 34, n. 1, p. 111–121, 2008.
- SANTOS, D.; PEREIRA, D.; VERÍSSIMO, A. **O estado da Amazônia: uso da terra**. Belém: IMAZON, 2013, 70p.
- SCHROEDER, W.; ALENCAR, A.; ARIMA, E.; SETZER, A. The spatial distribution and interannual variability of fire in Amazonia. In: KELLER, M. et al. (eds). **Amazonia and global change**. Washington: American Geophysical Union, 2009. p. 43–60.
- SCHWARTZ, M. W.; IVERSON, L. R.; PRASAD, A. M.; MATTHEWS, S. N.; O'CONNOR, R. J. Predicting extinctions as a result of climate change. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1611–1615, 2006.
- SIEFERT, A. et al. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. **Ecology Letters**, v. 18, n. 12, p. 1406–1419, 2015.
- SLIKS, J. W. F.; BERNARD, C. S.; BREMAN, F. C.; BEEK, M. V.; SALIM, A.; SHEIL, D. Densidade de madeira como ferramenta de conservação: Quantificação de perturbações e identificação de áreas prioritárias de conservação em florestas tropicais. **Conservation Biology**, v. 22, n. 5, p. 1299–1308, 2008.

SOLAR, R. R. D. C.; BARLOW, J.; FERREIRA, J.; BERENQUER, E.; LEES, A. C.; THOMSON, J. R.; LOUZADA, J.; MAUÉS, M.; MOURA, N.; OLIVEIRA, V. H. F.; CHAUL, J. C.; SCHOEREDER, J. H.; VIEIRA, I. C. G.; MAC NALLY, R.; GARDNER, T. A. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes?. **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108-1118, Oct. 2015.

SOLAR, R. R. C.; BARLOW, J.; ANDERSON, A.; SCHOEREDER J. H.; BERENQUER, E.; FERREIRA, J. N.; GARDNER, T. A. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. **Biological Conservation**, v. 197, p. 98-107, 2016.

SOUZA, C.; FIRESTONE, L.; SILVA, L. M.; ROBERTS, D. Mapping forest degradation in the Eastern Amazon from SPOT 4 through spectral mixture models. **Remote Sensing of Environment**, v. 87, n. 4, p. 494–506, 2003.

STEARNS S.C. Evolution of reaction norms. In: LOSOS, J.B.; et al. (eds). **The princeton guide to evolution**. New Jersey: Princeton University Press, 2014. p. 261-267

STUART-SMITH, R.D. et al. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. **Nature**, v. 501, n. 7468, p. 539-542, 2013.

STEEGE, T.; et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, n. 6156, 2013.

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**, v. 94, n. 3, p. 451-459, 2007.

TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S.A (ed.). **Enciclopedia of biodiversity**. San Diego: Academic, 2001, p.109-120.

TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 3., s.n., p. 109–121, 2011.

THOMAS, C. D. et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427, n. 6970, p. 145-148, 2004.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1103-1116, 2006.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, p. 749-763, 2007.

VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; HULSHOF, C.; JUNG, V.; MESSIER, J. The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 4, p. 244–252, 2012.

WALKER, B.H. Biodiversity and ecological redundancy. **Conservation Biology**, v. 6, n. 1, p. 18–23, 1992.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 74, n. 1, p. 159-164, 1995.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125-159, 2002.

WRIGHT, I. J.; FALSTER, D. S.; PICKUP, M.; WESTOBY, M. Crossspecies patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 445-456, 2006.

WRIGHT, I. J., et al. Relationships among key dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 1003-1015, 2007.