



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dinâmica temporal e padrões de diversidade taxonômica e funcional em comunidades campestres submetidas a diferentes manejos de pastejo

Tese de Doutorado

Lidiane da Rosa Boavista

Porto Alegre, Julho de 2016

**Dinâmica temporal e padrões de diversidade taxonômica e funcional em comunidades
campestres submetidas a diferentes manejos de pastejo**

Lidiane da Rosa Boavista

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof^ª. Dr^ª. Sandra Cristina Müller
Coorientador: Prof. Dr. Gerhard Ernst
Overbeck

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Fernando Joner (UFSC)
Prof^ª. Dr^ª. Ilsi Iob Boldrini (UFRGS)
Dr. José Pedro Pereira Trindade (EMBRAPA)

Porto Alegre, Julho de 2016

Não são as espécies mais fortes que sobrevivem, nem as mais inteligentes, e sim as mais suscetíveis a mudanças.

Charles Darwin

Aos meus pais João e Marlene e ao meu
marido Rodrigo, dedico.

Agradecimentos

“Não se faz ciência sozinho (a)”.

Com essa frase inicio meus sinceros agradecimentos a todos aqueles que direta ou indiretamente foram também responsáveis por eu ter chego até aqui. A muitos devo agradecimentos.

Primeiramente a Deus, esta força maior, pois sem ele nada seria possível.

A meus pais João e Marlene, por serem exatamente do jeito que são, por torcerem e vibrarem sempre pelo meu sucesso, pelo constante incentivo, pela presença nos momentos em que mais preciso e é claro por também colaborarem no trabalho, durante incontáveis finais de semana, os quais permanecíamos o dia todo nas medições dos atributos. A vocês muito obrigada.

Ao meu marido Rodrigo Gonzales por todo amor, carinho, compreensão e por não me deixar desanimar quando às vezes é quase impossível pelo cansaço. Por todo o auxilio no campo e pelo incentivo “de falta pouco” sob um sol escaldante.

Um agradecimento muito especial a minha orientadora e professora Sandra Cristina Müller, por ter aceitado me orientar, por confiar em mim, por ter contribuído muito para meu crescimento acadêmico e por ser sempre muito acessível quando eu ou qualquer outro orientado precisou dos seus auxílios.

Aos produtores do projeto “Alto Camaquã”, seu Simeão, Chico, Oneide e Rudinei, por terem aberto as porteiras de suas propriedades, recebendo a todos muito bem, cordialmente, acompanhando de perto todo o trabalho e participando ativamente do mesmo.

Ao amigo e pesquisador da Embrapa José Pedro Pereira Trindade, por todo o auxílio financeiro desde o período do mestrado e depois em parte do doutorado e por ter me mostrado o mundo fantástico da pesquisa “lá na graduação ainda”.

Ao também pesquisador da Embrapa, Marcos Flávio Silva Borba, agradeço pelo incentivo, confiança e motivação, além é claro do custeio de parte do projeto.

Ao professor e coorientador Gerhard Ernst Overbeck, sempre muito disponível quando precisamos de ajuda e por me proporcionar fazer parte do projeto de “Restauração de áreas campestres”, que não entrou nesta tese, mas que se mantem em andamento, “firme e forte”.

À minha família que sempre foi presença ativa em minha vida, mantendo contato, auxiliando e principalmente por terem compreendido que minhas constantes ausências, sempre tiveram um bom motivo, meus estudos.

À Embrapa Pecuária Sul por disponibilizar toda a estrutura e proporcionar o deslocamento até as áreas do estudo, além de todos os funcionários.

A todos que passaram ou ainda permanecem no LABECO-EMBRAPA, Carolina (kakaia), Gisele, Rafaela, Clodoaldo e Graci, por todo o auxílio nas atividades de campo, por serem incansáveis mesmo nas madrugadas quando começávamos os trabalhos bem cedo ou pelas longas e quentes tardes ao sol. As risadas de vocês sempre fizeram as tardes de sol quente muito agradáveis.

A todos do laboratório de Ecologia Vegetal (LEVEG) da UFRGS, pelo convívio, boas risadas, pelo conhecimento compartilhado, mesmo sendo um “capim” no meio da floresta nunca me senti sozinha.

Aos funcionários da Embrapa-CPPSUL, Clóvis, Jorginho, Harry, Tião, Leandro por todo auxílio no trabalho de campo e também posteriormente nas coletas.

Ao Programa de pós-graduação em Ecologia da UFRGS, por proporcionar a realização deste doutorado, a todos os professores em especial ao professor Valério de Patta Pillar pelo auxílio financeiro e boas aulas de estatística. Aos funcionários, em especial a “Sil” (secretária do PPG) que sempre é ótima com todos.

Aos membros da banca examinadora por terem aceitado o convite.

À CAPES-FAPERGS pela concessão da bolsa de doutorado.

E a todos os demais, que provavelmente eu esqueci, primeiro um pedido de desculpas e depois um MUITO OBRIGADA!

Resumo

O pastejo é considerado um fator determinante para a manutenção e conservação da vegetação campestre (campos) no sul do Brasil, sendo considerado o responsável por construir a heterogeneidade estrutural, a composição de espécies e a diversidade dos campos. Porém o manejo do pastejo é fundamental para sucesso da atividade pecuária, uma vez que longos períodos de pastejo excessivo e intenso ao invés de manter áreas campestres pode degradá-las, diminuindo a diversidade e produtividade, tornando os campos suscetíveis a invasão por espécies exóticas. Para o sucesso da relação construída entre o manejador, os animais e a vegetação, as estratégias de manejo que possibilitem uma pecuária rentável, mas que busque conservar a vegetação campestre, são fundamentais. O objetivo desta tese foi verificar os efeitos do pastejo sobre a vegetação campestre, tendo como ferramenta principal para isso, diferentes manejos. Os efeitos do pastejo foram avaliados através de índices de diversidade taxonômica e funcional, e da variação de atributos funcionais de gramíneas, analisando especificamente: (1) como estratégias de manejo contínuo e rotativo influenciam a dinâmica da vegetação campestre (biomassa, diversidade, riqueza e equitabilidade); (2) a influência do manejo do pastejo na composição e diversidade funcional de comunidades campestres descritas por gramíneas, e os efeitos sobre a variação intra- e interespecífica de atributos foliares (SLA e LDMC) das espécies de gramíneas; (3) o efeito de diferentes intensidades de pastejo (ofertas de forragem) nas diversidades alfa e beta das comunidades de plantas. Foram verificadas mudanças na diversidade, equitabilidade, riqueza de espécies, biomassa condicionadas pelo pastejo rotativo, que se mostrou benéfico para vegetação campestre. O pastejo rotativo proporcionou também um incremento na diversidade funcional, condicionado pela variação intra- e interespecífica nos atributos das gramíneas. Diferentes intensidades de pastejo promoveram diferenças de alfa e beta diversidade sob diferentes intensidades de pastejo. O pastejo demonstrou exercer papel determinante em toda a dinâmica campestre, tendo efeitos consideráveis em todos os níveis de avaliação, desde a riqueza de espécies até na diversidade funcional, ficando evidente que a decisão do manejo é fundamental tanto para a produtividade quanto para a manutenção da vegetação campestre.

Palavras-chave: campos, pastejo contínuo, pastejo rotativo, atributos funcionais, oferta de forragem.

Abstract

Grazing is considered a determining factor for the maintenance and conservation of grasslands in southern Brazil and is considered one of the main driver of the structural heterogeneity, species composition and diversity of the grasslands. But the management of grazing is key to the success of livestock farming, since long periods of excessive and intense grazing instead of maintaining grassland, can degrade them, reducing the diversity and productivity, leading the grassland susceptible to invasion of exotic species. For the success of the relationship built between managers, animals and vegetation, a strategic management that allows an efficient farming together with the conservation of grassland vegetation is essential. The objective of this thesis was to investigate the effects of grazing on the grassland, based on different managements of grazing. The effects of grazing were evaluated by taxonomic and functional diversity indices, and the variation of functional traits of grasses, analyzing specifically: (1) how continuous and rotational grazing management influence the dynamics of grassland vegetation (biomass, diversity, richness and evenness); (2) the influence of grazing management on the functional composition and functional diversity in grassland communities described by grasses, and its effects on the intra- and interspecific variation of leaf traits (SLA and LDMC) of grass species; (3) the effect of different grazing intensities (forage dry matter offer) in the alpha and beta diversity of plant communities. Changes in diversity, evenness, species richness, and biomass were verified, which were conditioned by the rotational grazing that proved beneficial to grassland. The rotational grazing provided also an increase in functional diversity, due to intra and interspecific variation of the grasses traits. Different grazing intensities promoted differences in alpha and beta diversity under different grazing intensities. Grazing demonstrated to have a decisive role in the whole dynamics of grassland communities, with considerable effects on all levels here assessed, from the species richness to the functional diversity, becoming apparent that the management decision is very important for both the productivity and the maintenance of grassland structure and diversity.

Key words: grassland, continuous grazing, rotational grazing, functional traits, and forage dry matter offer.

Sumário

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL	13
Campos e pastejo	13
Ecologia funcional	16
Atributos	19
Diversidade alfa e beta	20
Organização e objetivos da tese.....	22
CAPÍTULO 2. Effects of grazing regimes on temporal dynamics of grassland communities	30
Introduction	32
Methods	34
Results	37
Discussion.....	43
References	47
CAPÍTULO 3. Influência do manejo de pastejo na variação de atributos funcionais foliares de gramíneas em comunidades campestres	60
Introdução	62
Material e Métodos	66
Resultados.....	70
Discussão	74
Referências	80
CAPÍTULO 4. Padrões de diversidade alfa e beta em comunidades campestres sob diferentes intensidades de pastejo	87
Introdução.....	89
Material e métodos	92
Resultados.....	95
Discussão	99
Referências	104
CAPÍTULO 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	109

Lista de Figuras

CAPÍTULO 2

Figura 1. Ordination diagrams based on Principal Coordinates Analysis of grassland communities (plots) by the biomass of described species found during the six years of experiment, considering continuous (Cont) and rotational (Rot) grazing managements. 38

Figura 2. Species composition dissimilarity between the first survey year and the following years up to 2013 for the same plots, comparing continuous and rotational grazing treatments. 39

Figura 3. Total community plant biomass over the six survey years, considering transects under the continuous and the rotational grazing treatments. 39

Figura 4. Trends of biomass changes of four species over the six years of survey, comparing transects under continuous and rotational grazing treatments. a) *Paspalum notatum*, b) *Axonopus affinis*, c) *Baccharis crispa*, d) *Erygium horridum*. 40

Figura 5. Diversity measures along six survey years under continuous or rotational grazing treatments. a) Shannon diversity index; b) evenness; c) species richness. 42

CAPÍTULO 3

Figura 1. Componentes da diversidade funcional representada pelos atributos SLA e LDMC das principais espécies de gramíneas nos tratamentos de pastejo rotativo e contínuo, em áreas de campo nativo no Sul do Brasil. Em (a) entropia quadrática de Rao, (b) riqueza funcional (FRic), (c) equidade funcional (FEve) e (d) divergência funcional (FDiv). Os tratamentos diferiram quanto ao Rao, FRic e FDiv ($p < 0.05$). 72

Figura 2. Valores médios das comunidades ponderados pela abundância das espécies de gramíneas (CWM) para os atributos teor de matéria seca foliar (LDMC) e área foliar específica (SLA) nos tratamentos de pastejo rotativo e contínuo, em campos nativos pastejados com gado, no Sul do Brasil. Ambos os atributos diferem entre tratamentos ($p < 0,05$). 73

Figura 3. Diagramas da distribuição de densidade dos valores dos atributos teor de matéria seca foliar (LDMC) e área foliar específica (SLA) de 10 indivíduos das cinco principais gramíneas, conforme cada tratamento de manejo: pastejo rotativo (3a e 3b), em campos pastejados com gado, no Sul do Brasil. 74

CAPÍTULO 4

Figura 1. Boxplot da diversidade alfa (índice de Shannon) em diferentes ofertas de forragem (4%, 8%, 12% e 16%), as quais representam um gradiente de intensidade de pastejo (maior oferta, menor intensidade), ao longo de três anos de avaliação, em campos pastejados com bovinos, no sul do Brasil. 96

Figura 2. Resultados da avaliação da diversidade beta entre as diferentes ofertas de forragem, para o ano de 2012, em campos pastejados com bovinos no sul do Brasil. Em (a) temos o

diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da PCoA, indicando a dispersão e o centroide das comunidades dentro dos respectivos grupos. Em (b) temos o *Boxplot* com os valores médios de distância ao centróide de cada oferta de forragem e os respectivos desvios padrão e valores extremos (pontos). OF_4 a OF_16 representam respectivamente as ofertas de forragem 4%, 8%, 12%, e 16%..... 97

Figura 3. Resultados da avaliação da diversidade beta entre as diferentes ofertas de forragem, para o ano de 2013, em campos pastejados com bovinos no sul do Brasil. Em (a) temos o diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da PCoA, indicando a dispersão e o centroide das comunidades dentro dos respectivos grupos. Em (b) temos o *Boxplot* com os valores médios de distância ao centróide de cada oferta de forragem e os respectivos desvios padrão e valores extremos (pontos). OF_4 a OF_16 representam respectivamente as ofertas de forragem 4%, 8%, 12%, e 16%. 98

Figura 4. Resultados da avaliação da diversidade beta entre as diferentes ofertas de forragem, para o ano de 2012, em campos pastejados com bovinos no sul do Brasil. Em (a) temos o diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da PCoA, indicando a dispersão e o centroide das comunidades dentro dos respectivos grupos. Em (b) temos o *Boxplot* com os valores médios de distância ao centróide de cada oferta de forragem e os respectivos desvios padrão e valores extremos (pontos). OF_4 a OF_16 representam respectivamente as ofertas de forragem 4%, 8%, 12%, e 16%. 99

Lista de Tabelas

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Valores médios de biomassa, LDMC e SLA, das espécies de gramíneas avaliadas para cada tratamento de manejo do pastejo (Rotativo, Contínuo), em áreas de campo nativo no Sul do Brasil.....	71
---	----

Lista de Apêndices

CAPÍTULO 2

Appendix 1: List of species and components of the present vegetation in the floristic surveys of the experimental plots..... 53

Appendix 2: Average values of biomass of the species present in the 2008 and 2013 surveys, the rotational and continuous grazing treatments in the four areas evaluated.....57

CAPÍTULO 3

Apêndice 1. Valores médios de riqueza funcional (*FRic*), equidade funcional (*FEve*), divergência funcional (*FDiv*), entropia quadrática de Rao, CWM do atributo teor de matéria seca (LDMC) e CWM do atributo área foliar específica (SLA), de acordo com os tratamentos de manejo rotativo ou contínuo do pastejo em áreas de campos no Sul do Brasil.....86

APÊNDICES GERAIS

Apêndice 1. Modelo planilha de eletrônica, seguindo os procedimentos do método Botanal.....111

Apêndice 2. “Ranking” da porcentagem de contribuição das espécies utilizado nas avaliações..... 112

CAPÍTULO I. INTRODUÇÃO GERAL

Campos e pastejo

Os ecossistemas campestres, campos (grasslands), senso amplo, estão entre os maiores ecossistemas terrestres e representam aproximadamente 50% da cobertura da superfície terrestre (Ars 2011). Neste contexto, estão inseridas desde as savanas africanas, estepes, pradarias da América do Norte até áreas de campo na América do Sul e Eurásia, além de algumas pastagens naturais e campos parcialmente antropogênicos (Suttie 2005). No Estado do Rio Grande do Sul (RS), Brasil, estes campos são conhecidos como Campos Sulinos. Cabe salientar que os Campos Sulinos abrangem tanto os campos do bioma Pampa, na metade sul e oeste do RS, quanto os campos inseridos no bioma Mata Atlântica, na metade norte do RS e nos estados de Santa Catarina e Paraná (Boldrini 2009).

Os Campos Sulinos se estendem pelo Uruguai, Nordeste da Argentina e parte do Paraguai, compreendendo 500.000 km² (Pallás et al. 2005). No RS, as formações campestres são o tipo de vegetação predominante, cobrindo o equivalente a 174.855 km², cerca de 60 % do território do Estado (Cordeiro & Hasenack 2009).

Os campos são frequentemente denominados ‘pastagens naturais’, as quais podem ser definidas como um ecossistema que tem sua cobertura vegetal com predomínio de vegetação herbácea, com várias espécies de Poaceae, o grupo de espécies dominantes e que representa 80% do total da composição florística em levantamentos florísticos (Boldrini & Eggers 1996), seguido por Asteraceae, Cyperaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Apiaceae, entre outras (Boldrini 2009). Como na maioria das áreas campestres pelo mundo, no RS este ecossistema mantém sua estrutura, fisionomia e diversidade pela existência de algum distúrbio, principalmente o pastejo (Del Pozo 2006; Fuhlendorf et al. 2009) na metade sul e o fogo na metade norte do RS (Overbeck et al. 2007). Os campos do RS são um recurso essencial para a exploração da

pecuária e representam a principal fonte alimentar de seus rebanhos, bovino e ovino, sendo responsável por mais de 90% da alimentação destes animais (Nabinger et al. 2000; Marriott et al. 2004; Carvalho 2006).

A estrutura e composição de comunidades de plantas campestres dependem da interação de muitos fatores, incluindo o clima, tipo de solo, disponibilidade de água e nutrientes e do pastejo. Estes fatores determinam, além da estrutura da comunidade, relações competitivas, de recrutamento e colonização (Alhamad & Alrabalah 2008). A resposta da comunidade ao pastejo ocorre diretamente através da morte dos indivíduos ou da rebrota, e indiretamente através da substituição e sucessão de plantas (Anderson & Briske 1995; Proulx & Mazumder 1998). Portanto, o pastejo tem profundos efeitos sobre as comunidades herbáceas, causando mudanças na composição e estrutura de espécies (Del Pozo 2006), sendo um dos principais distúrbios mediadores da heterogeneidade espacial e temporal da vegetação campestre. A frequência de desfolhações se refletirá em modificações na proporção e dinâmica das espécies presentes na composição florística de comunidades (McIntyre et al. 2003).

Por sua história evolutiva com a vegetação campestre, o pastejo tem geralmente um efeito positivo na vegetação, pois com a seletividade dos animais e o pastoreio das espécies dominantes, conseqüentemente ocorre uma redução da competição interespecífica, o que leva a um aumento na diversidade e riqueza de espécies vegetais (Boldrini & Eggers 1996). Uma função reconhecida e muito importante do pastejo é a manutenção das propriedades ecológicas e das características fisionômicas da vegetação campestre (Overbeck et al. 2007). Porém, para que o pastejo seja considerado uma atividade sustentável, com efeito positivo na vegetação, é necessário alcançar um balanço entre produção forrageira (intensidade de uso com pastejo), diversidade de espécies e preservação do solo (Quadros et al. 2009).

Para que o pastejo seja considerado um distúrbio benéfico em ecossistemas campestres, promovendo o recrutamento de novas espécies e um incremento da riqueza e da diversidade de espécies, deve-se considerar a intensidade e a frequência do distúrbio sobre as comunidades (Crawley 1997). A seletividade do animal pode, ao mesmo tempo, promover um declínio ou um incremento da riqueza e biomassa de espécies. Geralmente o declínio ocorre dentre as espécies com alta qualidade forrageira e o incremento é de espécies com baixa qualidade e digestibilidade, justamente pelo sobrepastoreio nas de melhor qualidade. Como muitos outros herbívoros, os bovinos são generalistas seletivos, consumindo muitas espécies, preferindo algumas e evitando outras (Gurevitch et al. 2009).

Considerando essas variáveis de intensidade e frequência do distúrbio, em conjunto com características ambientais locais, diferentes ecossistemas campestres podem apresentar incremento ou redução da diversidade de plantas conforme o tipo de pastejo (Del Pozo 2006). O modo e a magnitude da ação do pastejo, assim como a reação da comunidade, podem ser muito diferentes, até opostos, dependendo da sensibilidade da comunidade ao tipo de manejo do pastejo (Milchunas et al. 1988). O manejo do pastejo controlado, com a rotação de animais dentro das áreas ou com ajustes na oferta de forragem, em geral favorece a redução das espécies dominantes e o aumento da diversidade.

O pastoreio contínuo, forma de manejo ainda predominante no RS e no Brasil, é o principal responsável pela degradação e baixa produtividade em pastagens naturais (Nabinger et al 2000), pois permite que os animais pastejem livremente, formando sítios de pastejo, que nada mais são do que manchas de vegetação que são mais e continuamente pastejadas e outras menos, causando duas situações distintas (Briske et al 2008). Primeiro o sobrepastoreio mantém a pastagem sempre nos primeiros estágios de crescimento, não permitindo que atinja a fase em que ocorre o acúmulo das substâncias de reservas, que por sua vez possibilitam o rápido crescimento da vegetação após um período de pastejo (Carvalho et al 2009). Segundo,

com a persistência do sobrepastoreio, as plantas vão ficando com o porte cada vez mais reduzido, diminuindo a quantidade de biomassa disponível para os animais. O mesmo acontece com as raízes, tornando as plantas cada vez menos capazes de extrair do solo a água e os nutrientes necessários para produzir biomassa (Jerrentrup et al. 2015). Com isso a pastagem torna-se cada vez menos produtiva, sujeita aos efeitos da ação do sol, da chuva e do vento, ocasionando e acelerando a degradação de ambientes campestres (Hickman et al. 2004).

O pastoreio rotativo ou controlado é um sistema de manejo que possibilita um equilíbrio entre os três elementos: solo-planta-animal, onde cada elemento tem um efeito positivo sobre os outros dois elementos (Nabinger et al. 2000). Através de procedimentos simples, dividindo uma área campestre e fazendo um rodízio do gado dentro dos piquetes, transformamos o gado, que no sistema convencional de pastejo contínuo é um predador da pastagem (e como consequência do solo), em um excelente beneficiador do sistema (Briske et al. 2008). No pastoreio rotativo a vegetação tem o benefício, através do rodízio dos animais, de armazenar em suas raízes as reservas necessárias a um começo de rebrote vigoroso, sendo capaz de produzir uma maior quantidade de biomassa vegetal (Hickman et al. 2004), evitando a degradação do ecossistema, pois permite a recuperação da vegetação (Nabinger et al. 2000). O subpastoreio caracteriza-se quando a pastagem é pouco consumida e ocorre um acúmulo excessivo de biomassa, que acaba por senescer, prejudicando o recrutamento, germinação e crescimento da vegetação, pois interfere na incidência de luz no solo (Briske et al 2008). Com isso, a escolha de um manejo adequado, o que promova um equilíbrio entre os animais e a vegetação, é fundamental para um melhor desempenho e produção em ambientes campestres (Nabinger et al. 2000).

Ecologia funcional

Sabe-se da significativa diversidade de espécies campestres (Boldrini 2009) e da consequente complexidade deste ecossistema, para o qual se buscam alternativas de classificação das espécies campestres, que facilitem a melhor utilização deste ambiente. Uma proposta é a abordagem funcional, baseada em atributos morfofisiológicos, cada vez mais utilizados para interpretação das estratégias das plantas, suas estruturas e consequente impacto na dinâmica dos ecossistemas (Diaz & Cabido 2001). Alguns autores como Grime et al. (1997) comentam que a análise da comunidade e do ecossistema só irá progredir quando se encontrar uma forma de contornar a infinita variedade de espécies e populações, estabelecendo um sistema coerente baseado em um número relativamente pequeno e universal de tipos funcionais de plantas, assim o aporte fundamental da ecologia vegetal é permitir uma leitura simplificada da vegetação.

A ecologia funcional é cada vez mais “popular” e ganha seu espaço em trabalhos que avaliam as relações do ambiente com atributos de espécies (Diaz et al. 2001; Lavorel et al. 2008), porém inúmeras publicações atuais, que tem por objetivo compreender padrões de vegetação e processos ecossistêmicos que auxiliem no manejo do campo, continuam se baseando apenas na questão taxonômica (Cruz et al. 2010). Isso pode ser um entrave para muitos estudos, pois necessitam um tempo maior de acompanhamento da vegetação para detectar mudanças nos processos de sucessão e dinâmica de espécies e ainda assim as mesmas podem não emergir (Cianciaruso et al. 2009).

Outro contratempo observado é a questão que muitos manejadores de campos não dominam a identidade das espécies, limitando assim o entendimento das mudanças que ocorrem na vegetação (Cruz et al. 2010). Uma alternativa à análise da vegetação campestre estritamente no âmbito de diversidade taxonômica (em nível de espécie) é o estudo de caracteres ou atributos biológicos que cada espécie possui (Diaz & Cabido 2001). Estes atributos são resultados de adaptações das espécies ao meio em que vivem (Box 1996; Mason

et al. 2005; Violle et al. 2007). Esta abordagem é eficiente, pois facilita a compreensão do funcionamento do ecossistema através das respostas de espécies que compartilham os mesmos caracteres têm em relação às variáveis ambientais ou dos efeitos que exercem no meio em que se inserem (Lavorel & Garnier 2002), onde compartilhar atributos semelhantes significa uma resposta ou efeito similares no ecossistema. Desta forma a abordagem da ecologia funcional tem sido cada vez mais utilizada e se mostra muito eficiente (Cianciaruso et al. 2009).

Pelo crescente interesse do tema ecologia funcional nos últimos anos, um conceito definindo o termo diversidade funcional mais precisamente é necessário. Uma definição para diversidade funcional é o valor e a variação das características das espécies que influenciam o funcionamento das comunidades (Tilman 2001). Essa definição é bastante aceita (Petchey 2003; Petchey & Gaston 2006; Cianciaruso et al. 2009) e, portanto, é a que adotamos neste trabalho. Desta forma, medir a diversidade funcional significa medir a diversidade de características funcionais, que são componentes dos fenótipos dos organismos, que influenciam os processos na comunidade (Cianciaruso et al. 2009).

Com o crescente interesse nesta abordagem, várias medidas de diversidade funcional surgiram na literatura. Botta Duka (2005) aconselhou o uso da entropia quadrática de Rao (Q) como uma medida de diversidade funcional. Entretanto segundo Mouchet et al. (2010) a maneira mais eficiente para medir diversidade funcional, seria além de uma medida ampla do todo, utilizar índices específicos e apropriados para cada componente da diversidade funcional, os quais são distribuídos em três categorias ou facetas: riqueza funcional, equidade funcional e divergência funcional. Os três componentes são complementares e, em conjunto, descrevem a distribuição dos atributos das espécies e de suas abundâncias (ou biomassa) no interior do espaço funcional observado numa dada comunidade (Mason et al. 2005).

A riqueza funcional é o número de atributos ou categorias de um atributo apresentado pela comunidade (Villéger et al. 2008), sendo o *FRic* um índice apropriado para medir este

componente, uma vez que considera o espaço ou volume funcional ocupado pelos estados de um determinado atributo numa dada comunidade (Cornwell et al. 2006, Villéger et al 2008). Este índice considera apenas dados de presença/ausência das espécies. A equidade funcional corresponde à forma como regularmente as abundâncias das espécies estão distribuídas no espaço funcional (Mouchet et al. 2010), e o índice indicado para este componente é o *FEve* (Villéger et al. 2008). A divergência funcional considera o quanto os táxons se diferenciam dentro de cada atributo, definindo o quão longe as espécies estão a partir do centro do espaço funcional, o qual considera também a abundância das espécies (Mason et al 2005, Mouchet et al. 2010), sendo o índice utilizado para medir este componente definido como *FDiv* (Villéger et al. 2008). Os três índices podem ser estimados para atributos individuais ou múltiplos atributos das espécies, sendo que os dois últimos levam em consideração a distribuição das abundâncias ou biomassa das espécies e não apenas a riqueza de espécies.

Outra análise muito interessante é a avaliação da composição funcional média das comunidades, que pode ser avaliada através da métrica “*community-weighted means*” – CWM (Lavorel et al. 2008). Para atributos com valores contínuos, CWM é o valor médio das características das espécies, sendo ponderado por suas abundâncias relativas quando estas são consideradas na caracterização das comunidades (Lavorel et al. 2008). Para dados de presença/ausência, o valor simplesmente constitui a média de todas as espécies presentes. O CWM vem sendo utilizado para sintetizar mudanças nas médias dos atributos nas comunidades de acordo com distintas variáveis ambientais, gradientes ou tratamentos (Mason et al. 2011).

Atributos

A descrição e reconhecimento de comunidades vegetais, relacionando características das plantas com suas respostas às condições ambientais, remetem ao século XIX, quando Von

Humboldt em 1807 agrupou plantas por suas características anatômicas e morfológicas. Raunkier (1934) propôs uma classificação das plantas a partir de suas formas de vida, baseando-se na posição das gemas de crescimento.

Atributos funcionais são características fenotípicas (morfológicas, fenológicas, comportamentais ou fisiológicas) reconhecidas como estados ou categorias de um caractere, mensuráveis em cada espécie ou indivíduo (Canadell et al. 2007; Violle et al. 2007). Essas características devem estar associadas a um processo ou função ecossistêmica a ser investigada, sendo relevantes para a resposta do indivíduo (ou espécie) ao ambiente ou para seus efeitos sobre os processos ecológicos (Diaz & Cabido 2001; Violle et al. 2007). Os atributos funcionais de efeito são aqueles que influenciam uma dada função ambiental mensurada (Violle et al 2007). Atributos funcionais de resposta são aqueles que correspondem a reação de um indivíduo (ou espécie) a uma mudança ambiental (Violle et al. 2007), estes estão altamente relacionados na determinação da estabilidade e resiliência ambiental (Hooper et al. 2005; Violle et al. 2007; Brooks et al 2012).

Previsões da resposta da comunidade ou ecossistema às mudanças de manejo em áreas campestres tem impulsionado a busca por atributos funcionais principais que levam em conta: (i) a capacidade de explorar ambientes ricos ou pobres; (ii) a capacidade de dominância competitiva; (iii) a resposta das espécies a distúrbios (Wilson et al. 1999). Estudos de dinâmica da vegetação que tem por objetivo prever as mudanças na vegetação necessitam de estudos extensivos sobre as espécies presentes em determinada área, suas estratégias de regeneração, tolerância, e na maioria das vezes a interação com as condições ambientais.

Certas características da folha podem ser utilizadas para indicar as estratégias morfológicas de espécies para explorar ambientes ricos ou pobres em recursos. Por exemplo, espécies de rápido crescimento, apresentam alta área foliar específica (SLA), baixa duração de vida foliar, folhas mais tenras, são espécies que capturam muitos recursos que são

utilizados intensamente e tem uma alta reciclagem interna dos mesmos, o que caracteriza uma alta renovação foliar (Ryser & Eek 2000; Quadros et al. 2009). Espécies de crescimento lento têm baixa área foliar específica e maior duração de vida foliar, folhas mais espessas e lignificadas, como tem a característica de conservar recursos captados, a reciclagem interna é menor (Westoby et al. 2002; Quadros et al. 2009). Wilson et al. (1999) mostrou que o conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) foi muito menos variável do que as outras características foliares, sendo o melhor preditor da disponibilidade de recursos (Garnier et al. 2001). Foi encontrada alta correlação entre LDMC e a densidade de tecidos, que é a variável chave para distinguir a estratégias de desenvolvimento morfológico de espécies.

Manejar conhecendo ou predizendo a resposta das plantas, a disponibilidade de nutrientes ou ao manejo, dentro de uma comunidade, precisa levar em conta a capacidade que cada indivíduo de uma espécie possui para explorar recursos e sua capacidade de adaptação a diferentes manejos (Cruz et al. 2010).

Diversidade alfa e beta

A diversidade de espécies é uma relação entre o número de espécies (riqueza de espécies) e a distribuição do número de indivíduos entre as espécies (equitabilidade) (Walker 1989). Utilizando a riqueza de espécies em diferentes tipos de escalas, foi estabelecida uma hierarquia diferindo diversidades, expressas por: diversidade alfa, diversidade gama e diversidade beta.

Diversidade alfa (α) ou diversidade local baseia-se no número total de espécies em uma localidade, a diversidade gama (γ) ou diversidade regional, na soma do número de espécies observados nas diferentes localidades, e a diversidade beta (β) é a de mudança de espécies ao longo dessas localidades (Whittaker 1960; Magurran 2004).

A capacidade da diversidade β em mostrar o quanto dissimilar podem ser a composição de espécies de duas comunidades faz dela um dos principais objetos de estudo na ecologia de comunidades. Por permitir investigar os mecanismos que determinam os padrões de diversidade em locais distintos, muitas são as abordagens onde a diversidade beta pode ser empregada (Baselga 2010). Em geral, a lista dos principais fatores e processos, não excludentes, que poderiam prever a variação na diversidade beta inclui a heterogeneidade ambiental, a extensão espacial e a produtividade (Olf & Ritchie 1998). Um determinado conjunto de locais pode apresentar maior diversidade beta, quando comparado com outros conjuntos de locais, porque esse conjunto apresenta maior heterogeneidade ambiental (Speed et al 2013). As diferentes condições ambientais podem alterar as taxas demográficas das espécies diferentemente, aumentando as magnitudes de mudanças nas composições de espécies (Olf & Ritchie 1998).

Os efeitos da produtividade e de distúrbios como o pastejo na diversidade alfa e beta sempre receberam muita atenção em ecologia (Grime 1973; Tilman 1987; Sanderson et al 2004). Sob ambientes com maior acúmulo de biomassa em curto prazo (instantânea) (i.e áreas excluídas de pastejo) a exclusão competitiva limita a diversidade alfa (Dickson & Foster 2008), fazendo com que esta diminua significativamente, mas o pastejo neste caso pode promover um incremento da diversidade alfa devido a uma redução de espécies de hábito mais alto, cespitosas e eficientes competidoras (Huston 1979). Sob ambientes com menor acúmulo de biomassa, o pastejo causa uma redução na diversidade alfa, o que pode ser explicado pela falta de recursos e tecidos foliares remanescentes para se recuperar pós-distúrbio (Bakker et al. 2006).

A diversidade beta também está intimamente relacionada com os efeitos da produtividade e dos distúrbios como vimos anteriormente. Naturalmente, a diferenciação de comunidades dentro de uma paisagem, ocorre devido a uma infinidade de condições do

próprio habitat em que se inserem, e que têm níveis contrastantes de produtividade (Whittaker, 1960). No entanto, o pastejo é um fator que pode alterar esses padrões de beta diversidade (Chaneton & Facelli 1991; Olf & Ritchie 1998), além das condições localmente mencionadas. Alguns estudos em regiões campestres sob pastejo de ovinos estiveram ligados a uma redução da diferenciação de comunidades, isto é, menor beta diversidade, pois estes animais são conhecidos por exibir preferências por espécies de plantas que acumulam maior biomassa seca, como é o caso de algumas cespitosas, o resultado disso pode levar à homogeneização das comunidades vegetais (Bråthen et al. 2007). Semelhantes efeitos foram mostrados para pastoreio de ovinos por Jónsdóttir (1984). Um estudo experimental realizado por Speed et al. (2013) mostrou que a diversidade beta foi maior em um tratamento de diminuição do pastoreio tanto de bovinos quanto de ovinos.

Organização e objetivos da tese

Conhecer os efeitos do manejo do pastejo sobre a vegetação campestre pode fornecer resultados que subsidiem a escolha de um manejo que além da produção, priorize o equilíbrio entre a vegetação e os animais, tornando-os partes importantes de uma interação benéfica para ambos os lados. Com uma abordagem integrada esta tese está estruturada em cinco capítulos, que compreendem: três manuscritos, um capítulo de introdução e um de considerações finais. Abaixo serão apresentados os capítulos dos manuscritos.

No capítulo 2, é apresentado o manuscrito **Effects of grazing regimes on temporal dynamics of grassland communities**, que traz avaliação das respostas da vegetação campestre aos manejos contínuo e rotativo do pastejo. Tendo como objetivo: demonstrar quais são os efeitos de mais de seis anos de pastejo rotacionado (descontínuo) e contínuo sobre a composição vegetal, diversidade e a produção de biomassa de uma pastagem natural.

No capítulo 3, no manuscrito **Influência do manejo de pastejo na variação de atributos funcionais foliares de gramíneas em comunidades campestres**, demonstramos os efeitos do manejo rotacionado e contínuo na variação de atributos e na diversidade funcional. Nossos objetivos foram: (1) verificar os efeitos de seis anos de pastejo rotacionado (descontínuo) e contínuo sobre a variância intra- e interespecífica dos atributos área foliar específica (SLA) e teor de matéria seca (LDMC) das espécies de gramíneas. (2) analisar os efeitos do pastejo sobre parâmetros de composição e diversidade funcional de comunidades campestres descritas por gramíneas.

No capítulo 4, o manuscrito **Padrões de diversidade alfa e beta em comunidades campestres sob diferentes intensidades de pastejo**, traz resultados da diversidade alfa e beta em diferentes intensidades de pastejo, tendo como objetivo: demonstrar como o pastejo com bovinos manejado em diferentes intensidades, afeta os padrões de diversidade alfa e beta em comunidades campestres, considerando um intervalo de tempo de três anos.

Referências bibliográficas

Anderson, V.J. & Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5(4), 1014-1024.

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19-28.

Alrababah, M.A., Alhamad, M.A., Suwaileh, A., & Al-Gharaibeh, M. 2007. Biodiversity of semi-arid Mediterranean grasslands: Impact of grazing and afforestation. *Applied Vegetation Science* 10, p. 257-264.

Ars, Australian Rangeland Society. Our Rangelands. Disponível em: <http://www.rangelands-australia.com.au/frameSet1_OurRangelands.html>. Acesso em: 17 out. 2015.

Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olff, H., Milchunas, D. G., & Knops, J. M. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology letters*, 9(7), 780-788.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.

Boldrini, I.I. 2009. A Flora dos Campos do Rio Grande do Sul. In: Pillar, V.P.; Müller, S.C.; Castilhos, Z.M.S.; Jacques, A.V. (Org.). *Campos Sulinos - Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. 2 ed. Brasília, DF: MMA, v. 1, p. 63-77.

Boldrini, I.I.; Eggers, L. 1997. Vegetação campestre do Sul do Brasil: dinâmica de espécies à exclusão do gado. *Acta Botânica Brasílica*, Brasília, v. 10, n. 1, p. 63-66.

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, p. 533-540

Box, E. O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, 7: 309-320.

Bråthen KA, Ims RA, Yoccoz NG, Fauchald P, Tveraa T, Hausner VH. 2007. Induced shift in ecosystem productivity? Extensive scale effects of abundant large herbivores. *Ecosystems* 10: 773–789.

Briske, D. D.; Derner, J. D.; Brown, J. R.; Fuhlendorf, S. D.; Teague, W. R.; Havstad, K. M.; Gillen, A.J.; Ash, W.D. Willms, W. D. 2008. Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology & Management*, 61(1), p. 3-17.

- Brooks, D.R.; Storkey, J.; Clark, S.J.; Firbank, L.G.; Petit, S. & Woiwod, I.P. 2012. Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology*, 81: 4-13.
- Canadell, J.G.; Pataki, D.E.; Pitelka, L.F. 2007. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Carvalho, P. C. F. de; Fischer, V.; Santos, D. T. Do; Ribeiro, A. M. L.; Quadros, F. L. F. de; Castilhos, Z. M. S. de; Poli, C. E. C.; Monteiro, A. L. G.; Nabinger, C.; Genro, T. C. M.; Jacques, A. V. A. 2006. Produção animal no bioma Campos Sulinos. *Revista Brasileira de Zootecnia / Brazilian Journal of Animal Science*, Viçosa, v. 35, n. Sup. Esp., p. 156-202.
- Chaneton EJ, Facelli JM. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143–155.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9(3), p. 93-103.
- Cordeiro, J.L.P. & Hasenack H, 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pillar V.D., Müller S.C., Castilhos Z.M.S. & Jacques A.V.A. (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. p. 285-299.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471.
- Cruz, P., De Quadros, F. L. F., Theau, J. P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., & Carvalho, P. C. F. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63(3), p. 350-358.
- Crawley, M.J. Biodiversity. In: Crawley, M.J. (ed.). 1997. *Plant ecology*. 2. ed. Oxford, UK: Blackwell Publishing. p.595-632.
- Del Pozo, A., Ovalle, C., Casado, M.A., Acosta, B. & de Miguel, J.M. 2006. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile. *Journal of Vegetation Science*, 17, 791–798
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11), 646-655.
- Díaz, S., Noy-Meir, I., & Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits?. *Journal of Applied Ecology*, 38(3), 497-508.
- Dickson T. L., Foster, B. L. 2008. The relative importance of the species pool, productivity and disturbance in regulating grassland plant species richness: a field experiment. *Journal of Ecology*, 96: 937–946.

Fuhlendorf, S. D., Engle, D. M., Kerby, J. A. Y., & Hamilton, R. 2009. Pyric herbivory: rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, 23(3), 588-598.

Grime JP. 1973. *Competitive exclusion in herbaceous vegetation*. Nature 242: 344–347.

Grime, J. P., Hodgson, J. G., Hunt, R., Thompson, K., Hendry, G. A. F., Campbell, B. D., Jalili, A., Hillier, S.H., Diaz, S & Burke, M. J. W. 1997. Functional types: testing the concept in Northern England. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, 122-134.

Gurevitch, J.; Scheiner, S. M.; Fox, G. A.; 2009. *Ecologia vegetal*. Terceira ed. Porto Alegre: Artmed. 529 p.

Hickman, K. R., Hartnett, D. C., Cochran, R. C., & Owensby, C. E. 2004. Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management*, 57(1), 58-65.

Huston MA. 1979. *A general hypothesis of species diversity*. The American Naturalist 113: 81–101.

Jerrentrup, J. S., Seither, M., Petersen, U., & Isselstein, J. 2015. Little grazer species effect on the vegetation in a rotational grazing system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 202, 243-250.

Jónsdóttir IS. 1984. Effects of grazing on the vegetation on Audkúluheidi heathland, Northern Iceland. *Nátúrufræðingurinn* 53: 19-40.

Lavorel, S., & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), p. 545-556.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S., Garden, D., Dorrough, J. SB, Quétier . S.B., Thébault, F. & Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters!. *Functional Ecology*, 22(1), 134-147.

Magurran, A. F. 2004. *Measuring Biological diversity*. Blackwell, Oxford.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., & Functional, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, p. 112-118.

Mason, N. W., de Bello, F., Doležal, J., & Lepš, J. 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99(3), 788-796.

Marriott C.A., Fothergill M., Jeangros B., Scotton M. & Louault F. 2004. Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland area. A review. *Agronomie* 24: 447-461.

- Mcintyre, S., Heard, K. M., & Martin, T. G. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity?. *Journal of Applied Ecology*, 40(3), 445-457.
- Milchunas, D. G., Sala, O. E., & Lauenroth, W. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 87-106.
- Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24, p. 867- 876.
- Nabinger, C.; Moraes, A.; Maraschin, G.E. 2000. Campos in southern Brazil In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; Moraes, A. (Eds.) *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford: CABI Publishing. p.355-376.
- Olf, H. & M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13:261-265.
- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V. D., Blanco, C. C., Boldrini, I.I., Buth, R. & Forneck, E. D. 2007. Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2), 101-116.
- Pallarés, O. R.; Berreta, E. J.; Maraschin, G. E. 2005. The South American Campos Ecosystem. In: *Grasslands of the world*. FAO, Rome, n.34, p.171-219.
- Petchey, O. L. 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 101(2), p. 323-330.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, p. 741-758.
- Proulx, M. & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581–2592.
- Quadros, F. L. F. ; Trindade, J. P. P; Borba, M. F. S . 2009. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: Pillar V. D.; Müller S. C.; Castilhos Z. M. S.; Jacques A. V. A. (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. v. 15, p. 206-209.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Ryser, P. & Eek, L. 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87: 402-411.

- Sanderson, M. A., Skinner, R. H., Barker, D. J., Edwards, G. R., Tracy, B. F., & Wedin, D. A. 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, 44(4), 1132-1144.
- Speed, J. D. M., Austrheim G, Myrnerud A. 2013. The response of plant diversity to grazing varies along an elevational gradient. *Journal of Ecology* 101: 1225–1236.
- Suttie, J.M., Reynolds S.G. & Batello, C. 2005. *Grasslands of the World*. FAO, Rome.
- Tilman D. 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* 129: 769–774.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, p. 843-5.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, p. 2290-301.
- Violle, C.; Navas, M.-L.; Vile, D., Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, p. 882-892.
- Von Humboldt, A. & Bonpland, A. 1807. *Essai sur la géographie des plantes*. Schoell, Paris.
- Walker, D. 1989. *Diversity and stability*. p.115-146 in Cherrett JM (ed.). *Ecological concepts*. Oxford, Blackwell Scientific Public.
- Westoby, M.; Falster, D. S.; Moles, A. T.; Vesk, P. A. & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 125-159.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30:279-338.
- Wilson, J. Bastow, and Andrew DQ Agnew. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in ecological research* 23 (1992): 263-336.

CAPÍTULO 2. Effects of grazing regimes on temporal dynamics of grassland communities

Abstract

Questions: As grazing management likely influences community dynamics, what are the effects over six years of rotational (discontinuous) and continuous grazing on plant species composition, diversity, and biomass production of natural grassland?

Location: The study was conducted in four cattle farms in South Brazilian grasslands (*Campos*), in the upper portion of the Camaquã river basin, Rio Grande do Sul, Brazil.

Methods: In each farm, grassland previously under continuous grazing (freely grazed by cattle) was divided into two experimental units, one managed under rotational and the other maintained under continuous grazing. In each experimental unit, 14 permanent plots were monitored over six years for species composition and species biomass. Data were analyzed using linear mixed models to test for the effects of grazing management treatments on composition dissimilarity, indices of diversity, and plant biomass.

Results: Grassland under rotational grazing changed steadily over the period of evaluation. The distribution of biomass between species greatly differed, leading to changes in richness, dominance and composition under rotational grazing in comparison to continuous grazing. The overall plant biomass significantly increased in rotational grazing through the years, and a similar trend was observed for the diversity parameters.

Conclusions: Community changes during the period of this study were evident. Several factors may be influencing, but one clear effect was the distinct grazing regime. Plant distribution in grasslands under continuous grazing was more susceptible to the cattle choices, which can select what they eat, leading to great long-term heterogeneity in the biomass of more palatable species and the others. Grasslands under rotational grazing were benefited from the less selective grazing that enabled a more equitable growth of species within the communities, which in turn were richer at the end of the experiment.

Keywords: *Campos*, plant diversity, cattle grazing, management, species composition.

Introduction

Grasslands are responsible for a large part of the world's primary terrestrial productivity (Grace et al. 2006) and they constitute the main food source for native and domesticated grazers (Marriott et al. 2004). In many types of grassland, grazing contributes to the maintenance of the structure, physiognomy and diversity of plant species (Fuhlendorf et al. 2009; Lezama et al. 2014). However, the effect of grazing also depends on abiotic factors, including climate, soil type, water availability and nutrients, other disturbances (e.g. fire), and is also mediated by biotic processes, such as competition or recruitment and colonization of plants (Alhamad & Alrabalah 2008).

Interspecific competition is crucial for the structuring of plant communities and can vary through gradients of environment productivity. Three theories have been suggested regarding the relation of productivity and competition. Grime (1979), Huston (1979) and Keddy (1989) have proposed that competition intensifies in highly productive environments and decreases in less productive ones, which can lower and raise local diversity, respectively. A second perspective assumes that competition intensity is independent of productivity, but varies according to the availability of different resources: In productive environments, plants compete for light and space, while in less productive sites they should compete for water and/or nutrients (Newman 1973; Tilman 1982, 1988). A third hypothesis was proposed by Taylor et al. (1990) and considers that competition is driven by the proportion of available resources (mainly sunlight and water), but is also dependent on the frequency of disturbances, such as drought and grazing (Hambäck & Beckerman 2003; Polley & Detling 1988; Silvertown et al. 1994).

Grazing can change plant diversity and composition because of its direct influence on abundance patterns between species, with profound effects on the grassland structure (del Pozo et al. 2006). One of the main mediators of spatial and

temporal variability of grazed grasslands is the heterogeneity in defoliation frequency that results in changes on the proportion of dominants and the dynamic of species composition (McIntyre et al. 2003). Community responses to grazing may take place directly by the regrowth or death of individuals, and indirectly by species replacement and succession (Anderson & Briske 1995). Depending on the adopted management, an increment or a reduction of richness can occur in grazed grassland communities (del Pozo et al. 2006). However, the community reaction to grazing can still be very different, even opposite, depending on the community's sensitivity to the type of grazing management (Cingolani et al. 2005 & Milchunas et al. 1988) and the productivity (Lezama et al. 2014). Grazing may have a positive influence on the grassland, mainly on biomass (productivity and quality) and richness, but it depends directly on the intensity and frequency, since the animal selectivity can lead to big differences between the biomass of forage species of high quality and unpalatable plants (Scimone 2007). The control of grazing periodicity or frequency may be efficient in reducing the biomass of dominant species, increasing plant diversity (Cingolani et al. 2005).

Grasslands in southern Brazil are very rich in plant species (Overbeck et al. 2007). They are part of a large natural grassland region that includes the pampas of Uruguay and Argentina (Bilenca & Miñarro 2004). In the southernmost State of Brazil (Rio Grande do Sul), grasslands originally covered about 175 thousand km², 62% of the State (Cordeiro & Hasenack 2009). These grasslands are considered an essential resource for livestock in this region, accounting for the main food source for beef and lamb production (over 90%) (Carvalho et al. 2007). Although critical for the economy, culture and lifestyle of local people (Boldrini et al. 2009), South Brazilian grasslands have been transformed considerably by human intervention, particularly by overgrazing and land conversion for agriculture and silviculture (Bilenca & Miñarro 2004).

Continuous grazing is the prevalent management practice in these grasslands, in which domestic grazers (cattle, horses, sheep) freely range over extended pasture areas. This often lead to overgrazing in some sites, where high-quality forage species occur, intermingled with sites that accumulate biomass (Jacobo et al. 2006), because they are avoided due the presence of non-preferred or unpalatable plants (Briske et al. 2008). Rotational (discontinuous) or controlled grazing is a management system that controls the timing of access of grazers, together with their density, to subdivisions (paddocks) of the grassland. The effect of grazers is on trampling, defoliation and by their faeces. These elements directly or indirectly affect the physical, chemical and biological features of the soil, affecting the production of plant biomass, which in turn is responsible for the secondary production. The idea of rotational grazing is that each paddock should be grazed when their forage amount is optimal (Teague et al. 2003).

Here we report results on the effects of continuous *versus* rotational grazing with cattle in grasslands of southern Brazil on plant community dynamic along six years of annual surveys. We expected increase in plant species richness and diversity under rotational grassland through changes in species dominance and composition.

Methods

The experiment was set up in four grassland sites located in cattle farms in the upper portion of the Camaquã river basin, in the municipalities of Pinheiro Machado and Piratini, Rio Grande do Sul state. A mosaic of grassland and small forest patches characterizes the region, which is part of the Serra do Sudeste, a low mountain range of granitic rocks. Climate is humid temperate (Cfb, according to Köppen classification), with mean annual temperature of 16 °C and mean annual rainfall around 1380 mm.

Previous to the experiment, all four grassland sites were under continuous grazing (free grazing by domestic grazers, mostly cattle, with continuous access to the

whole area), as traditionally managed by local farmers. Each site was then subdivided into two experimental units, one remained under continuous grazing and the other was subjected to rotational grazing, the plots were systematically applied to facilitate the management of animals. The continuous grazing treatment was maintained under the traditional farmer's management. For the rotational grazing treatment, the experimental unit was subdivided into smaller paddocks three to four ha with electrified fences. A group of animals (cattle) was kept in each paddock for a period ranging from 3 to 7 days, after which was moved to another paddock with enough recovery of its previous biomass and so on until returning to the first one. The stay in each paddock varied according to the local environmental conditions and until vegetation height reached 7 cm, i.e. an amount of biomass that was believed would be able to allow fast regrowth of plants. The resting period of each paddock ranged from 30 to 40 days. By maintaining the animals in a subdivision for a specific time, we avoided that grazers selected only preferred plants and thus grazing was better spread over the community. In addition, by controlling the remaining biomass and by moving grazers to the next paddock, we also expected to avoid overgrazing. The farmer in each property executed both management treatments, maintaining approximately the same total weight of cattle in each treatment. Manual mowing of abundant and undesired plants (as it was the case for *Eryngium horridum*) occurred in the paddocks of both treatments.

Fourteen 0.5 x 2 m permanent plots were established within each experimental unit under continuous or rotational grazing. The plot was subdivided into four contiguous subplots of 0.25 m² to facilitate the estimation of species cover. From 2008, when the experiment was set up, until 2013, a total of six annual surveys were carried out, always in spring (mostly in October and November). Data from subplots were pooled to the plot level.

In each subplot, plant species composition and the amount of biomass of each species were recorded by visual estimate following the Botanal (Botanical Analysis) method (Tothill et al. 1992). This method is based on reference standards of the total aboveground dry biomass, usually designated by classes ranging from 1 to 5. The reference classes are in set after a preliminary assessment of the area, contemplating the range of variation of available biomass in the paddock. In this assessment, we chose reference frames in a given paddock for the minimum value and another for the maximum value of biomass, but the choice was not based on absolute minimum / maximum values will not be repeated along the sampling. The intermediate scale values were then chosen within each range. Reference must be standard units accompanied by the paired sample will serve as a future reference for other assessments. Later evaluators will treasure notes between 1 and 5 for each sample unit of the survey, based on the reference standards. At the end of the evaluation procedures, it is recommended to cut (dry and weight) 10 to 15 sampling units with biomass values similar to visually estimates to allow the establishment of a regression equation to calibrate the differences between estimations and current dry weight . Data were recorded in the field and subsequently transferred to an automated spreadsheet calculation which was adapted specifically for this purpose. The values of biomass per species per plot were later used in all further analysis of community dynamics.

Species composition changes were analyzed by considering the dissimilarities (Bray Curtis) in species abundances between the first survey (2008) to all other surveys (2009 to 2013). Also, we explored by Principal Coordinates Analysis using Bray Curtis dissimilarities the initial (2008) and the final (2013) species composition considering all plots in both treatments.

The effects of management on total biomass, species richness, Shannon diversity

index, Evenness index, and composition changes were analysed with linear mixed effect models. All response variables were submitted to log-transformation when necessary to achieve the criterion of data normality. Only management (continuous vs. rotational) was considered as a fixed factor, while the survey year, the grassland site, the management treatment, and plots (as a nested design) were considered random effects, being repeated measures in time. The idea here was to avoid influences due to repeated measures throughout the years, to particular management techniques linked to the site (since each farmer was responsible to manage the corresponding paddocks and some differences were observed throughout the years) and to small-scale differences in abiotic conditions (soil and humidity). The temporal tendency of each management was graphically observed. The analyses were carried out with the package 'nlme', using the criterion of residual maximum likelihood (REML) in the program R (R Core Team, 2015), and the dissimilarity matrix and ordination analyses were performed with the software Multiv (Pillar 2004).

Results

Changes in species composition and biomass

In assessing the biomass of the species is evident differences in the floristic composition among the grassland sites were then split into rotational and continuous grazing (Fig. 1). The ordination analysis explained 55.8% of the total variation, being 41.57% of the variance explained by the axis 1 and 14.21% for axis 2, evidencing a separation in floristic composition mainly due to the higher biomass of *Eryngium horridum*, dead biomass, litter, and *Baccharis crispa* in the paddocks further managed with the continuous grazing. The areas maintained under rotational grazing were represented by higher species biomass prostrated as *Paspalum notatum*, *Paspalum pumilum*, *Axonopus affinis* and *Trifolium polymorphum*, among others, being evident, an increase of biomass of most species in the rotational treatment.

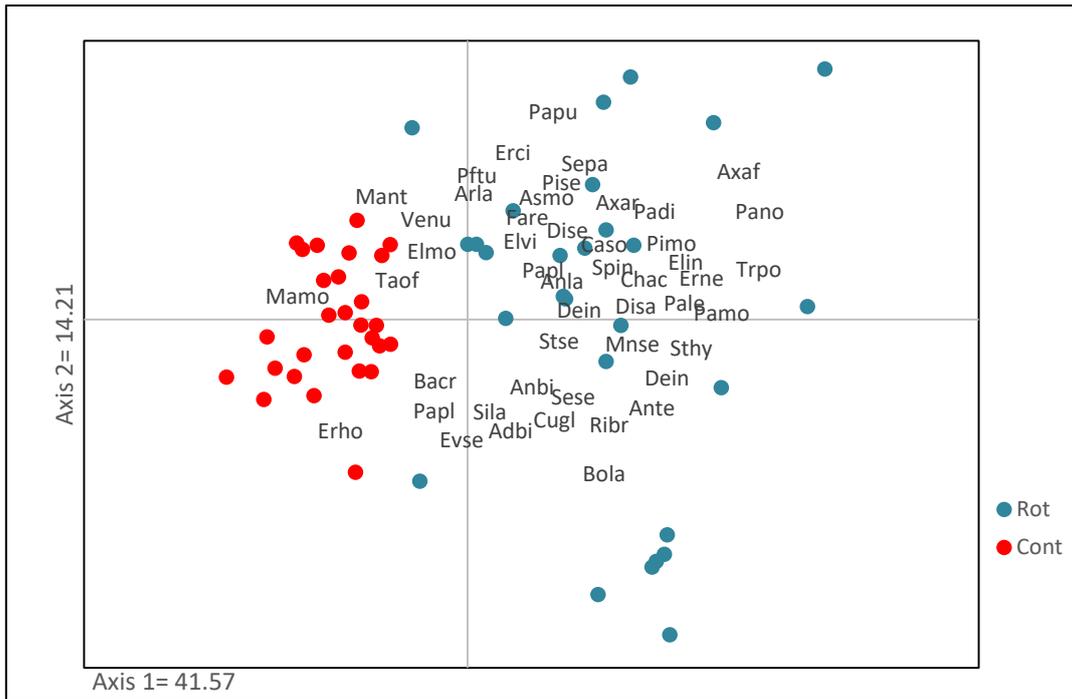


Figura 1. Ordination diagrams based on Principal Coordinates Analysis of grassland communities (plots) by the biomass of described species found during the six years of experiment, considering continuous (Cont) and rotational (Rot) grazing managements.

Management had a significant effect on all response variables. Management type significantly predicted compositional changes in the grasslands ($b_{ROT} = 2.19$; $t_{(5.27)} = 3.45$; $p = 0.001$), as we can see by the gradual increase in dissimilarity over the years for the treatment of rotational grazing (Fig. 2). Change in species composition for the continuous grazing treatment was high between the first and the third survey year, and after this period, it remained nearly stable until the end of the study.

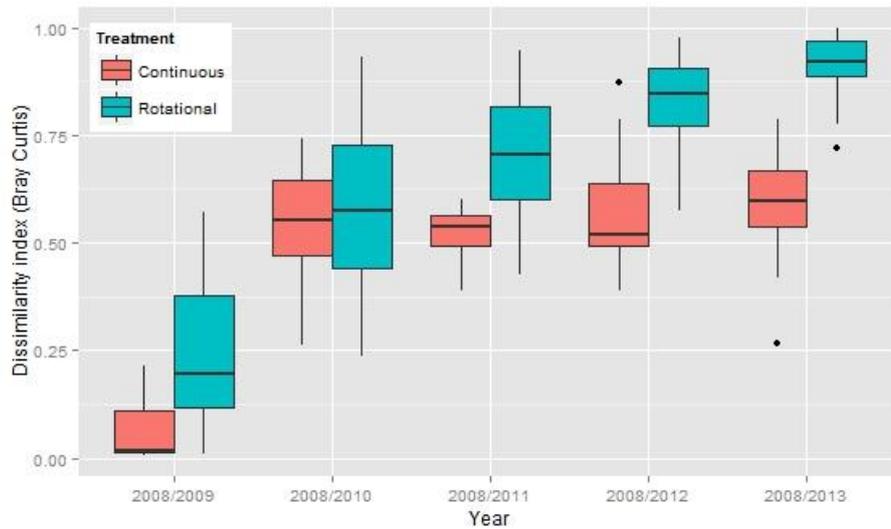


Figure 2. Species composition dissimilarity between the first survey year and the following years up to 2013 for the same plots, comparing continuous and rotational grazing treatments.

In Figure 3 we can clearly see two significantly different trends between managements for total community biomass over the years, with a gradual increase in plant biomass in the rotational grazing treatment. ($b_{ROT} = 6.03$; $t_{(2.33)} = 2.24$; $p = 0.003$).

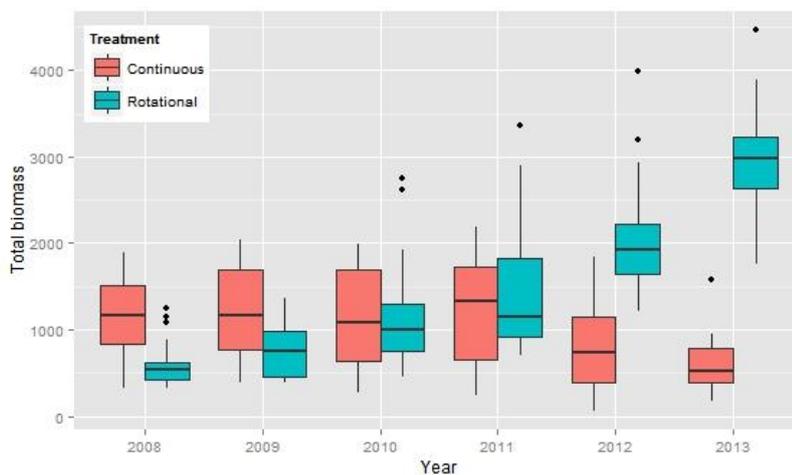


Figure 3. Total community plant biomass over the six survey years, considering transects under the continuous and the rotational grazing treatments.

Looking at the biomass trend over the studied period by assessing individually four most abundant species occurring in the areas (grasses: *Paspalum notatum* and *Axonopus affinis*; a prickly rosette: *Eryngium horridum*; subshrub: *Baccharis crispa*),

we also see considerable differences between both grazing managements (Figure 4). The rotational management increased biomass of the two forage grasses *P. notatum* (Fig. 4a, $b_{ROT} = 12.15$; $t_{(3,33)} = 2.68$; $p = 0.001$) and also of *A. affinis* (Fig. 4b, $b_{ROT} = 12.13$; $t_{(3,33)} = 2.86$; $p < 0.001$). For the shrub *B. crispa*, the amount of biomass in the rotational management was also significantly higher from the fifth year of assessment (Figure 4c, $B_{rot} = 9.81$; $T(3:33) = 2.32$; $p = 0.024$) despite its biomass increasing in the last year under continuous grazing. For *E. horridum* we can observe the opposite trend: an increase in the grazing continuous and gradual decrease in the rotational grazing over the years (Fig 4d, $B_{rot} = -2.16$; $t(3:33) = 2.45$, $p = 0.001$).

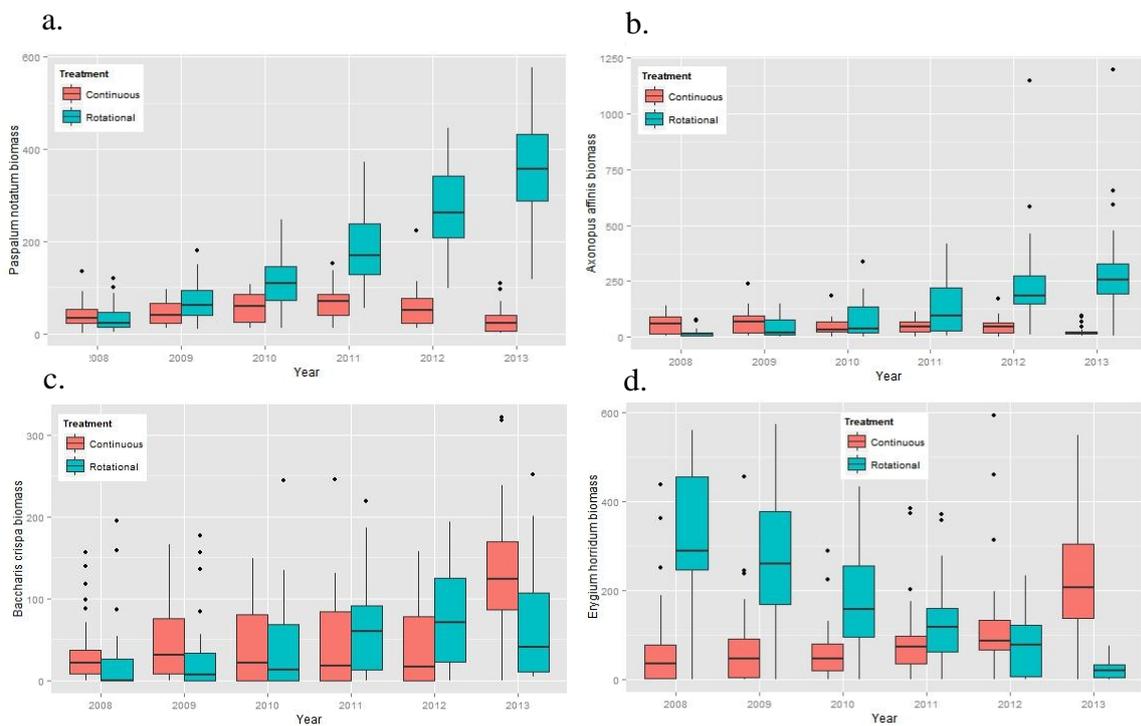


Figure 4. Trends of biomass changes of four species over the six years of survey, comparing transects under continuous and rotational grazing treatments. a) *Paspalum notatum*, b) *Axonopus affinis*, c) *Baccharis crispa*, d) *Erygium horridum*.

Changes in richness and diversity

Species richness, diversity and evenness also changed significantly between both grazing managements (Fig. 5). As for species composition (Fig. 1), the areas were also

very different in terms of the diversity parameters at the beginning of the study: paddocks that were then allocated to the rotational grazing treatment were poorer in species and diversity. However, over the period of evaluation, Shannon diversity had a gradual increase in the treatment of rotational grazing ($b_{\text{ROT}}=-2.21$; $t_{(3.33)}= 3.19$, $p=0.001$), while in the continuous grazing it remained almost unchanged in the first three years of monitoring, decreasing a little in the last two years (Fig. 5a). This trend can be better seen through the evenness index, which was slightly higher in the areas under continuous grazing ($b_{\text{ROT}}= -0.12$; $t_{(3.33)}= 3.34$, $p=0.048$), but in the last two years it was higher under rotational grazing. In Figure 5c, species richness increased significantly under rotational grazing ($b_{\text{ROT}}= 4.64$; $t_{(3.33)}= 3.11$; $p= 0.001$).

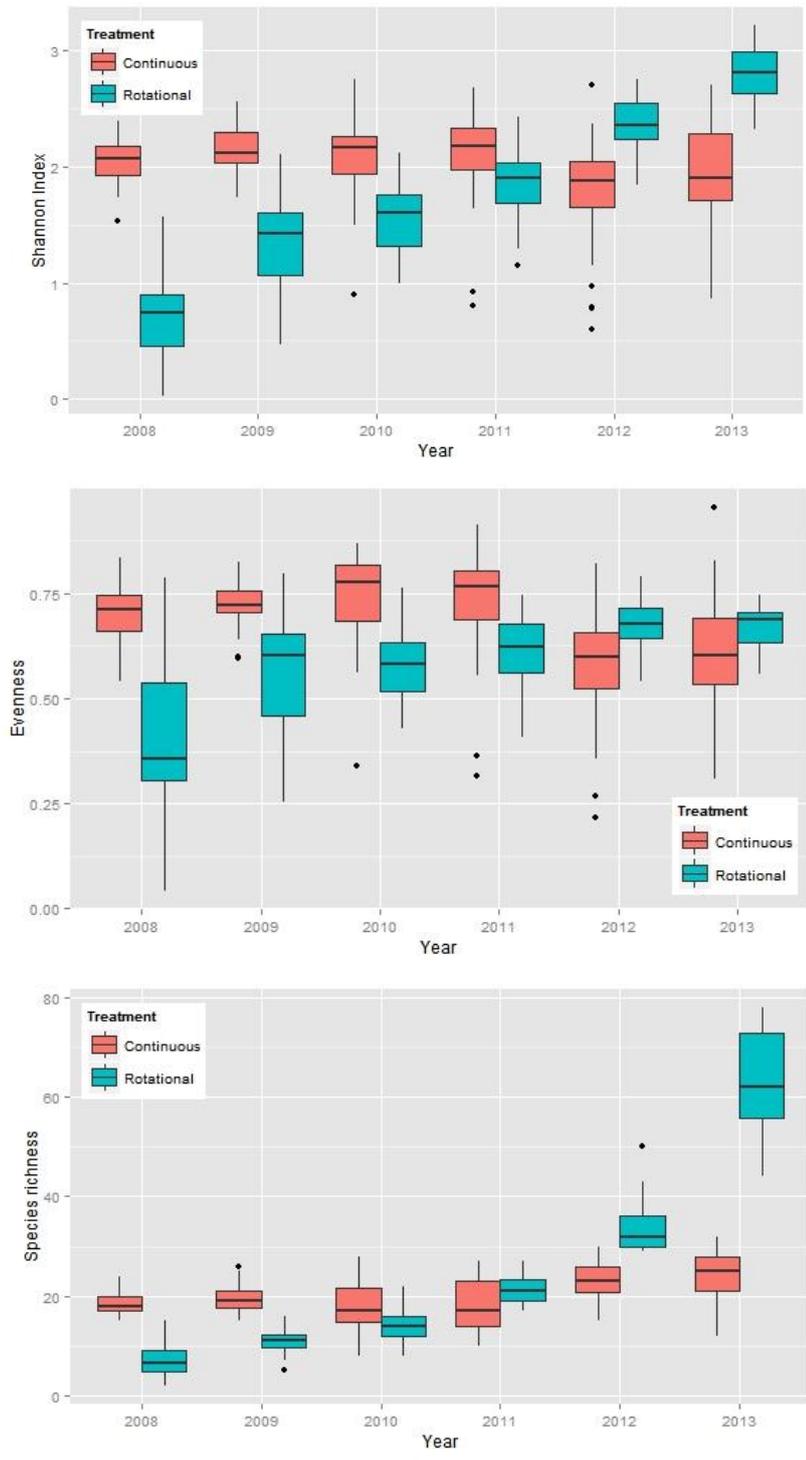


Figure 5. Diversity measures along six survey years under continuous or rotational grazing treatments. a) Shannon diversity index; b) evenness; c) species richness.

Discussion

Six years of the application of two different types of cattle managements produced clear changes in a number of parameters used to characterize plant communities: total amount of plant biomass significantly increased by rotational grazing (Fig. 3), which could be clearly attributed to changes in biomass of the dominant species in the plant community (Fig. 4), as well as to changes of overall species composition (Fig. 1 and 2). Moreover, these changes in the proportion of biomass and also the appearance of locally new species resulted in a general increase in diversity in the grasslands under rotational grazing (Fig. 5). Many other studies (e.g. Biondini et al. 1998; Schönback et al. 2010; Soder et al. 2007; Vavra et al. 2001; Tilman et al. 2001) have already considered grazing management as a determinant of grassland dynamics, since the type and the pressure of consumption can lead to positive or negative effects on species, conditioning the succession and coexistence of species in communities (Rook & Kadmon 2006).

The history of management and utilization of the areas is very important to understand patterns of *grassland communities* (Diaz et al. 2007). At the beginning of the experiment, the areas were different in relation to species composition, although had been used for continuous grazing (Fig 1). Grazers could choose their preferential grazing sites, forming patches of overgrazing/undergrazing, which led to heterogeneity in the vegetation (Adler et al. 2001). More importantly, the applied management showed how sharply the species composition and the structure of grassland plant communities could change by controlling the access of cattle over the area. The final state of the paddocks under rotational grazing demonstrated its positive effect over the continuous, because the shift of species composition is showing the overall increase of biomass among a larger set of species (Fig 1).

Rotational grazing provides the opportunity to restore the vegetation after a period of intense grazing, increasing overall plant biomass (Todd & Hoffman, 1999), which in addition has a positive effect on species diversity (Olf & Rictchie 1998). Continuous grazing allows grazers to be more selective, eating preferably more palatable species that with time will decrease their biomass and may become (locally) extinct, especially those less tolerant to grazing (Milchunas & Laurenroth 1993). However the effect of grazing on plant biomass and diversity may vary according to the site productivity (Lezama et al. 2014), the shown by Bakker et al. (2006), where the use of a set of grazers at intervals between grazing and grazing absence (as in the rotational management) increased plant diversity in high productivity sites, but decreased in those with low productivity. This is consistent with the results presented here, since our grassland region (southern Campos) is under a milder climate and on soil conditions that in general favor the productivity of grasslands.

An increase in the total biomass may be partly due to the rise in species richness, as here observed in the treatment of rotational grazing (Fig. 3 and 5c) and also evidenced by Pavlů et al. (2003) and Hofmann et al. (2001). With more species coexisting, the chances of each species present distinct abilities in the use of resources is also greater, as expected by the complementary niche theory, allowing a potential increase in the whole plant biomass (Hector et al. 2005, Hooper et al. 2005). However, the positive effect of herbivores is better seen on high-productivity pastures, where the canopy suppression enable the colonization of species that preferentially occupy open spaces (clearings) in the pasture (Frank 2005). Such species are less competitive species and might be locally extinct due to the competitive exclusion (Pazos et al. 2007). On the other hand, species richness can decrease with continuous grazing due to changes in the distribution of palatable species that may disappear with time (Seifan 2006; Adler et al.

2001). In our study, the rotational grazing created opportunities for the coexistence between species, reducing competition and facilitating the growth of species that are more sensitive to grazing or were just limited by excessive grazing (*Aspilia montevidense*, *Paspalum lepton*, *Paspalum dilatatum*, *Sporobolus indicus*, *Stylosanthes montevidensis*, *Trifolium polymorphum*).

The presence of grazers alters the vegetation structure and composition and some species are more adapted to grazing by their evolutionary history with herbivory (Gough & Grace 1998; Parsons & Dumont 2003; Milchunas et al. 1988; Augustine & McNaughton 1998). Grazers usually benefit low-growing plants, decumbents, stoloniferous and rosettes at the expense of high size plants and tussocks (Diaz et al. 2007). In our study, the prostrate *P. notatum* and *A. affinis* were the main grass species in both treatments. They are the most common species in the studied grasslands, where their habit characteristics – perennial, rhizomatous and stoloniferous – is advantageous in comparison to other species in face of the disturbances of grazing and trampling (Boldrini et al. 2006). These two species were even benefited from the rotational grazing, significantly increasing the biomass over the evaluation period, which show that the simple rotation of animals within the managed areas not only maintain but also increase production, as observed from other studies as well (e.g. Altesor et al. 1998; Belsky 1992).

Other two species that stood out in our study were *E. horridum* and *B. crispa*. *Eryngium horridum* is a spiny rosette considered by many an undesirable species (Nabinger et al. 2009). It is normally avoided by cattle or consumed only in its young stage, but rarely in a continuous grazing regime. During the experiment period, the decreasing in *E. horridum* biomass was also due to a manual mowing of this plant in all experimental units, which was done by the landowners. Interestingly, in the continuous

grazing, its biomass increased substantially in the last survey year, showing that continuous grazing may favor the dominance of *E. horridum* in the grasslands, compromising forage quality. In some amount, the presence of *E. horridum* is desirable, since the plant structure protects cold season species (Flores & Jurado 2003) and nurses some very palatable species under its unpalatable leaves, increasing local diversity (Fidelis et al. 2009). *Baccharis crispa* also increased in biomass under continuous grazing, becoming more evident in the last year, although the trend was not so clear due its increase in rotational grazing areas in previous survey years. This species is considered an undesirable species too since cattle normally do not consume it (Nabinger 2009). Further, it might also be considered important in protecting and facilitating forage species (Callaway et al. 2000; Fernández et al. 2014). Therefore, grazing management that conciliate the occurrence of forage creeper species with shrubs or yet tall rosettes can benefit long-term cattle production and still improve species coexistence.

Community spatial changes during the period of this study were evident. Grasslands under rotational grazing showed a clear change in species composition and structure (species were described by their plot biomass, Fig. 2), whereas in areas under continuous grazing, after an initial change due to the reallocation of the set of animals in each property, the floristic composition had little variation from the third year. Several factors may have caused this change, and the different grazing regime one, which is directly interfering in the competition through the consumption of plants or indirectly altering the interactions between species due to growth performance, recruitment and establishment of species (Vavra 2007). When cattle can select what is grazed, some forage species are preferred, which may reduce their competitive capacity in face of other neighbor species that are rejected (Gao et al. 2005; Hart 2001, Diaz et al. 2007).

As a result, unpalatable species tend to replace palatable ones by reducing their production capacity of consumed biomass. Thus, in areas of continuous grazing, the succeeding vegetation tend to be assembled with species that are more resistant to grazing or less consumed, decreasing the quality and quantity of biomass offered, and consequently reducing the secondary production, i.e. the *animal* production (Horsley et al. 2003).

Acknowledgement

We would like to thank Dr. José Pedro Pereira Trindade, Dr. Marcos Flávio Silva Borba, for all logistic and financial support to realize this work. This work was further supported by the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq, Process 403750/2012-1) and the Brazilian Agricultural Research Corporation (Embrapa CPPSUL). S.C.M also received support from CNPq (Process 307719/2012-0).

References

- Adler, P.B., Raff, D.A., Lauenroth, W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*. 128: 465-479.
- Alhamad, M.N.; Alrababah, M.A. 2008. Defoliation and competition effects in a productivity gradient for a semiarid Mediterranean annual grassland community. *Basic and Applied Ecology*. 9: 224-232.
- Altesor, A., Di Landro, E., May, H. & Ezcurra, E. 1998. Longterm species change in a Uruguayan grassland. *Journal of vegetation Science*. 9: 173-180.
- Anderson, V. J., Briske, D. D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications*. 5: 1014-1024.
- Augustine, D.J., Mcnaughton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*. 62: 1165-1183.

- Bakker, E.S., Ritchie, M.E., Olf, H., Milchunas, D.G., Knops, J.M.H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*. 9: 780-788.
- Belsky, A. J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*. 3: 187-200.
- Bilenca, D., Miñarro, F. 2004. *Identificación de áreas valiosas de pastizal en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil*. 323pp. Fundación vida Silvestre, Buenos Aires, AR.
- Biondini, M. E., Patton, B. D., Nyren, P. E. 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications*. 8: 469-479.
- Boldrini, I.I. Diversidade florística nos campos do Rio Grande do Sul. 2006. *Os avanços da Botânica no início do século XXI: Morfologia, Fisiologia, Taxonomia, Ecologia e Genética*. 1: 321-324.
- Boldrini, I.I. A Flora dos Campos do Rio Grande do Sul. 2009 In: Pillar, V.P.; Müller, S.C.; Castilhos, Z.M.S.; Jacques, A.V. (Org.). *Campos Sulinos - Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. 1: 63-77.
- Briske, D. D., Derner, J. D., Brown, J. R., Fuhlendorf, S. D., Teague, W. R., Havstad, K. M., & Willms, W. D. 2008. Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology & Management*, 61: 3-17.
- Callaway, R.M., Kikvidze, Z. & Kikodoze, D. 2000 Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89: 275-282.
- Carvalho, P.C.d.F., Santos, D.T. & Neves, F.P. 2007. Oferta de forragem como condicionadora da estrutura do pasto e do desempenho animal. *II Simpósio de Forrageiras e Produção Animal – Ênfase: Sustentabilidade Produtiva do Bioma Pampa*. 2: 23-59.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., Diaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*. 15: 757-773.
- Cordeiro, J.L.P. & Hasenack, H. 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pillar V.D., Müller S.C., Castilhos Z.M.S. & Jacques A.V.A. (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. 1: 285-299.
- Diaz, S., Lavorel, S., Mcintyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell, B. D. 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*. 13: 313-341.
- Fernández, G., Texeira, M., & Altesor, A. 2014. The small scale spatial pattern of C₃ and C₄ grasses depends on shrub distribution. *Austral Ecology*. 39: 532-539.
- Fidelis, A., Overbeck, G. E., Pillar, V. D. & Pfenhauer, J. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecology*. 34: 558-566.

- Flores, J. & Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*. 14: 911-16.
- Focht, T. & V.D. Pillar. 2003. Spatial patterns and relations with site factors in a Campos grassland under grazing. *Brazilian Journal of Biology*. 63: 423-436
- Focht, T. & Medeiros, R. B. de. 2012. Prevention of natural grassland invasion by *Eragrostis plana* Nees using ecological management practices. *Revista Brasileira de Zootecnia* .41: 1816-1823
- Frank, D. A. 2005. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia*. 143: 629-634.
- Fuhlendorf, S. D., Engle, D. M., Kerby, J. A. Y. & Hamilton, R. 2009. Pyric herbivory: rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*. 23: 588-598.
- Gao, Y. Z., Giese, M., Han, X. G., Wang, D. L., Zhou, Z. Y., Brueck, H. & Taube, F. 2009. Land use and drought interactively affect interspecific competition and species diversity at the local scale in a semiarid steppe ecosystem. *Ecological research*. 24: 627-635.
- Gough, L., Grace, J. B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology*. 79: 1586-1594.
- Grace, J.B., Meir, S.J. P., Miranda, H.S. & Montes, R.A. 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*. 33: 387-400.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. 222pp. Chichester, Wiley.
- Hambäck, P. A., & Beckerman, A. P. 2003. Herbivory and plant resource competition: A review of two interacting interactions. *Oikos*. 101: 26–37.
- Hart, R.H. 2001. Plant biodiversity on shortgrass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy cattle grazing. *Plant Ecology*. 155: 111-118.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, M.C., Caldeira, M., Diemer, P.G., Dimitrakopoulos, J.A., Finn, H., Freitas, P.S., Giller, J., Good, R., Harris, P., Hogberg, K., Huss-Danell, J., Joshi, A., Jumpponen, C., Körner, P.W., Leadley, M., Loreau, A., Minns, C.P.H., Mulder, G., O'Donovan, S.J., Otway, J.S., Pereira, A., Prinz, D.J., Read, M., Scherer-Lorenzen, E.D., Schulze, A.S.D., Siamantziouras, E.M., Spehn, A.C., Terry, A.Y., Troumbis, F.I., Woodward, S., Yachi, & J.H. Lawton. 2005. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*. 286: 1123–1127.
- Hofmann N., Kowarsch N., Bonn S. & Isselstein J. 2001. Management for biodiversity and consequences for grassland productivity. *Grassland Science*. 6: 113–116.
- Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. & Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*. 75: 3-35.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*. 113: 81–101.

- Jacobo, E. J., Rodríguez, A. M., Bartoloni, N., & Deregibus, V. A. 2006. Rotational grazing effects on rangeland vegetation at a farm scale. *Rangeland Ecology & Management*. 59: 249-257.
- Keddy, P. A. 1989. *Competition*. Chapman & Hall London.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J. & Paruelo, J. M. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*. 25: 8-21
- Marriott C.A., Fothergill M., Jeangros B., Scotton M. & Louault F. 2004. Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland area. A review. *Agronomie*. 24: 447-461.
- Mcintyre, S.; Heard, K.M., Martin, T.G. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology*. 40: 445–457.
- Mcnaughton, S.J. 1993. Biodiversity and function of grazing ecosystems. In: Schulze, E.D.; Mooney, H.A. (ed.). *Biodiversity and ecosystem function*. 1: 361-383.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*. 132: 87-106.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs*. 63: 328-366.
- Nabinger, C., Dall'agnol, M., Carvalho, P.C. de F. 2006. Biodiversidade e produtividade em pastagens. In: XXIII *Simpósio sobre manejo da pastagem, 2006, Piracicaba*. 23: 87-138.
- Newman, E. I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*. 244-311.
- Olf, H., Ritchie, M. E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*. 13:261-265.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 9: 101-116.
- Parsons, A.J.; Dumont, B. 2003. Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*. 52: 161-179.
- Pavlu, V., Hejcman, M., Pavlu, L., Gaisler, J., & Nežerková, P. 2006. Effect of continuous grazing on forage quality, quantity and animal performance. *Agriculture, ecosystems & environment*. 113: 349-355.
- Pazos, G. E., Bisigato, A. J., & Bertiller, M. B. 2007. Abundance and spatial patterning of coexisting perennial grasses in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Journal of Arid Environments*. 70: 316-328

- Pillar, V.D., I. Boldrini & O. Lange. 2002. Padrões de distribuição espacial de comunidades campestres sob plantio de eucalipto. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37: 753-761
- Pillar, V. D. MULTIV, 2004. *Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling*. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre, BR.
- Polley, C. B., & Detling, J. K. 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia*. 77: 261–267.
- del Pozo, A., Ovalle, C., Casado, M.A., Acosta, B. & de Miguel, J.M. 2006. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile. *Journal of Vegetation Science*. 17: 791–798.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R *Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Rook, A.J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., Wallisdevries, M.F. & Parente, G., Mills, J. 2004. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. *Biological Conservation*. 119: 137–150.
- Schönbach, P., Wan, H., Gierus, M., Bai, Y., Müller, K., Lin, L., & Taube, F. 2011. Grassland responses to grazing: effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem. *Plant and Soil*. 340: 103-115.
- Scimone, M., Rook, A.J., Garel, J.P. & Sahin, N. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on grazing systems: 3. Effects on diversity of vegetation. *Grass and Forage Science*. 62: 172–184.
- Seifan, M. & Kadmon, R. 2006. Indirect effects of cattle grazing on shrub spatial pattern in a mediterranean scrub community. *Basic and Applied Ecology*. 7: 496-506.
- Silvertwn, J., Lines, C. E. M., & Dale, M. P. 1994. Spatial competition between grasses – Rates of mutual invasion between 4 species and the interaction with grazing. *Journal of Ecology*. 82: 31–38.
- Soder, K.J., Rook, A.J., Sanderson, M.A. & Goslee, S.C. 2007. Interaction of Plant Species Diversity on Grazing Behavior and Performance of Livestock Grazing Temperate Region Pastures. *Crop Science*. 47: 416-425.
- Suttie, J.M., Reynolds S.G. & Batello, C. 2005. *Grasslands of the World*. FAO, Rome.
- Taylor, D. R., Aarssen, L., & Loehle, C. 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: A new habitat template for plant life history strategies. *Oikos*. 58: 239–250.
- Teague, W.R., & S.L. Dowhower. 2003. Patch dynamics under rotational and continuous grazing management in large, heterogeneous paddocks. *Journal of Arid Environments* 53:211-229.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. (Mpb-17). Princeton, NJ: Princeton University Press.

Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.

Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science*. 294: 843-845.

Todd, S. W. & Hoffman, M. T. 1999. A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology*. 142: 169-178.

Tothill, J.C., Hargreaves, J.N.G., Jones, R.M. & McDonald, C.K. 1992. BOTANAL - A comprehensive sampling and computing procedure for estimating pasture yield and composition. 1. Field sampling. Tropical Agronomy Technical Memorandum 78: 24 pp.

Vavra, M., Parks, C.G., Wisdom, M.J. 2007. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management*. 246: 66-72.

WRI 2000. World Resources 2000-2001: People and ecosystems: The fraying web of life.

Appendix 1: List of species and components of the present vegetation in the floristic surveys of the experimental plots.

AMARANTHACEAE	
Pftu	<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken
ARALIACEAE	
Hyex	<i>Hydrocotyle exigua</i> (Urb.) Malme
ASTERACEAE	
Asmo	<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze
Batr	<i>Baccharis crispa</i> Spreng.
Baoc	<i>Baccharis ochracea</i> Spreng.
Chex	<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker
Chsi	<i>Chaptalia sinuata</i> (DC.) Baker
Chru	<i>Chaptalia runcinata</i> Kunth
Chac	<i>Chevreulia acuminata</i> Less.
Cobo	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist
Elmo	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth
Euas	<i>Chromolaena ascendens</i> (Sch. Bip. ex Baker) R.M. King & H. Rob.
Fare	<i>Facelis retusa</i> (Lam.) Sch. Bip.
Gaam	<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd.
Hyal	<i>Hypochaeris albiflora</i> (O.K.) Azevêdo-Gonçalves & Matzenbacher
Hyme	<i>Hypochaeris megapotamica</i> Cabrera
Oran	<i>Orthopapus angustifolius</i> Gleason
Sopt	<i>Soliva sessilis</i> Ruiz & Pav.
Ptal	<i>Pterocaulon alopecuroides</i> Glend ex Scop.
Ptpo	<i>Pterocaulon angustifolium</i> DC.
Sehe	<i>Senecio heterotrichius</i> DC.
Sebr	<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.
Sese	<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.
Taof	<i>Taraxacum officinale</i> Wiggers
Vefl	<i>Chrysoleaena flexuosa</i> (Sims) H. Rob.
Venu	<i>Vernonanthura nudiflora</i> (Less.) H. Rob.
CONVOLVULACEAE	
Dima	<i>Dichondra macrocalyx</i> Meisn.
Dise	<i>Dichondra sericea</i> Sw.
Evse	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.
CYPERACEAE	
Buca	<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke
Cysp	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.
Caso	<i>Carex sororia</i> Kunth
Elgl	<i>Eleocharis viridans</i> Kük. ex Osten
Elmi	<i>Eleocharis minima</i> Kunth
Fidi	<i>Fimbristylis diphylla</i> (Retz.) Vahl
Fico	<i>Fimbristylis complanata</i> (Retz.) Link

Kybr	<i>Kyllinga brevifolia</i> Rottb.
Kyod	<i>Kyllinga odorata</i> Vahl
JUNCACEAE	
Juca	<i>Juncus capillaceus</i> Lam.
Jute	<i>Juncus tenuis</i> Willd.
DROSERACEAE	
Drbr	<i>Drosera brevifolia</i> Pursh.
POACEAE	
Agmo	<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. Ex Nees
Anla	<i>Andropogon lateralis</i> Nees
Anse	<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.
Ante	<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees
Arur	<i>Aristida uruguayensis</i> Henrard
Arfi	<i>Aristida filifolia</i> (Arechav.) Herter
Arla	<i>Aristida laevis</i> (Nees) Kunth
Axar	<i>Axonopus argentinus</i> Parodi
Axaf	<i>Axonopus affinis</i> Chase
Axco	<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.
Bola	<i>Bothriochloa laguroides</i> (D.C.) Herter
Brru	<i>Chascolytrum rufum</i> J. Presl
Brpo	<i>Chascolytrum poomorphum</i> (J. Presl.) Essi, Longhi- Wagner & Souza-Chies
Brmi	<i>Briza minor</i> L.
Brsu	<i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.
Brun	<i>Chascolytrum uniolae</i> (Nees) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies
Cavi	<i>Calamagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) Steud.
Mnse	<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef
Cyda	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.
Elin	<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.
Erai	<i>Eragrostis airoides</i> Nees
Erba	<i>Eragrostis bahiensis</i>
Erlu	<i>Eragrostis lugens</i> Nees
Erne	<i>Eragrostis neesii</i> Trin.
Erpl	<i>Eragrostis plana</i> Nees
Eran	<i>Saccharum angustifolium</i> (Nees) Trin.
Eudi	<i>Eustachys distichophylla</i> (Lag.) Nees
Mebr	<i>Melica brasiliiana</i> Ard.
Hyvi	<i>Andropogon virgatus</i> Desv. ex Ham.
Sthi	<i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash.
Disa	<i>Dichantherium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark
Paal	<i>Paspalum paucifolium</i> Swallen
Padi	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.
Pani	<i>Paspalum leptum</i> Schult.
Pano	<i>Paspalum notatum</i> Flügge
Papl	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.

Papu	<i>Paspalum pumilum</i> Nees ex Trin.
Poan	<i>Poa annua</i> L.
Pecl	<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.
Pimo	<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi
Pist	<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack.
Piru	<i>Piptochaetium ruprechtianum</i> E. Desv.
Scsp	<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter
Spin	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br.
Sege	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelén
Sthy	<i>Nassella hyalina</i> (Nees) Barkworth
Stse	<i>Nassella neesiana</i> (Trin. & Rupr.) Barkworth
Stme	<i>Nassella megapotamia</i> (Spreng. ex Trin.) Barkworth
Stnu	<i>Nassella nutans</i> (Hack.) Barkworth
TrTr	<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze
Vumy	<i>Vulpia myurus</i> (L.) K. C. Gmelin

HYPOXIDACEAE

Hyde	<i>Hypoxis decumbens</i> L.
-------------	-----------------------------

IRIDACEAE

Hepu	<i>Herbertia pulchella</i> Sweet
Sila	<i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav.

LAMIACEAE

Scra	<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.
-------------	-----------------------------------

FABACEAE

Adbi	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC
Adla	<i>Adesmia latifolia</i> (Spreng.) Vogel
Aefa	<i>Aeschynomene falcata</i> (Poir.) DC.
Cevi	<i>Centrosema virginianum</i> (L.) Benth.
Dede	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.
Dead	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.
Dein	<i>Desmodium incanum</i> DC.
Erta	<i>Eriosema tacuareamboense</i> Arechav.
Gama	<i>Galactia marginalis</i> Benth.
Mapr	<i>Macroptilium prostratum</i> (Benth.) Urb.
Stle	<i>Stylosanthes leiocarpa</i> Vogel
Stmo	<i>Stylosanthes montevidensis</i> Vogel
Trpo	<i>Trifolium polymorphum</i> Poir.
Vigr	<i>Vicia graminea</i> Smith
Zosp	<i>Zornia</i> sp

ALLIACEAE

Nomo	<i>Nothoscordum montevidense</i> Beauv.
-------------	---

LINACEAE

Clse	<i>Cliococca selaginoides</i> (Cam.) Rogers et Midner
-------------	---

LYTHRACEAE

Cugl	<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltdl.
-------------	--

MELASTOMACEAE

Tigr *Tibouchina gracilis* (Bonpl.) Cogn.

MALVACEAE

Sire *Sida regnellii* R.E. Fr.

Sirh *Sida rhombifolia* L.

MORACEAE

Dobr *Dorstenia brasiliensis* Lam.

MYRTACEAE

Caau *Campomanesia aurea* O.Berg

OXALIDACEAE

Oxbr *Oxalis brasiliensis* Lodd.

Oxar *Oxalis articulata* Savigny

Oxbi *Oxalis bipartida* A. St-Hil.

Oxla *Oxalis lasiopetala* Zucc.

PLANTAGINACEAE

Plto *Plantago tomentosa* Lam.

POLYGALACEAE

Poap *Polygala aphylla* A.W. Benn.

Popu *Polygala pulchella* St.-Hil. & Moq.

RUBIACEAE

Boey *Borreria eryngioides* Cham. & Schtdl.

Bove *Spermacoce verticillata* L.

Gahi *Galium hirtum* Lam.

Reri *Galium richardianum* (J.D. Hook & Arn.) Endl. ex Walp.

Ribr *Richardia brasiliensis* Gomes.

Rihu *Richardia humistrata* (Cham. & Schlescht) Steud.

SOLANACEAE

Pein *Petunia integrifolia* (Hook.) Schinz & Thell.

Nive *Nierembergia veitchii* Hook.

TURNERACEAE

Pise *Piriqueta selloi* Urb.

APIACEAE

Aple *Apium leptophyllum* Michx.

Ceas *Centella asiatica* (L.) Urb.

Erci *Eryngium ciliatum* Cham. & Schtdl.

Ereb *Eryngium ebracteatum* Lam.

Erho *Eryngium horridum* Malme

Erel *Eryngium elegans* Cham. Et Schlecht.

Ernu *Eryngium nudicaule* Lam.

VERBENACEAE

Vese *Verbena montevidensis* Spreng

Appendix 2: Average values of biomass of the species present in the 2008 and 2013 surveys, the rotational and continuous grazing treatments in the four areas evaluated.

	AREA 1				AREA 2				AREA 3				AREA 4			
	ROTATIONAL		CONTINUOUS		ROTATIONAL		CONTINUOUS		ROTATIONAL		CONTINUOUS		ROTATIONAL		CONTINUOUS	
	2008	2013	2008	2013	2008	2013	2008	2013	2008	2013	2008	2013	2008	2013	2008	2013
Pftu	0	2769,11	0	5,18	0	1519,41	0	447,87	0	162,07	0	0	0	25,12	0	874,93
Asmo	0	139,99	0	10,98	0	197,39	0	2,08	0	12,47	0	0	0	114,31	0	3,78
Batr	40,56	1795,29	100,53	189,31	653,01	197,2	1739,69	16,34	547,62	2470,11	1176,6	204,99	638,35	1316,41	102,04	105,36
Chsi	0	309,93	0	0	0	121,26	0	0	0	126,66	0	0	0	61,22	0	0
Chac	10,24	118,78	56,92	49,25	2,13	162,97	101,99	14,88	15,92	134,59	59,26	17,57	5,2	128,98	46,25	13,7
Cobo	0	0	0	0	0	17,83	0	9,3	0	0	0	0	0	33,56	0	21,28
Elmo	0	7,17	0	7,06	0	4,64	0	86,76	0	13,99	0	0	0	31,18	0	104,1
Euas	0	0	0	0	0	23,36	0	0,14	0	66,37	0	0	0	37,38	0	0
Euch	0	0	0	0	0	8,21	0	2,56	0	0	0	0	0	5,52	0	6,14
Fare	0	906,54	0	31,8	0	479,67	0	224,09	0	473,09	0	127,7	66,37	355,96	73,56	206,87
Gaam	0	550,82	0	3,32	0	401,28	0	42,37	0	126,55	0	99,7	0	151,37	0	63,02
Oran	0	0	0	0	0	10,13	0	5,3	0	3,19	0	0	0	24,13	0	79,84
Ptal	0	194,35	0	0	0	71,82	0	25,66	0	93,61	0	2,78	0	129,86	0	47,53
Ptpo	0	0	0	0	0	14,19	0	23,57	0	35,82	0	75,28	0	145,25	0	172,71
Sehe	0	169,68	31,63	8,31	0	25,24	0	5,89	0	24,92	0	8,33	0	47,02	8,32	22,38
Sese	0	1058,42	4,64	197,02	0	625,52	492,8	255,99	0	1490,41	892,8	225,83	0	508,76	308,73	51,94
Taof	0	0	0	97,92	0	21,42	0	303,01	0	0	0	0	0	56,32	14,54	307,26
Vefl	0	0	0	0	0	6,86	0	10,47	0	0	0	0	0	17,66	0	21,05
Venu	0	471,7	0	344,56	0	155,5	0	6,57	0	270,59	0	212,58	0	253,72	0	136,87
Dima	0	0	0	0	0	3,08	0	0,14	0	0	0	0	0	10,1	0	0
Dise	0	111,65	12,47	87,92	3,83	104,36	0	15,4	0	123,72	0	65,82	95,33	167,12	63,76	25,64
Evse	3,16	52,84	42,22	34,99	3,65	63,21	111,01	0	0	99,3	120,38	14,6	0	20,97	0	0
Cpsp	0	5,35	0	0	0	11,4	0	10,38	0	0	0	0	0	9,61	0	10,55
Cybr	38,69	252,7	238,04	25,34	1,27	273,4	86,19	0	118,92	280,79	86,19	26,07	0	223,6	79,49	0
Elvi	0	31,06	0	0	0	9,24	0	0	0	4,92	0	0	0	2,36	0	0
Fidi	0	415,63	0	2,54	0	205,7	0	377,13	0	233,38	0	283,13	0	644,27	0	321,94
Anbi	0	0	0	0	0	10,77	0	4,88	0	128,07	0	0	0	22,24	0	4,1
Anla	0	610,87	0	54,8	0	153,21	122,45	20,66	8,84	895,28	322,45	248,52	0	109,85	0	170,15
Anse	0	29,75	0	0	0	74,32	0	212,21	0	4,92	0	179,28	0	195,55	0	104,39
Ante	0	61,64	0	0	0	16	0	13,67	0	0	0	0	0	328,36	0	4,09
Arur	0	141,83	0	0	0	216,74	0	1,52	0	0	0	0	0	4,26	0	5,36
Arfi	0	13,98	0	0	0	28,58	0	0	0	0	0	0	0	47,32	0	0
Arju	0	0	0	0	0	10,24	0	1,83	0	0	0	0	0	20,2	0	4,57
Arla	0	186,54	0	0	0	132,27	0	4,92	0	245,92	0	9,85	0	522,34	115,44	7,56
Axar	0	202,01	0	3,62	0	234,35	0	0,14	0	321,9	0	0	0	34,29	28,29	4,09
Axje	0	0	0	0	0	7,58	0	5,99	0	0	0	0	0	11,46	0	11,98
Axsu	0	6,29	0	0	0	3,19	0	611,71	0	0	0	0	0	8,52	0	323,91
Axaf	110,6	1917,15	813,33	86,86	31,3	2588,87	970,46	103,77	36,71	2898,4	1770,46	48,18	90,13	5664,5	564,74	0
Bola	0	132,23	0	31,26	0	36,76	0	0,14	0	130,46	0	23,37	64	164,76	113,41	2,36
Brru	0	20,67	11,7	0	0	5,26	0	0	0	0	0	0	0	8,2	0	0
Brpo	0	18,76	0	0	0	0,8	0	5,27	0	21,96	0	0	0	4,97	0	7,41
Brmi	0	3,22	0	188,7	0	135,93	0	26,09	0	144,62	0	2,78	0	12,92	0	62,64
Brsu	0	87,48	0	7,51	0	227,29	14,52	2,08	0	132,46	10,84	14,16	0	38,69	0	0
Brau	0	0	0	0	0	22,19	0	195,04	0	0	0	134,46	0	7,26	0	12,6
Brca	0	0	0	0	0	1,35	0	0	0	0	0	0	0	112,67	0	0

Cavi	0	0	0	0	0	1,59	0	0	0	0	0	2,78	0	4,26	0	0
Mnse	0,99	429,5	40,15	52,44	0	245,68	314,98	0	31,17	505,61	302,76	48,46	0	166,83	366,89	0
Elin	0	0	0	0	0	21,1	0	0	0	9,44	0	0	0	2,36	0	0
Erai	0	41,2	0	0	0	2,32	0	3,32	0	4,92	0	0	0	132,89	39,96	6,14
Erba	0	13,86	0	0	0	4,64	0	16,12	0	7,31	0	0	0	0	0	29,89
Erlu	0	166,15	0	0	0	99,12	0	2,08	0	97,76	0	0	0	49,23	0	2,05
Erne	0	6,02	0	0	0	17,03	7,07	0	0	27,34	7,07	9,31	0	31,47	50,54	0
Eran	0	0	0	0	0	3,43	0	0	0	0	0	0	0	12,06	0	0
Euul	0	0	0	0	0	5,12	0	0	0	0	0	0	0	5,84	0	0
Lomu	0	0	0	0	0	402,24	0	0	0	73,1	0	0	0	5,84	0	0
Hyvi	0	0	0	128,27	0	2,8	0	0	0	0	0	91,37	0	5,84	0	2,36
Sthy	118,47	140,05	0	55,66	0	126,41	0	0	0	130,23	0	73,63	7,27	240,71	191,84	0
Disa	175,21	196,49	37,65	33,04	0	335,03	74,8	0	9,14	128,26	74,8	73,36	2,05	1354,19	452,08	0
Paal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Padi	34,82	282,81	73,8	51,18	0	48,52	0	0	0	48,87	182,16	13,26	0	72,97	0	0
Pagu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,26	0	0	0	0,73	0	0
Pali	0	50,32	0	0	0	61,45	0	0	0	0	0	25,09	0	0	16,41	67,56
Pamo	0	0	0	0	0	131,44	0	8,39	0	0	0	388,84	0	0	0	320,22
Pale	0	141,83	0	0	0	17,69	5,59	0	0	354,51	8,78	0	0	11,05	0	0
Pano	473,22	2379,4	386,42	29,62	283,38	3756,95	848,85	207,7	323,92	4714,62	1428,85	41,2	6,47	5370,94	1856,82	419,26
Papl	0	57,44	0	7,24	0	66,67	0	0	0	36,17	0	26,87	0	5,21	0	0
Papo	0	0	0	0	0	2,56	0	0	0	0	0	0	0	5,52	0	0
Papu	0	715,45	59,03	17,3	0	1458,19	13,36	0	200,68	1776,35	81,75	21,68	0	35,62	0	0
Paur	0	0	0	0	0	0	0	3,04	0	0	0	0	0	0	0	1,73
Poan	0	3,39	0	0	0	0	0	0	0	5,29	0	0	0	323,15	0	0
Pimo	24,48	798,69	26,11	51,34	5,57	1004,93	63,79	0	168,42	239,08	186,36	46,85	0	429,16	484,29	0
Pist	0	57,45	0	18,9	0	0	0	0	0	26,61	0	34,57	0	0	0	0
Scmi	0	51,61	0	0	0	8,45	0	0	0	88,27	0	7,79	0	0	0	0
Scsp	0	16,44	0	0	0	4,22	0	0	0	11,75	0	0	0	11,04	0	0
Scte	0	0	0	0	0	4,64	0	0	0	20,69	0	0	0	0	0	0
Spin	0	1078,98	6,15	52,61	243,51	1117,11	585,33	2,32	26,49	1530,73	1575,33	30,45	0	463,63	355,09	0
Sepa	0	52,76	0	18,37	0	42,56	0	0	0	54,24	0	20,69	0	103,67	64,68	0
Sthi	0	118,48	8,35	17,21	0	96,76	0	0	0	0	5,59	0	0	23,88	7,7	0
Stse	0	50	0	40,09	0	49,36	0	0	4,12	248,22	0	0	0	570,14	0	0
Stme	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stnu	0	0	0	8,31	0	0	0	0	0	0	0	99,42	0	0	0	59,9
Trmo	0	20,02	0	0	0	10,36	0	0	0	19,64	0	0	0	7,84	0	0
Hyde	25,28	47,29	23,93	19,17	0	39,74	100,61	0	0	83,48	100,61	29,92	0,73	256,43	47,89	0
Hepu	0	38,68	0	31,42	0	18,99	0	19,7	0	47,74	0	178,02	0	72,02	0	166,8
Sila	0	32,09	0	10,86	0	5,38	0	0	0	80,92	0	42,01	0	64,33	0	0
Sapr	0	0	0	0	0	0	0	127,73	0	0	0	371,62	0	0	0	0
Scra	0	34,16	0	0	0	0	0	0	0	22,56	0	4,66	0	0	0	0
Adbi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19,64	0	0	0	6,46	0	0
Adla	0	12,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,29	0	0
Aefa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chre	0	5,81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crtw	0	0	0	0	0	0	0	2,08	0	0	0	0	0	0	0	2,05
Dede	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18,23	0	0	0	4,58	17,26	2,05
Dead	0	2,88	0	0	0	4,22	0	0	0	17,72	0	0	0	4,58	0	0
Deba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50,72	10,81	2,05
Dein	22	679,5	31,2	85,96	3,14	860,3	60,73	0,38	11,2	382	86,53	39,6	2,73	720,14	1295,84	2,68
Erca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Erta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arbu	0	32,42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mapr	0	39,35	0	3,09	0	0	0	0	0	17,85	0	0	0	0	0	0
Stle	0	30	0	0	0	4,22	0	0	0	26,24	0	0	0	0	0	0
Stmo	0	36,47	0	12,2	0	10,82	0	0,14	0	19,49	0	0	0	31,83	62,36	3,15
Trpo	0	220,2	62,83	22,53	0	64,31	190,74	0	0	123,98	216,54	18,36	0	257,16	0	0
Trre	0	0	35,7	0	0	25,07	11,08	2,56	0	29,25	23,3	0	0	32,06	0	2,05
Trri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zody	0	8,71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nomo	0	24,68	0	0	9,57	10,44	0	0	0	8,93	0	0	0	15	0	0
Cugl	0	19,61	0	0	0	0	0	0	0	28,64	0	0	0	2,29	0	0
Cuin	0	5,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,73	0	0
Sire	0	0	0	8,27	0	0	0	2,8	0	0	0	0	0	0	0	5,84
Sirh	0	0	0	0	0	0	0	5,54	0	0	0	0	0	0	0	15,71
Oxbr	15,04	83,95	67,34	7,24	0	41,27	78	0,38	6,51	86,21	78	23,92	0	212,38	52,79	2,68
Plto	0	37,98	0	6,18	0	0	0	1,11	0	28,46	0	0	0	0	0	3,63
Poli	0	30,84	26,42	0	0	0	0	0,14	0	0	0	0	0	0	0	2,36
Popu	0	19,6	0	3,89	0	8,25	0	0	0	20,65	0	0	0	59,95	0	0
Pohy	0	7,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Boer	0	37,72	0	0	0	4,22	0	0	0	6,96	0	0	0	0	0	0
Bove	0	2,88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Reri	8,41	140,69	0	33,24	6,62	29,6	14,52	0	0	84,69	17,37	43,81	0	159,62	101,19	0
Ribr	4,95	134,26	23,92	69,4	8,88	42,66	11,63	0	17,74	140,95	11,63	29,11	0	184,76	174,63	0
Bulo	0	6,42	0	0	0	0	0	0	0	4,37	0	0	0	0	0	0
Pein	0	8,76	2,31	0	0	0	0	0	0	4,75	0	0	0	0	0	0
Pise	0	7,46	0	0	0	44,06	13,35	0	0	61,36	13,35	0	0	0	0	0
Aple	0	67,04	8,04	22,51	0	20,42	0	0	0	37,43	0	9,41	0	3,75	5,83	0
Ceas	0	74,84	157,89	3,09	6,38	9,73	23,75	0	0	13,55	18,6	2,78	0	0	0	0
Erci	0	28,92	0	7,24	0	43,28	13,35	0	0	43,28	13,35	0	0	0	0	0
Erpr	0	4,53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Erho	2645,07	450,62	1200,37	9,11	3016	121,42	865,43	423,72	2486,13	2607,07	1065,43	1329,44	2646,11	2545,66	1455,99	0
Erel	0	3,29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,24	0	0	0	0
Erpl	0	28,23	0	0	4,91	36,02	56,87	0	0	37,18	56,87	0	0	0	0	0
Piru	0	0	0	0	0	2,13	0	0	0	0	0	0	0	23,96	7,7	0
Ernu	0	30,43	0	0	0	0	0	0	0	6,04	0	0	0	3,02	0	0
Vese	0	38,46	0	8,84	3,19	8,64	335,71	0	0	12,29	335,71	0	0	7,83	301,01	0
Tigr	0	35,52	0	3,09	0	10,84	0	0	0	33,38	0	0	0	34,93	37,01	0
Sopt	0	58,45	0	3,35	0	8,54	0	0	0	12,59	0	0	0	72,8	0	0
Baoc	0	11,52	0	10,86	0	94,88	0	0	0	106,68	0	0	0	107,78	0	0
Drbr	0	74,33	17,52	0	0	0	0	0	0	24,25	0	0	0	121,4	0	0
Nive	0	16,16	21,61	0	19,39	37,42	63,15	0	0	51,61	63,15	0	0	19,54	0	0
Hyex	0	11,45	0	14,22	0	0	0	0	0	47,38	0	8,87	0	15,08	0	0
Caso	0	72,9	12,23	3,35	4,91	52,17	60,73	0	0	73,21	60,73	22,85	0	35,07	0	0
Oxar	0	3,88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vumy	0	17,06	0	10,59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pecl	0	48,88	33,62	3,62	2,85	4,76	0	0	0	7,73	0	2,78	0	0	0	0
Popu	0	10,98	5,48	0	0	19,38	0	0	0	27,35	0	0	0	2,81	0	0
Chru	0	92,94	0	4,69	2,74	0	0	0	0	15,28	0	0	0	8,54	0	0
Oxla	0	90,98	3,4	0	0	0	0	0	0	0	11,08	0	0	0	0	0
Armo	0	20,59	0	0	0	0	0	0	0	4,31	0	0	0	0	0	0

CAPÍTULO 3. Influência do manejo de pastejo na variação de atributos funcionais foliares de gramíneas em comunidades campestres

Resumo

Questões: Quais são os efeitos de seis anos de pastejo rotacionado (descontínuo) e contínuo sobre a variância intra- e interespecífica dos atributos área foliar específica (SLA) e teor de matéria seca (LDMC) das espécies de gramíneas? Qual a influência desses potenciais efeitos sobre parâmetros de composição e diversidade funcional de comunidades campestres descritas por gramíneas?

Local: O estudo foi realizado em quatro áreas de pastagens nativas (Campos) com bovinos, na parte superior da bacia do Rio Camaquã, Rio Grande do Sul, Brasil.

Material e Métodos: Cada área de campo, anteriormente sob pastejo contínuo (com gado pastando livremente), foi dividida em dois tratamentos no ano de 2008, um com rotação dos animais (pastejo rotativo) e outro mantido sob pastejo contínuo. Em cada área e tratamento, foram instaladas 14 parcelas de 1m² para avaliação da vegetação. Em 2013, foram avaliados a biomassa das gramíneas e os valores de SLA e LDMC de 10 indivíduos por tratamento das principais espécies. Os tratamentos foram avaliados quanto a índices de diversidade funcional e composição funcional, e comparados com ANOVAs. Além disso, utilizamos gráficos de estimativas de densidade de Kernel para avaliar a variabilidade intraespecífica nas principais gramíneas, em cada tratamento.

Resultados: Os tratamentos, a partir da avaliação das espécies de gramíneas, apresentaram mudanças claras na composição e nos índices de diversidade funcional após seis anos de manejo diferenciado. A CWM- SLA foi maior nas áreas sob pastejo rotacionado e menor sob pastejo contínuo, enquanto a CWM- LDMC teve o padrão contrário. Diferentes índices de diversidade funcional (riqueza, diversidade e divergência funcional) tiveram valores maiores na condição de pastejo rotacionado em comparação com pastejo contínuo. Considerando a variabilidade intraespecífica, ficou evidente a mudança na amplitude e densidade de valores dos atributos dentro de cada espécie em relação ao tipo de manejo adotado. Além disso, houve mudanças notáveis quanto à participação quantitativa (biomassa) das espécies nas comunidades conforme o manejo.

Conclusões: A mudança no regime de pastejo estabelecida num período curto de tempo (seis anos) teve efeitos evidentes na variabilidade intra- e interespecífica de atributos foliares de gramíneas e no desempenho das espécies (biomassa) nas comunidades avaliadas. Esses efeitos, por sua vez, estão influenciando os parâmetros de composição e diversidade funcional e, conseqüentemente, as funções das comunidades em campos sob manejo distintos. Os componentes de diversidade funcional foram mais suscetíveis (redução) no pastejo contínuo, evidenciando a menor variabilidade funcional entre as gramíneas presentes devido às escolhas do gado, que exerce maior pressão sob determinadas características, principalmente as foliares, pois no pastejo contínuo a seletividade animal é mais acentuada, em relação ao pastejo rotativo. Áreas sob pastejo rotativo foram beneficiadas pelo manejo, tendo um incremento da riqueza, diversidade, divergência funcional.

Palavras-chaves: Poaceae, pastoreio, SLA, LDMC, rotativo e contínuo

Introdução

Grandes extensões de campos cobrem diferentes regiões em vários continentes, sendo que esses campos têm em comum a influência de eventos de distúrbio sobre seus parâmetros estruturais e funcionais (Parsons & Dumont 2003), dentre eles o pastejo por animais. O pastejo por animais domésticos, especialmente bovinos, ovinos e equinos, tem sido amplamente reconhecido por desempenhar um papel fundamental na estrutura e funcionamento de áreas campestres, pois interfere na fisionomia da vegetação em diferentes escalas, condicionando a heterogeneidade do dossel, a composição de espécies e a distribuição de abundâncias das espécies nas comunidades (del Pozo et al. 2006; Seifan & Kadmon 2006; Vavra 2007; Haynes et al. 2012). O componente formado pelas espécies de gramíneas é determinante para a avaliação dos efeitos do pastejo em comunidades campestres, uma vez que essas são as mais abundantes na vegetação de campos e geralmente as mais pastejadas (Boldrini & Eggers 1997). Além disso, também constituem uma parcela significativa da comunidade em termos de riqueza e diversidade de plantas (Boldrini et al. 2009; Cruz et al. 2010).

As gramíneas possuem expressiva plasticidade fenotípica (Jansson & Thomas 2008; Lemaire et al. 2009), onde indivíduos geneticamente semelhantes apresentam fenótipos diferentes (Callaway 2003), com mudanças e adaptações morfológicas desenvolvidas diante das condições do meio, dentre elas as pressões de pastejo. Essa plasticidade se reflete na variação intraespecífica de atributos, a qual pode alterar o nicho das espécies e ser um possível mecanismo associado ao aumento da complementariedade e diversidade de plantas em comunidades (Roscher et al. 2014).

Estudos que avaliaram atributos foliares em resposta à intensidade de luz, determinada por roçadas que objetivavam simular condições de pastejo, demonstraram uma maior plasticidade fenotípica e variação intraespecífica de atributos em ambientes

com maior acúmulo de biomassa e altura das plantas (Roscher et al. 2014). Sob condições de recursos limitantes (acúmulo de biomassa e altura: limitação luminosa), a competição geralmente é maior, conduzindo a uma assembleia de plantas com diferenciação nos atributos em termos de adaptação e eficiência na competição pelo recurso (Semmartin et al. 2006; Roscher et al. 2014).

Cada vez mais a análise de padrões e dinâmica de vegetação tem considerado atributos funcionais, características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que influenciam a habilidade de uma planta crescer, sobreviver e reproduzir, em vez de somente características taxonômicas (Diaz & Cabido 2001, Mason et al. 2005, Violle et al. 2007). Essa abordagem facilita a compreensão do funcionamento de ecossistemas, seja considerando atributos de efeito – ou seja, atributos que afetam funções ecossistêmicas – ou de resposta de indivíduos, espécies ou comunidades diante das condições do meio em que se inserem (Lavorel & Garnier 2002). Desta forma, em estudos de comunidades, tanto abordagens acerca da composição funcional (e.g., valores médios de atributos ponderados pela abundância das espécies) quanto de diversidade funcional têm sido amplamente utilizadas e se mostram muito eficientes (Cianciaruso et al. 2009).

A diversidade funcional é considerada uma medida do valor e da amplitude de variação das espécies e de suas características que influenciam o funcionamento das comunidades (Tilman 2001). Como tais características funcionais são componentes dos fenótipos dos organismos (Cianciaruso et al. 2009), a inclusão de dados sobre a variação intraespecífica tem sido considerada importante na avaliação de parâmetros funcionais de comunidades (Semmartin et al. 2006; Roscher et al. 2014). Por exemplo, Cruz et al. (2010) avaliaram a variação de atributos funcionais foliares entre e dentro de espécies de gramíneas, sob um gradiente de pastejo determinado por diferentes ofertas de

ferragem, e demonstraram que ambientes com baixa oferta de ferragem e alta press3o de pastejo apresentam indiv3duos e esp3cies com menor conte3do de mat3ria seca foliar (LDMC) e maior 3rea foliar esp3c3fica (SLA), quando comparados aos ambientes de alta oferta de ferragem e baixa press3o de pastejo. A diversidade funcional para esses dois atributos foi significativamente menor em 3reas com menor oferta de ferragem (Cruz et al. 2010).

Frequentemente, a diversidade funcional 3 dividida em tr3s componentes ou facetas: riqueza funcional, equidade funcional e diverg3ncia funcional, e uma forma de avaliar a influ3ncia ou resposta desses componentes ao meio 3 utilizando 3ndices esp3c3ficos para cada um (Mason et al. 2005, Mouchet et al. 2010). Por3m, poucos trabalhos emp3ricos tem considerado a abordagem complementar desses 3ndices de diversidade funcional. Em ambientes campestres, um exemplo 3 o trabalho de Roscher et al. (2014), que avaliou os componentes da diversidade funcional em um experimento de manipula3o da riqueza de esp3cies, onde evidenciaram um aumento dos tr3s componentes com o incremento da riqueza de esp3cies. Essa rela3o de aumento dos componentes da diversidade funcional conforme o aumento da riqueza de esp3cies, por3m, n3o 3 necessariamente um padr3o recorrente e precisa ser melhor investigada e associada 3 organiza3o das comunidades (Mouchet et al. 2010). Assim, diversos estudos quantificam a diversidade funcional sob condi3o3s ambientais distintas ou gradientes de dist3rbios. Por exemplo, tem-se observado um incremento da diversidade funcional em comunidades campestres sob menor intensidade de pastejo (de Bello et al. 2006, Flynn et al. 2009, Carmona et al. 2012), a qual pode ser acompanhada de um aumento da redund3ncia funcional decorrente de um aumento na participa3o de esp3cies funcionalmente semelhantes (Carmona et al. 2012).

No extremo sul do Brasil, vastas áreas de vegetação campestre se mantêm como campos nativos sob a influência do pastejo exercido pela produção pecuária extensiva (Garcia et al. 2002; Palláres et al. 2005; Overbeck et al. 2007). Esses campos tem alta biodiversidade, sendo que as gramíneas são fisionomicamente predominantes, têm elevada riqueza de espécies – 410 espécies registradas (Boldrini 2009), e são amplamente influenciadas por diferentes intensidades de pastejo (Cruz et al. 2010). Nesse contexto, os objetivos do presente estudo foram verificar (i) a influência do manejo do pastejo na composição e diversidade funcional de comunidades campestres descritas por gramíneas, e (ii) os efeitos sobre a variação intra- e interespecífica de atributos foliares (SLA e LDMC) das espécies de gramíneas.

O manejo do pastejo avaliado no presente estudo é resultado de cinco anos de diferenciação entre pastejo contínuo, onde os animais pastejam livremente e continuamente a área toda, e um pastejo rotacionado, onde os animais são conduzidos por diferentes poteiros conforme a oferta de forragem do campo e mantidos sob um determinado tempo. Duas hipóteses principais são consideradas: a primeira delas é que áreas que passaram a receber pastejo rotacionado são funcionalmente mais diversas que aquelas mantidas sob pastejo contínuo, pois os intervalos entre os eventos de pastejo permitem a coexistência tanto de espécies com características de adaptação ao pastejo, quanto espécies pouco tolerantes ao pastejo intenso e contínuo (Pavlů et al. 2003; 2006), promovendo assim um incremento da diversidade funcional em relação às comunidades sob pastejo contínuo. A segunda hipótese diz respeito à composição funcional das comunidades e à diferenciação intra- e interespecífica nos atributos das gramíneas, gerada pelas diferenças de manejo. Espera-se que áreas sob pastejo rotativo apresentem maior SLA e menor LDMC que áreas sob pastejo contínuo, tanto devido a

mudanças na composição ou abundância de espécies (variação interespecífica) quanto por mudanças associadas à plasticidade fenotípica das espécies (intraespecífica).

Material e Métodos

Área de estudo e amostragem da vegetação

O trabalho foi realizado em quatro áreas localizadas na porção superior da bacia do Rio Camaquã, nos municípios de Pinheiro Machado e Piratini, Rio Grande do Sul (RS), Brasil. A região fisiográfica é a Serra do Sudeste, embasada pelo substrato granítico do Escudo Cristalino Sul-Rio-Grandense. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é o temperado úmido (Cfb), com temperatura do ar média anual de 16°C e precipitação média anual em torno de 1380 mm (Peel et al. 2007).

Cada área foi dividida em duas porções (dois tratamentos): uma permaneceu sob o manejo de pastejo contínuo dado pelo proprietário até aquele momento, enquanto a outra passou a ser manejada com pastejo rotativo. No pastejo rotativo as áreas foram subdivididas em áreas menores com cercas eletrificadas. Essa subdivisão ocorreu no ano de 2008, mas a avaliação da vegetação e dos atributos funcionais das gramíneas ocorreu na primavera de 2013, após cinco anos sob tratamentos diferenciados.

No tratamento de pastejo contínuo, os animais tinham livre acesso às áreas constantemente, sem nenhum tipo de repouso da vegetação campestre durante todo o período. No pastejo rotativo, a área destinada a este manejo em cada propriedade foi subdividida em oito poteiros menores, onde grupos de animais permaneciam por um período de 3 a 7 dias alternadamente em cada poteiro. Após esse período, os animais eram transferidos para o poteiro com a vegetação já reestabelecida do período com pastejo anterior, pois esteve em descanso, e assim sucessivamente até o retorno ao primeiro poteiro. A permanência do gado em cada poteiro variou de acordo com as

condições ambientais locais, mas o limite inferior de altura da vegetação era de aproximadamente 7 cm. Acredita-se que este limite indica uma quantidade de biomassa capaz de permitir o rápido retorno da biomassa das plantas (Fuhlendorf et al. 2001; Pavlů et al. 2006). O período de descanso de cada potreiro variou de 30 a 40 dias.

Em cada área, foram alocadas 14 parcelas permanentes por tipo de manejo do pastejo (contínuo e rotativo), cujas dimensões eram de 0,5 m x 2 m. Estas parcelas foram subdivididas em quadros consecutivos de 0,25 m² para facilitar a amostragem das espécies e a estimativa de suas abundâncias. Consideramos apenas as gramíneas presentes nos quadros, uma vez que constituem o principal componente de forragem dos animais nas comunidades estudadas e estávamos interessados em avaliar o efeito do manejo nas respostas de atributos funcionais das espécies de gramíneas.

As espécies de gramíneas foram descritas conforme suas respectivas quantidades de biomassa por comunidade (parcela de 1m²), através de estimativas visuais de biomassa por quadro. A estimativa de biomassa foi adaptada do método Botanal (Tohill et al., 1992). Esse é um método de dupla amostragem que utiliza padrões de referência de produção de biomassa, usualmente variando de 1 a 5, para estimar a disponibilidade de biomassa seca total. Os padrões de referência são definidos após uma avaliação preliminar da área, que permite definir a amplitude de variação na biomassa disponível no potreiro. Esta estimativa é seguida da escolha de uma unidade amostral com o valor mínimo e de outra com o valor máximo. É importante que a escolha não esteja baseada em mínimos ou máximos absolutos, os quais não se repetirão ao longo da amostragem. Depois são escolhidos os valores intermediários dentro de cada intervalo. Os avaliadores estimam notas entre 1 e 5 para cada unidade amostral (neste caso, cada quadro de 0,25 m²) com base nos padrões de referência e realizam uma classificação das espécies da 1^a a 5^a colocação, sem que seja necessário conhecer a sua contribuição em

peso seco, mas apenas a ordem dentro desta classificação. A biomassa total foi então calculada com base nas estimativas visuais ajustadas através de regressões entre estas e o peso seco de algumas amostras aleatórias cortadas posteriormente (10 a 15). Sobre este total são aplicados os percentuais de cada espécie segundo suas colocações, sendo que o restante da biomassa é dividido entre as outras espécies presentes nas unidades amostrais.

Atributos funcionais

Os atributos selecionados para medição foram teor de matéria seca (LDMC, do inglês *leaf dry matter content*) e área foliar específica (SLA, do inglês *specific leaf area*), pois são considerados atributos eficientes para descrever diferentes condições do ambiente (sejam elas naturais ou mediadas por variáveis antropogênicas) e são diretamente relacionados ao desempenho, crescimento e produtividade das plantas (Garnier et al. 2004; Garnier et al. 2007 e Hodgson et al. 2011). Esses dois atributos são comumente negativamente correlacionados. O LDMC representa a proporção de matéria seca foliar em relação ao peso da folha hidratada, sendo expresso em g.kg^{-1} . Geralmente, valores elevados de LDMC estão associados a habitats com restrições ambientais, pobres em nutrientes ou sob constante distúrbio, onde predominam espécies de crescimento lento e maior conservação de recursos (Pontes et al. 2010). O atributo SLA expressa a eficiência da planta em transformar um grama de matéria seca em área fotossinteticamente ativa (razão entre área foliar e peso seco foliar, expresso em $\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$), sendo um dos atributos indicadores da produtividade primária (Pontes et al. 2010). Valores elevados de SLA estão associados a ambientes com alta disponibilidade de recursos, onde predominam espécies com elevada habilidade de captação de recursos, com consequente ciclagem mais rápida de nutrientes (Pontes et al. 2010).

Concomitantemente à amostragem de identificação das espécies de gramíneas e de sua biomassa nas comunidades, foram coletadas amostras foliares das espécies que tiveram participação superior a 3% em relação à massa total de forragem, para determinar os atributos LDMC e SLA (segundo Garnier et al. 2001 e Cornelissen et al. 2003). Foram coletados 10 indivíduos (afilhos) de cada espécie, em cada tratamento, e acondicionados em recipientes plásticos com água deionizada até seu terço inferior, com o cuidado de não danificar as lâminas foliares. Após, os recipientes foram colocados em caixas de isopor com gelo, para serem transportados até o refrigerador do laboratório. As amostras permaneceram no refrigerador por um período mínimo de seis horas ou até 24h, sob temperatura de 2-6°C com escuridão total até o momento de separação e padronização das amostras. Após este período, cinco folhas adultas íntegras (saudáveis e não pastejadas), por indivíduo coletado, foram separadas e pesadas para a obtenção do peso fresco. Em seguida, estas folhas foram digitalizadas com *scanner* de mesa para a determinação da área foliar através do *software* ImageJ. Posteriormente, as folhas foram acondicionadas em embalagens de papel e levadas à estufa de ar forçado a 65°C, por um período de 72 horas ou até a estabilização do peso seco. As amostras foram então pesadas, para posterior estimativa dos atributos LDMC e SLA.

Análise dos dados

Para uma avaliação das diferentes facetas da diversidade funcional conforme os dois tratamentos de manejo, foram utilizados os três índices propostos por Villéger *et al.* (2008): riqueza funcional (*FRic*), equidade funcional (*FEve*) e divergência funcional (*FDiv*). Além destes, foi também considerada a estimativa pela Entropia Quadrática de Rao (*Q*) (Botta-Dukát 2005), por ser amplamente utilizada e assim permitir melhor comparação com outros trabalhos. Porém o Rao e o *FDiv* tendem a ser bastante

correlacionados (Mouchet et al. 2010). A composição funcional média da comunidade, considerando o valor dos atributos por espécie e as respectivas abundâncias relativas em termos de biomassa das gramíneas presentes, foi avaliada através do CWM (*Community Weighted Mean*, Laliberté & Legendre 2010).

Os cálculos foram conduzidos com o auxílio da função ‘dbFD’ (*Distance-Based Functional Diversity Indices*) do pacote *FD* no programa R versão 3.1.2 (Laliberté et al. 2013). Para tanto, organizamos duas matrizes de dados: (a) uma matriz das comunidades (parcelas) com os valores de biomassa para as espécies de gramíneas incluídas segundo nosso critério de representar pelo menos 3% da biomassa de forragem; e (b) uma matriz de atributos funcionais, apresentando as espécies e seus valores médios de SLA e LDMC. Entretanto, tanto os índices quanto o CWM foram estimados separadamente por tratamento, uma vez que foi mantido o valor médio do atributo da espécie conforme os indivíduos coletados de cada tipo de manejo (ou seja, baseado em 10 indivíduos do pastejo contínuo e 10 do pastejo rotativo). Para verificar a significância das diferenças entre os tratamentos, foram realizadas ANOVAS, em bloco (cada propriedade), com teste de aleatorização (10000 iterações).

Além disso, para verificar a distribuição dos valores de atributos tanto dentro de cada espécie (variabilidade intraespecífica) quanto entre espécies nos dois tratamentos, foi utilizada a função ‘sm.density.compare’, do pacote *SM* no programa R, para construir gráficos da estimativa de densidade de Kernel por espécie. Aqui utilizamos as cinco espécies mais abundantes com ocorrência em ambos os tratamentos, e objetivamos demonstrar graficamente a variação intra- e interespecífica dos atributos conforme o manejo do pastejo (rotativo *versus* contínuo).

Resultados

Diversidade e composição funcional

A análise de diversidade funcional foi conduzida a partir dos dados de biomassa de 21 espécies de gramíneas, as quais representavam mais ou pelo menos 3% da forragem disponível nas comunidades campestres. As espécies que foram estudadas estão na tabela 1, com seus respectivos valores médios de biomassa, LDMC e SLA por tratamento.

Tabela 1. Valores médios de biomassa, LDMC e SLA, das espécies de gramíneas avaliadas para cada tratamento de manejo do pastejo (Rotativo, Contínuo), em áreas de campo nativo no Sul do Brasil.

Espécies	Biomassa ($kg\ MS.ha^{-1}$)		LDMC ($g.kg^{-1}$)		SLA ($m^2.kg^{-1}$)	
	Rotativo	Contínuo	Rotativo	Contínuo	Rotativo	Contínuo
<i>Andropogon lateralis</i>	1769,20	494,13	379,97	279,32	8,55	14,46
<i>Aristida jubata</i>	30,43	6,41	390,34	350,34	7,28	9,28
<i>Aristida laevis</i>	1087,07	22,32	483,09	563,09	6,36	5,36
<i>Axonopus affinis</i>	13068,92	249,93	234,13	192,42	23,68	18,68
<i>Axonopus argentinus</i>	792,54	7,85	237,98	197,21	27,67	15,55
<i>Bothriochloa laguroides</i>	464,23	57,12	326,32	306,44	17,17	15,17
<i>Chascolytrum rufum</i>	34,13	2,96	257,43	217,67	19,34	14,34
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	485,92	23,74	245,62	234,23	21,35	18,35
<i>Dichanthelium sabulorum</i>	2013,97	106,41	232,00	232,00	23,53	18,23
<i>Mnesithea selloana</i>	1347,58	100,89	309,66	3291,68	16,41	13,26
<i>Nassella neesiana</i>	917,71	40,09	499,79	468,39	6,46	9,46
<i>Paspalum dilatatum</i>	453,17	64,44	304,76	304,76	17,57	17,57
<i>Paspalum leptum</i>	525,05	13,19	267,49	207,69	18,42	15,23
<i>Paspalum notatum</i>	16221,90	722,09	308,78	276,65	17,03	13,94
<i>Paspalum plicatulum</i>	165,47	34,11	391,76	368,17	7,24	8,24
<i>Paspalum pumilum</i>	3985,59	38,98	271,31	211,94	18,82	14,23
<i>Piptochaetium montevidense</i>	2471,86	98,19	391,80	331,45	8,43	6,43
<i>Saccharum angustifolium</i>	15,49	33,83	467,32	432,82	7,74	6,32
<i>Setaria parviflora</i>	253,21	39,06	284,35	256,98	20,32	15,03
<i>Sporobolus indicus</i>	4190,45	85,37	381,60	352,35	8,22	7,02
<i>Steinchisma hians</i>	637,40	129,29	234,65	204,14	23,43	18,56

Os índices de diversidade funcional representados pela entropia quadrática de Rao, riqueza funcional e divergência funcional (Fig. 1a, 1b e 1d, respectivamente) expressaram valores significativamente maiores no tratamento de pastejo rotativo ($p < 0,05$). A equidade funcional, porém, não apresentou diferença significativa, tendo uma amplitude maior nas áreas de pastejo contínuo (Fig. 1c).

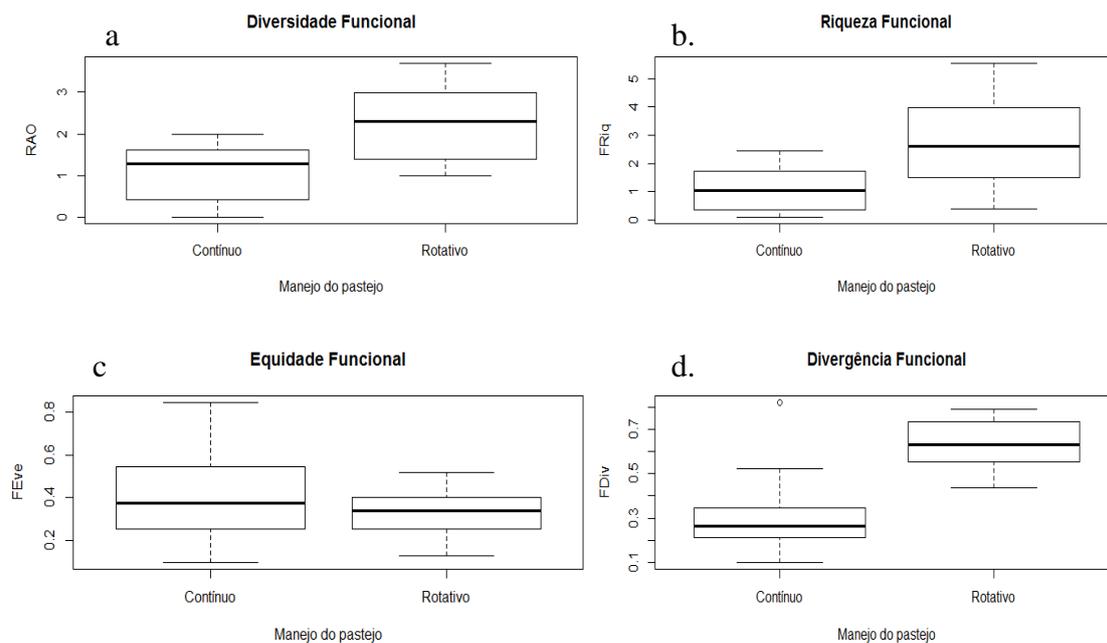


Figura 1. Componentes da diversidade funcional representada pelos atributos SLA e LDMC das principais espécies de gramíneas nos tratamentos de pastejo rotativo e contínuo, em áreas de campo nativo no Sul do Brasil. Em (a) entropia quadrática de Rao, (b) riqueza funcional (FRic), (c) equidade funcional (FEve) e (d) divergência funcional (FDiv). Os tratamentos diferiram quanto ao Rao, FRic e FDiv ($p < 0,05$).

Considerando a composição funcional das comunidades, expressa pelas gramíneas dominantes, observamos que o CWM para o LDMC foi significativamente menor nas áreas de pastejo rotativo do que no pastejo contínuo (Fig. 2; $F_{2,53}=11,23$; $p < 0,05$), demonstrando a presença de gramíneas com elevada biomassa e elevado acúmulo de matéria seca em suas folhas nessas comunidades. Por outro lado, o valor médio da SLA foi maior nas áreas de pastejo rotativo ($F_{2,53}=30,17$; $p < 0,05$), demonstrando que as gramíneas mais abundantes em geral apresentam folhas maiores e mais tenras.

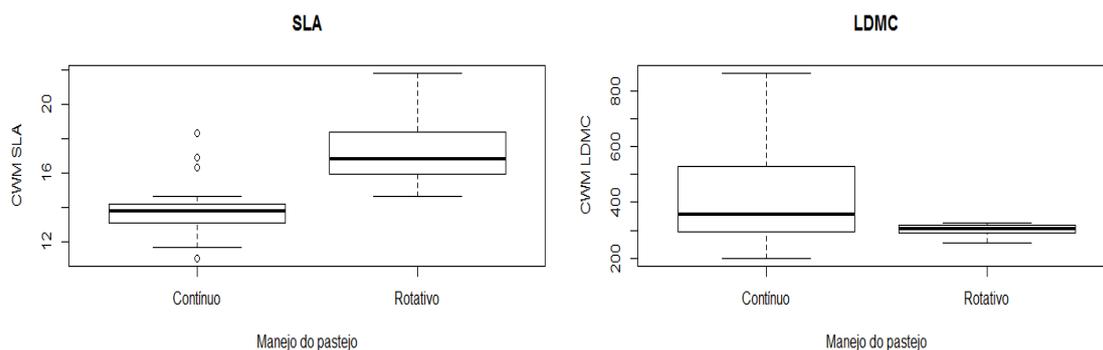


Figura 2. Valores médios das comunidades ponderados pela abundância das espécies de gramíneas (CWM) para os atributos teor de matéria seca foliar (LDMC) e área foliar específica (SLA) nos tratamentos de pastejo rotativo e contínuo, em campos nativos pastejados com gado, no Sul do Brasil. Ambos os atributos diferem entre tratamentos ($p < 0,05$).

Variabilidade intra- e interespecífica das principais gramíneas

Os padrões de estimativa de densidade dos valores dos atributos das espécies oscilaram entre os tratamentos (Fig. 3). No tratamento de pastejo rotativo, as espécies *A. lateralis*, *A. affinis* e *D. sabulorum* apresentaram valores semelhantes (maior sobreposição) e maiores de SLA, em contraponto a *P. notatum* e *P. montevidense* que se sobrepuseram entre si, com valores mais baixos de SLA. Considerando o atributo LDMC, estas duas últimas espécies deixam de se sobrepôr, sendo que *P. montevidense* possui valores mais elevados de LDMC. Da mesma maneira, *A. lateralis* deixa de se sobrepôr às espécies *A. affinis* e *D. sabulorum* em termos de valores de LDMC no pastejo rotativo.

Os valores das espécies, todavia, mudam no tratamento de pastejo contínuo. Isso pode ser observado para os valores de SLA de *A. affinis* e *P. notatum*, onde ambos tiveram maior frequência de valores mais altos de SLA se comparados ao pastejo rotativo. Já em termos de LDMC, *A. lateralis* e *P. notatum* são as duas espécies que mais diferiram seus padrões quando comparados ao pastejo rotativo. *A. lateralis* passou a ter maior proporção de indivíduos com LDMC menor, enquanto que *P. notatum* assume um padrão de menor amplitude de valores, estando a maior densidade concentrada em valores mais altos de LDMC.

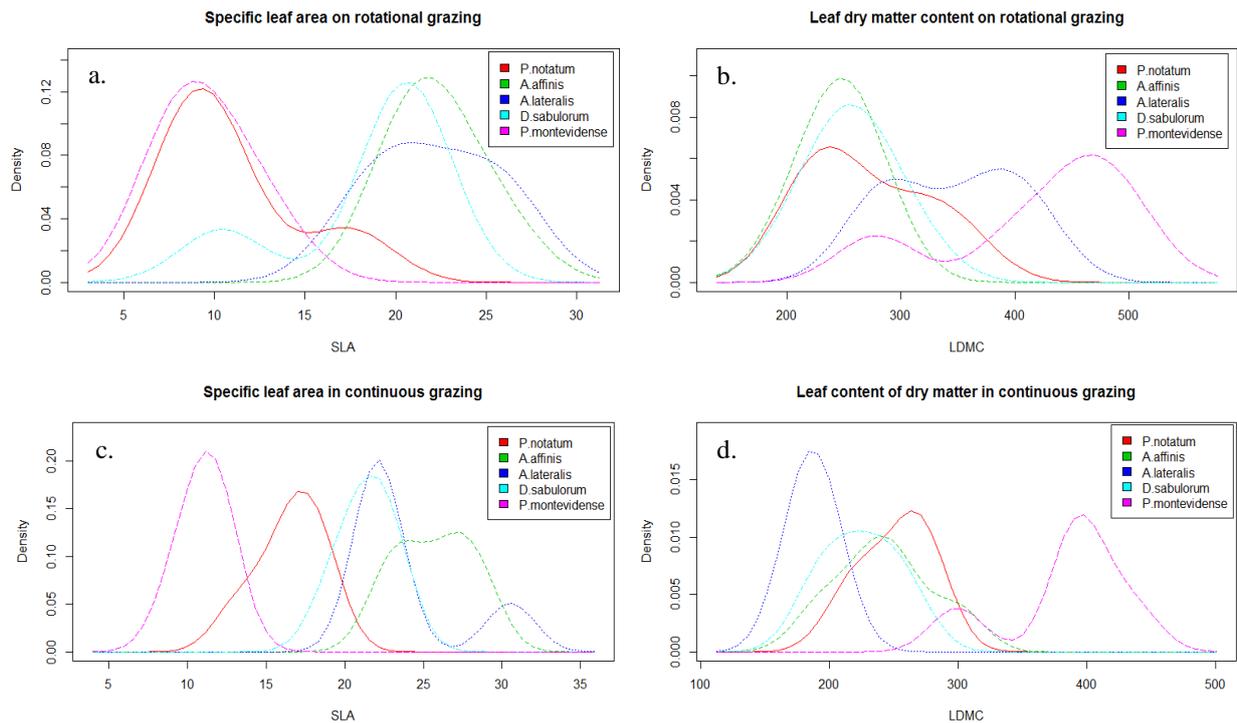


Figura 3. Diagramas da distribuição de densidade dos valores dos atributos teor de matéria seca foliar (LDMC) e área foliar específica (SLA) de 10 indivíduos das cinco principais gramíneas, conforme cada tratamento de manejo: pastejo rotativo (3a e 3b), em campos pastejados com gado, no Sul do Brasil.

Discussão

Os objetivos deste trabalho foram determinar a influência dos manejos de pastejo contínuo e rotativo na composição e diversidade funcional das comunidades de plantas, caracterizadas pelas gramíneas, bem como na variabilidade dos atributos das principais espécies. Nossa hipótese de que em áreas com pastejo rotacionado haveria um incremento da diversidade funcional foi corroborada para dois componentes: riqueza funcional e divergência funcional (tanto *FDiv*, quanto *Rao*); a equidade funcional não apresentou valores significativos. Quanto à composição funcional, verificamos que de fato as áreas de pastejo rotativo apresentam maiores valores de SLA e menores valores de LDMC em relação às áreas sob pastejo contínuo. Tanto as diferenças observadas na composição funcional quanto na diversidade funcional estão potencialmente associadas à variação inter- e intraespecífica observada entre as principais espécies de gramíneas,

uma vez que estas respondem claramente ao tipo de manejo do pastejo que seus indivíduos estão submetidos.

Diversidade e composição funcional

As áreas sob pastejo rotativo foram mais produtivas em termos de acúmulo de biomassa vegetal. Considerando que esse manejo tende a padronizar a pressão de pastejo sobre todas as espécies presentes, num tempo e área determinados, a competição entre elas, decorrente da vantagem de algumas espécies pela seleção de herbivoria por parte dos animais, diminui (Alrababah et al. 2007). Assim, o manejo imposto pode promover um aumento na eficiência de utilização dos recursos disponíveis à comunidade, com consequente incremento na produtividade (Tilman et al. 2001), decorrente da maior partição de nichos entre as espécies (indivíduos) que coexistem, conforme demonstrado pela maior riqueza funcional nessas áreas (Petchey 2003).

Alguns estudos demonstram que a riqueza e a diversidade funcional estão associadas positivamente com a riqueza de espécies (Lohbeck et al. 2012; Whitfeld et al. 2014), porém não necessariamente, dada a redundância funcional entre espécies que coocorrem numa mesma comunidade (Carmona et al. 2012). No presente trabalho a riqueza funcional foi maior em áreas de pastejo rotativo (Fig. 1b e Apêndice 1), indicando a presença de espécies com atributos mais diferenciados entre si coexistindo na mesma comunidade, dado o espaço funcional definido pelos atributos SLA e LDMC. Alguns autores sugerem que quanto maior a riqueza e diversidade funcional, maior a resiliência do sistema (Tilman et al. 1997; Walker et al. 1999), assim áreas sob pastejo rotativo potencialmente apresentam maior resiliência diante de eventos de distúrbio do que áreas sob pastejo contínuo, superando mais rapidamente suas características e

funções diante de adversidades ambientais e distúrbios como perda de biomassa por eventos de pastejo (Walker et al. 1999).

A diversidade funcional, medida pelos índices de Rao e divergência funcional (*FDiv*), também foi maior em áreas sob o tratamento de pastejo rotativo. Estes índices, ao contrário da riqueza funcional, levam em consideração não só as diferenças em termos da amplitude de valores dos atributos funcionais, mas também a abundância das respectivas espécies na comunidade (Mochet et al. 2010; Schleuter et al. 2010). Como os valores de biomassa das espécies diferem consideravelmente entre os tratamentos (Tabela 1), e a biomassa total das comunidades do tratamento de pastejo rotativo foi maior, as diferenças apontadas por estes dois índices reforçam a observação de melhor partição dos recursos entre espécies com estratégias funcionais divergentes nessas comunidades. A utilização desses campos pelos animais parece promover uma maior variedade e heterogeneidade de nichos para as espécies (Briske et al. 2008). Pontes et al. (2010) também evidenciaram que em áreas com maior produtividade e disponibilidade de biomassa e com períodos de pastejo alternados a períodos de descansos, a diversidade de grupos funcionais foi maior, pois a diminuição da competição permitiu uma coexistência maior de espécies funcionalmente diferentes.

O pastoreio contínuo pode estar atuando como um filtro ambiental, limitando o estabelecimento a plantas com características funcionais específicas, tanto aquelas que permitem tolerar o pastejo excessivo (espécies mais palatáveis), quanto aquelas que são evitadas pelos pastejadores (espinhosas ou muito fibrosas), o que conduz à diminuição da diversidade funcional (Laliberté et al. 2013; Mouillot et al. 2013). Nesse contexto, o manejo com pastejo contínuo aumenta o grau de convergência das comunidades de plantas campestres, e acaba por excluir espécies (Pakeman et al. 2011; Pakeman & Eastwood 2013; Laliberté et al. 2013). A equidade funcional, apesar de não ter tido

resultados significativos neste trabalho, apresentou maior desvio nas áreas de pastejo contínuo (Fig. 1c). Isso pode ser explicado pela variação entre comunidades sobrepastejadas (predomínio de espécies palatáveis com atributos semelhantes) e comunidades que combinam espécies muito pastejadas e espécies refutadas (touceiras ou plantas espinhosas), o que expressa justamente comunidades com elevada equidade de atributos e comunidades com baixa equidade, respectivamente (Diaz et al. 2007; Pakeman 2011).

A competição e outros processos de limitação de similaridade aumentam a diversidade de características funcionais ou a amplitude dos seus atributos, conduzindo à divergência funcional das comunidades (Schamp et al. 2008; Mouchet et al. 2010). Ou seja, as comunidades seriam formadas por espécies com alto grau de diferenciação de nichos e baixa competição por recursos. Segundo Mason et al. (2005), comunidades com elevada divergência funcional apresentam um uso eficiente de recursos e mais funções ambientais. Como vimos anteriormente áreas sob o tratamento de pastejo contínuo apresentaram menor divergência funcional, provavelmente por que a maior intensidade e frequência de pastejo das mesmas espécies (espécies mais palatáveis) conduzem a uma diminuição da divergência funcional (Laliberté et al. 2013).

A composição funcional, expressa pelos valores médios dos atributos ponderados pelos valores de biomassa das espécies (CWM, Fig 3), evidenciou a predominância de comunidades com maior SLA e menor LDMC nas áreas de pastejo rotativo. Essas diferenças refletem as mudanças relativas à biomassa e à dominância de espécies com tais características nas respectivas comunidades de plantas (Laliberté et al. 2013). O pastoreio mais frequente e intenso, tende à seleção de espécies herbáceas prostradas e estoloníferas (Boldrini et al. 2005; Cruz et al. 2010) em manchas que contrastam com espécies cespitosas e plantas mais altas, formando assim um duplo

estrato na vegetação destas áreas. O estrato inferior de plantas prostradas que são seguidamente pastejadas e outro superior de plantas comumente evitadas pelos animais, e que caracterizam indivíduos com menor SLA e maior LDMC (Lavorel et al. 1999; Sternberg et al. 2000; Peco et al. 2005; Aboling et al. 2008). Já no pastejo rotativo esse duplo estrato é comumente ausente, ocorrendo um predomínio de um estrato inferior mais alto que o estrato inferior observado no pastejo contínuo, verticalmente mais homogêneo, com a coexistência de espécies prostradas e cespitosas, pastejadas mais igualmente, e portanto com SLA maior (Cruz et al. 2010; Mokany et al. 2008). Desta forma, as plantas das comunidades sob pastejo rotativo recebem maior estímulo ao rebrote e à produção de folhas mais tenras, com menor LDMC, e com maior capacidade fotossintética (maior SLA) (Reich et al. 1997; Khaled et al. 2005).

Variação intraespecífica de atributos foliares

A menor oscilação e maior sobreposição nos valores dos atributos no tratamento de pastejo rotativo entre as cinco gramíneas mais abundantes nos campos estudados podem ser atribuídas ao diferencial do manejo que possibilita a utilização mais uniforme da área pelos bovinos, resultando em atributos com menor variação. Considerando a SLA nas áreas de pastejo rotativo, as espécies demonstraram duas estratégias distintas, aquelas menos eficientes em termos fotossintéticos e produção de biomassa (*P. montevidensis* e *P. notatum*; maior densidade de indivíduos com menor SLA) e aquelas com SLA comparativamente maior (*A. affinis*, *A. lateralis* e *D. sabulorum*). Por outro lado, indivíduos de *P. notatum* no pastejo contínuo apresentaram em média maior SLA que o observado no pastejo rotativo. Da maneira semelhante, *A. lateralis* no pastejo contínuo respondeu diferentemente, apresentando dois picos de densidade, um com

indivíduos com menor SLA e outro com indivíduos com maior SLA, possivelmente aqueles mais frequentemente pastejados.

Cruz et al. (2010) propuseram uma divisão das principais espécies de gramíneas em campos do Sul do Brasil em quatro tipos funcionais a partir das medições dos atributos SLA e LDMC em um gradiente de intensidade de pastejo. *Axonopus affinis* e *D. sabulorum* foram caracterizadas por valores mais altos de SLA e menores de LDMC, enquanto as espécies *P. notatum* e *A. lateralis* tinham valores intermediários para SLA e LDMC, e a espécie *P. montevidense* apresentou o menor valor de SLA e maior LDMC. Com isso, alguns pontos no nosso trabalho são interessantes de salientar. As espécies *P. montevidense* e *P. notatum* apresentaram valores sobrepostos de SLA no tratamento de pastejo rotativo, não por possuírem um hábito de crescimento e folhas semelhantes, mas sim por *P. montevidense* possuir folhas menores e *P. notatum* ter proporcionalmente menor peso seco por área foliar. Outra questão importante foi a plasticidade fenotípica observada em *A. lateralis*, como já demonstrado em outros trabalhos que avaliaram sua variabilidade frente a diferentes intensidade ou frequência de pastejo (Cruz et al. 2010; Quadros et al. 2009; Trindade & Rocha 2002). Toda a variação intraespecífica observada nas cinco espécies de gramíneas certamente contribuiu para a caracterização funcional distinta entre as áreas de campo que passaram a ser manejadas com pastejo rotativo nos últimos cinco anos e as que permaneceram sob pastejo contínuo.

Finalmente podemos concluir que as alterações nos atributos de gramíneas durante o período do estudo foram evidentes. Diversos fatores podem estar influenciando, mas o efeito da diferença entre o regime de pastejo contínuo e rotativo foi claro. Os componentes de riqueza e divergência funcional demonstraram que a diversidade funcional diminuiu no pastejo contínuo, provavelmente devido às escolhas do gado, que acabam resultando em áreas fortemente estruturadas pelo duplo estrato da

vegetação, com espécies com características funcionais extremas e opostas: tolerantes e beneficiadas pelo pastejo contínuo, ou rejeitadas pelo pastejo. Em média, essas comunidades acabam sendo caracterizadas por uma menor SLA e maior LDMC, o que resulta em menor produtividade primária. Comunidades sob pastejo rotativo apresentaram maior diversidade funcional e, em média, apresentam maior SLA e menor LDMC, ou seja, são potencialmente mais produtivas e mais resilientes a distúrbios e adversidades ambientais.

Referências

Aboling, S., Sternberg, M., Perevolotsky, A. & Kigel, J. 2008. Effects of cattle grazing timing and intensity on soil seed banks and regeneration strategies in a Mediterranean grassland. *Community Ecology*. 9: 97-106.

Alrababah, M.A., Alhamad, M.A., Suwaileh, A. & Al-Gharaibeh, M. 2007. Biodiversity of semi-arid Mediterranean grasslands: Impact of grazing and afforestation. *Applied Vegetation Science*. 10: 257-264.

Ansquer, P., Theau, J. P., Cruz, P., Viegas, J., Al Haj Khaled, R. & Duru, M. 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. *Fourrages*. 179: 353-368.

Boldrini I.I. & Eggers L. 1997. Directionality of succession after grazing exclusion in grassland in the South of Brazil. *Coenoses*. 12: 63-66.

Boldrini, I. I., Longhi-Wagner, H. M. & Boechat, S. C. 2005. *Morfologia e Taxonomia de Gramíneas sul-rio-grandenses*. 95 pp. Porto Alegre, BR.

Boldrini, I.I. A Flora dos Campos do Rio Grande do Sul. 2009. In: Pillar, V.P.; Müller, S.C.; Castilhos, Z.M.S.; Jacques, A.V. (Org.). *Campos Sulinos - Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. 1: 63-77.

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*. 16: 533-540.

Briske, D. D., Derner, J. D., Brown, J. R., Fuhlendorf, S. D., Teague, W. R., Havstad, K. M., Gillen, A.J. Ash, W.D. Willms, W. D. 2008. Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology & Management*. 61: 3-17.

Callaway, R. M., Pennings, S. C. & Richards, C. L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*. 84: 1115-1128.

- Carmona, C., Azcárate, F., de Bello, F., Ollero, H. & Leps, J. 2012. Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. *Journal of Applied Ecology*. 49: 1084-1093.
- Cruz, P., De Quadros, F. L. F., Theau, J. P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M. & Carvalho, P. C. F. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*. 63: 350-358.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A. & Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*. 9: 93-103.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H., Morgan, H.D., van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 51: 335-380.
- de Bello, F., Lep_s, J. & Sebasti_a, M.T. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*. 29: 801–810.
- del Pozo, A., Ovalle, C., Casado, M.A., Acosta, B. & de Miguel, J.M. 2006. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile. *Journal of Vegetation Science*. 17: 791–798.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: 646-655.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*. 12: 22–33.
- Fuhlendorf, S. D. & Engle, D. M. 2001. Restoring Heterogeneity on Rangelands: Ecosystem Management Based on Evolutionary Grazing Patterns We propose a paradigm that enhances heterogeneity instead of homogeneity to promote biological diversity and wildlife habitat on rangelands grazed by livestock. *BioScience*. 51: 625-632.
- Garcia, E. N., Boldrini, I. I. & Jacques, A. V. 2002 . Dinâmica de formas vitais de uma vegetação campestre sob diferentes práticas de manejo e exclusão. *Iheringia*. 57: 215-241.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C. & Navas, M. L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New phytologist*. 52: 69-83.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L. Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.P. 2004. Plant

functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85: 2630–2637.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J. & Grigulis, K. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*. 99: 967-985.

Haynes, M. A., Fang, Z., & Waller, D. M. 2013. Grazing impacts on the diversity and composition of alpine rangelands in Northwest Yunnan. *Journal of Plant Ecology*. 6: 122-130.

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, M., Caldeira, M., Diemer, P.G., Dimitrakopoulos, J.A., Finn, H., Freitas, P.S., Giller, J., Good, R., Harris, P., Hogberg, K., Huss-Danell, J., Joshi, A., Jumpponen, C., Körner, P.W., Leadley, M., Loreau, A., Minns, C.P.H., Mulder, G., O'Donovan, S.J., Otway, J.S., Pereira, A., Prinz, D.J., Read, M., Scherer-Lorenzen, E., Schulze, A.S.D., Siamantziouras, E.M., Spehn, A.C., Terry, A.Y., Troumbis, F.I., Woodward, S., Yachi, S., & J.H. Lawton. 2005. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*. 286: 1123–1127.

Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Diez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Perez-Rontome, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Diez, A., de Torres, E. L. & Royo Pla, F. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*. 108:1337–1345.

Jansson, S. & Thomas, H. 2008. Senescence: developmental program or timetable? *New Phytologist*. 179: 575–579.

Khaled, H.A.R., Duru, M., Theau, J. P., Plantureux, S., & Cruz, P. 2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16(4), p. 391-398.

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 91: 299-305.

Laliberté, E., Norton, D.A. & Scott, D. 2013. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *Journal of Vegetation Science*. 24: 834-842.

Lemaire, G., Da Silva, S. C., Agnusdei, M., Wade, M. & Hodgson, J. 2009. Interactions between leaf lifespan and defoliation frequency in temperate and tropical pastures: a review. *Grass and Forage Science*. 64: 341-353.

Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 14: 89-96.

Lavorel, S., McNamara, S. & Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science*. 10: 661-672.

- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*. 16: 545-556.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B. & Functional, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. 111: 112-118.
- Mokany, K., Ash, J. & Roxburgh, S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*. 96:884-893.
- Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*. 24: 867- 876.
- Mouillot, D., Graham, N. A J., Villéger, S., Mason, N. W. H. & Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*. 28: 167-77.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 9: 101-116.
- Pakeman, R.J., Lennon, J.J. & Brooker, R.W. 2011. Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia*. 167: 209-18.
- Pakeman, R.J. & Eastwood, A. 2013. Shifts in functional traits and functional diversity between vegetation and seed bank. *Journal of Vegetation Science*. 24: 865-876.
- Pallarés, R.O., Berretta, E.J. & Maraschin, G.E. 2005. The South American Campos Ecosystem. In: Suttie, J.M., Reynolds, S.G.; Batello, C. (Eds.) *Grasslands of the world*. 1: 171-179.
- Parsons A.J. & Dumont B. 2003. Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*. 52: 161-179.
- Pavlů, V., Hejcman, M., Pavlů, L. & Gaisler, J. 2003. Effect of rotational and continuous grazing on vegetation of an upland grassland in the Jizerské Hory Mts, Czech Republic. *Folia Geobotanica*. 38: 21-34.
- Pavlů, V., Hejcman, M., Pavlů, L., Gaisler, J., & Nežerková, P. 2006. Effect of continuous grazing on forage quality, quantity and animal performance. *Agriculture, ecosystems & environment*. 113: 349-355.
- Peco, B., Pablos, I., Traba, J., & Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology*. 6: 175-183.

- Peel, M. C., Finlayson, B. L. & McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. 11: 1633-1644.
- Petchey, O. L. 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*. 101: 323-330.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9: 741-758.
- Pontes, L.D., Louault, F., Carrere, P., Maire, V., Andueza, D. & Soussana, J.F. 2010. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. *Annals of Botany*. 105: 957–965.
- Quadros, F.L.F; Trindade, J.P.P; Borba, M. 2009. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. 1: 206-213.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 94: 13730–13734.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gerighausen, U. & Schmid, B. 2014. Different Assembly Processes Drive Shifts in Species and Functional Composition in Experimental Grasslands Varying in Sown Diversity and Community History. *Plos One*. 10: e0119786.
- Schamp, B.S., Chau, J. & Aarssen, L.W. 2008. Dispersion of traits related to competitive ability in an oldfield plant community. *Journal of Ecology*. 96: 204-212.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*. 80: 469-484.
- Seifan, M. & Kadmon, R. 2006. Indirect effects of cattle grazing on shrub spatial pattern in a mediterranean scrub community. *Basic and Applied Ecology*. 7: 496-506.
- Semmartin, M. & Ghersa, C. M. 2006. Intraspecific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral Ecology*. 31: 99-105
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E.D. & Kigel, J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*. 37: 224-237.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 277: 1300-1302.

- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*. 294: 843-5.
- Trindade, J.P.P. & Rocha, M.G. 2002. Rebrote de Capim Caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito de pastejo e fogo. *Ciência Rural*. 32:141-146.
- Tothill, J.C., Hargreaves, J.N.G., Jones, R.M. & McDonal, C.K. 1992. *BOTANAL - A comprehensive sampling and computing procedure for estimating pasture yield and composition*. 24 pp. 1. Field sampling. Tropical Agronomy Technical Memorandum 78.
- Vavra, M., Parks, C.G. & Wisdom, M.J. 2007. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management*. 246: 66-72.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. 89: 2290-301.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116: 882-892.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. 2: 95-113.
- Whitfield, T.J.S., Lasky, J.R., Damas, K., Sosanika, G., Molem, K. & Montgomery, R.A. 2014. Species Richness, Forest Structure, and Functional Diversity During Succession in the New Guinea Lowlands. *Biotropica*. 46: 538-548.

Apêndice 1. Valores médios de riqueza funcional (*FRic*), equidade funcional (*FEve*), divergência funcional (*FDiv*), entropia quadrática de Rao, CWM do atributo teor de matéria seca (LDMC) e CWM do atributo área foliar específica (SLA), de acordo com os tratamentos de manejo rotativo ou contínuo do pastejo em áreas de campos no Sul do Brasil.

Tratamento	<i>Fric</i>	<i>Feve</i>	<i>Fdiv</i>	Rao	CWM-LDMC	CWM-SLA
Rotativo	2,68	0,33	0,63	2,24	302,65	17,31
Contínuo	1,04	0,40	0,29	1,07	434,08	13,81

CAPÍTULO 4. Padrões de diversidade alfa e beta em comunidades campestres sob diferentes intensidades de pastejo

Resumo

Questões: Como o pastejo com bovinos manejado em diferentes intensidades, afeta os padrões de diversidade alfa e beta em comunidades campestres, considerando um intervalo de tempo de três anos?

Local: Campos sulinos, na região da Depressão Central do Rio Grande do Sul, Brasil.

Métodos: A área de campo pastejado apresenta quatro tratamentos com diferentes níveis de oferta de forragem (4%, 8%, 12% e 16%, correspondente a um gradiente de maior intensidade de pastejo para menor intensidade), com duas repetições cada, manejados a 28 anos. Em cada unidade experimental foram avaliadas nove parcelas de 1m x 1m, considerando a estimativa visual de cobertura das espécies, durante três anos (2012 a 2014). A diversidade alfa foi avaliada através do índice de Shannon, sendo os tratamentos posteriormente comparados a partir de modelos lineares mistos, onde os anos, as repetições dos tratamentos e as parcelas foram considerados fatores aleatórios. A diversidade beta foi avaliada através do teste de homogeneidade de dispersão multivariada baseado em distâncias (variação entre comunidades de cada tratamento), sendo posteriormente testadas com Anovas e teste de Tukey para verificar as diferenças entre os tratamentos. Cada ano foi avaliado separadamente.

Resultados: Observamos diferenças significativas tanto da diversidade alfa quanto da diversidade beta. Para a diversidade alfa observamos diferenças entre as ofertas 4 e 16% no ano de 2012, sendo a diversidade mais elevada na oferta de 16%. No ano de 2013, as ofertas 4, 12 e 16% não diferiram entre si, mas a oferta de 8% diferiu de todas,

apresentando maior diversidade alfa, enquanto no ano de 2014 não houve diferenças. Para a diversidade beta também observamos diferenças nos padrões ao longo do período de avaliação. No primeiro e segundo anos, apenas as ofertas 4 e 16% diferiram, sendo a diversidade beta maior na oferta de 16%. Em 2014 a diversidade beta foi semelhante em todos os tratamentos, indicando níveis semelhantes de heterogeneidade da composição de espécies dentro de cada oferta de forragem. A composição de espécies, porém segue sendo distinta, especialmente entre os dois extremos do gradiente de pastejo.

Conclusão: Este trabalho demonstrou diferenças significativas tanto da diversidade alfa quanto da diversidade beta entre distintas ofertas de forragem, nos primeiros dois anos de avaliação. A maior intensidade de pastejo (oferta de forragem 4%) determinou uma menor diversidade alfa, especialmente no primeiro ano, e uma menor diversidade beta, indicando a coexistência de um menor número de espécies localmente, bem distribuídas nas áreas desse tratamento. Todavia, no último ano de observação, houve um aumento da heterogeneidade nas comunidades sob maior intensidade de pastejo e uma diminuição naquelas sob menor intensidade. Outras variáveis, como oscilações climáticas ocorridas ao longo do estudo, também podem estar influenciando os padrões de diversidade, uma vez que a resposta das comunidades a tais oscilações em geral está associada às condições de intensidade de pastejo a que estão submetidas.

Palavras-chaves: pastoreio, índice de Shannon, gradiente, ofertas de forragem, heterogeneidade.

Introdução

Diversidade tem sido um tema central em estudos ecológicos desde o princípio. Dois componentes da diversidade de espécies são comumente explorados: a diversidade alfa (α), que expressa o valor local, dentro de comunidades, e a diversidade beta (β), que expressa a mudança entre comunidades (Magurran 2004). Whittaker (1960) foi pioneiro em definir diversidade beta, relacionando as mudanças na composição de espécies de comunidades com diferentes estruturas espaciais ao longo de gradientes ambientais. Posteriormente medir a diversidade beta foi além de um gradiente ambiental, podendo ser verificada simplesmente entre comunidades dentro de uma determinada área, sem referência a um gradiente em particular ou direção (Carvalho et al. 2012). Atualmente o termo diversidade beta pode ser entendido como a mudança da composição de espécies entre unidades de amostragem, a qual pode expressar tanto a substituição (*turnover*) quanto a variação de espécies em uma determinada área ou região (Anderson et al. 2011).

As medidas de diversidade beta permitem associar a variação na diversidade e composição de espécies a um ou mais gradientes, sejam eles ambientais ou temporais (Anderson et al. 2011; Veech & Crist 2007). Logo, compreender os fatores que geram e mantêm a diversidade beta é imprescindível para a conservação e o manejo de ecossistemas (Legendre 2005). Em geral, dentre os principais fatores e processos que interferem nos padrões de diversidade alfa e beta, temos a heterogeneidade ambiental e a produtividade (Sasaki et al. 2009; Chase 2010). A heterogeneidade ambiental tem sido frequentemente tratada como o principal e determinante fator da diversidade beta (Heino et al. 2015), podendo a mesma estar associada à extensão espacial do estudo em si. Assim, esperamos uma menor heterogeneidade taxonômica em comunidades com maior homogeneização ambiental, tanto em termos de diversidade alfa quanto beta

(Chase 2010). Já a produtividade é considerada importante, pois se assume que em ambientes mais produtivos diferentes espécies podem colonizar e coexistir (baixo filtro ambiental) dada a baixa limitação de recursos (Chase 2010).

Distúrbios também modulam e afetam as diversidades alfa e beta de comunidades (de Bello et al. 2006; Bakker et al. 2006; Biswas & Mallik 2010; Carmona et al. 2012), provavelmente por que justamente interferem na heterogeneidade ambiental e na produtividade dos ecossistemas onde ocorrem. Em ecossistemas campestres, diferentes distúrbios são considerados determinantes da fisionomia e diversidade das comunidades de plantas (Bodrini & Eggers 1997; Olf et al. 1998). Dentre esses distúrbios, o pastejo pode promover o recrutamento de novas espécies, levando a um incremento da diversidade de espécies tanto local quanto regional, porém isso depende da intensidade e da frequência dos eventos de distúrbio (Alhamad & Alrabalah 2008). A resposta da comunidade de plantas ao pastejo ocorre diretamente, através da morte ou do rebrote dos indivíduos diante do consumo da biomassa aérea, e indiretamente, através da substituição de plantas ao longo do tempo (Anderson & Briske 1995).

Diversos estudos têm avaliado o efeito do pastejo sobre a diversidade de comunidades campestres. Questad et al. (2011) verificaram que a diversidade beta foi maior a medida que a intensidade de pastejo aumentou, sendo este padrão de incremento explicado pelo fato da mudança na intensidade de pastejo condicionar uma mudança na estrutura e na composição de espécies em escalas menores, conforme o maior uso de manchas da vegetação (Speed et al. 2013). Da mesma forma, Anderson e Hoffman (2007) observaram que ambientes sob pastejo leve ou menos intenso apresentaram menor diversidade beta, dada a homogeneização da vegetação. Por outro lado, outros trabalhos verificaram um decréscimo da diversidade beta com o aumento da intensidade de pastejo, dada a maior substituição de espécies nas áreas menos pastejadas (Masunga

et al. 2013). Nessa situação, a diminuição da diversidade beta nas áreas mais pastejadas também pode ser atribuída à homogeneização da vegetação, uma vez que com o passar do tempo o pastoreio intenso e frequente leva a uma perda de espécies mais sensíveis e menos adaptadas a esse distúrbio (Britton et al. 2009; Ross 2012). Assim, vemos que a homogeneização da vegetação pode ser observada nos dois extremos da escala de intensidade de pastejo. No extremo de maior intensidade, a homogeneização ocorre pela dominância de espécies prostradas e resistentes ao pastejo, enquanto no extremo de intensidade de pastejo mais leve a homogeneização tende a aumentar em longo prazo pelo predomínio de espécies cespitosas, competidoras superiores na maioria dos ecossistemas campestres (Martin et al. 2006).

Diante dos exemplos apresentados, observa-se que os efeitos do pastejo sobre os padrões de diversidade de comunidades de plantas campestres variam conforme as condições ambientais locais e a amplitude observada do distúrbio. Assim, a diversidade beta pode reagir de forma positiva, unimodal, ou de forma negativa à intensidade de pastejo, dependendo da escala do estudo e de fatores, como por exemplo, altitude, disponibilidade hídrica, tipo de solo, alterações climáticas eventuais ou de longo prazo, e do próprio gradiente de pastejo analisado (de Bello et al. 2007). Esses fatores, por sua vez, caracterizam a heterogeneidade ambiental de uma determinada área ou região e interferem na produtividade do sistema, ambos os fatores apontados acima como determinantes da diversidade dentro e entre comunidades (Chase 2010).

A região sul do Brasil apresenta extensas áreas cobertas por ecossistemas campestres denominados Campos Sulinos, ocupando cerca de dois terços (63%) do estado do Rio Grande do Sul, e estes tem continuidade com as regiões pastoris nas planícies de algumas províncias argentinas e na República Oriental do Uruguai (Cordeiro & Hasenack 2009). Os Campos Sulinos apresentam um elevada diversidade

de espécies (Boldrini 2009), proporcionando expressiva heterogeneidade na composição florística campestre, mesmo em pequena escala (Overbeck et al. 2005). A produtividade destes campos é resultado da interação de características ambientais (solo e clima), especialmente na escala regional, mas localmente a produtividade varia principalmente em decorrência do manejo dos animais (Trindade 2012). Atualmente, grandes extensões campestres são rotuladas como improdutivas, porém a baixa produtividade é resultado do excesso de animais utilizados no manejo, que não permite um melhor desempenho da vegetação campestre (Nabinger et al. 2000).

Como já demonstramos, o pastejo tem um papel fundamental na assembleia de espécies de comunidades campestres e na heterogeneidade da vegetação, porém as respostas da diversidade podem variar amplamente conforme as intensidades e frequências de pastejo. O objetivo deste estudo foi demonstrar a forma como diferentes intensidades de pastejo com bovinos afetam a diversidade alfa e beta, considerando um intervalo de tempo de três anos. Podemos assumir que a área de estudo apresenta pouca variabilidade em termos de potencial de produtividade primária e de heterogeneidade ambiental, o que nos permite considerar a intensidade de pastejo como principal fator de variação entre os locais analisados. Além disso, a avaliação foi repetida ao longo de três anos, ou seja, observamos a resposta dos padrões de diversidade alfa e beta ao longo de um intervalo de tempo onde a colonização e substituição de espécies campestres são possíveis.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado nos Campos do Sul do Brasil (IBGE 2004, Cordeiro & Hasenack 2009), mais especificamente na Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA-UFRGS), localizada no município de Eldorado do

Sul, na região da Depressão Central do estado do Rio Grande do Sul. As coordenadas geográficas aproximadas da EEA-UFRGS são 30°05'27"S, 51°40'18"W, com uma altitude média de 46 m. O clima da região é do tipo Cfa, subtropical úmido com verão quente, segundo classificação de Köppen, e a precipitação média anual é de 1440 mm com temperatura média anual de 18,8°C (Bergamaschi et al. 2003).

Dentro da EEA-UFRGS, em uma área de 52 ha de campo nativo, foi conduzido um experimento onde a vegetação é submetida a tratamentos de ajuste dos níveis de oferta de forragem, com lotação contínua com bovinos de corte, desde 1986 (Neves et al. 2009). O experimento consiste em quatro tratamentos com diferentes níveis oferta de forragem e duas repetições cada, totalizando oito unidades experimentais de 3 e 5 ha cada. Os tratamentos são constituídos por níveis fixos e diários de oferta de forragem (OF, kg de matéria seca [MS] para cada 100 kg de peso vivo [PV]; % PV por dia, aferidos a cada 28 dias), assim definidos: OF 4%: 4% PV durante todo ano; OF 8%: 8% PV durante todo ano; OF 12%: 12% PV durante todo ano; OF 16%: 16% PV durante todo ano (mais detalhes em Neves et al. 2009). Assim, o gradiente de intensidade de pastejo variou da maior intensidade em 4% a menor intensidade em 16%.

Em cada unidade experimental foram demarcadas 9 parcelas de 1m x 1m, onde as comunidades de plantas foram avaliadas pela estimativa visual da cobertura de todas as espécies presentes, categorizada em níveis de percentagem de cobertura aérea em uma escala proposta por Londo (1976), onde: 0,1= cobertura < 1%; 0,5= 1 a 5%; 1= 5 a 10%; 2= 10 a 20 %; 3= 20 a 30%; 4= 30 a 40%; 5= 40 a 50%; 6= 50 a 60%; 7= 60 a 70%; 8= 70 a 80 %; 9= 80 a 90%; 10= 90 a 100%. A diversidade alfa e beta foi estimada considerando-se as parcelas de 1m² como comunidades operacionais, representativas de cada unidade experimental submetida aos respectivos tratamentos de

intensidade de pastejo. Os levantamentos foram realizados anualmente na primavera no período de 2012 e 2014, sendo as parcelas distribuídas permanentes ao acaso.

Análise dos dados

Para verificar se existiam diferenças na diversidade alfa das comunidades submetidas às diferentes intensidades de pastejo, estimamos o índice de Shannon e posteriormente comparamos os tratamentos com modelos lineares mistos (Pinheiro & Bates 2000). Apenas o manejo (ofertas de forragem) foi considerado como fator fixo, enquanto o ano do levantamento, o local da pastagem (repetição) e parcelas foram considerados efeitos aleatórios. A ideia aqui foi evitar influências devido a medidas repetidas durante os três anos ou devido a pequenas variações espaciais dentro de cada tratamento. A variação temporal de cada oferta de forragem e entre elas foi graficamente observada. As análises foram realizadas com o pacote ‘nlme’, usando o critério de máxima verossimilhança (*residual maximum likelihood* - REML) no programa R (R Core Team, 2015).

A beta diversidade foi avaliada como uma medida de variação na composição e abundância de espécies entre comunidades de um mesmo tratamento (Anderson et al. 2011), representada pela dispersão, uma medida de heterogeneidade, das comunidades por tratamento. Essa dispersão dentro dos tratamentos foi então testada entre os grupos (“ofertas de forragem”) por meio da função *betadisper* do pacote ‘Vegan’ (Oksanen et al. 2015), utilizando a distância Euclidiana como medida de dissimilaridade entre as comunidades, sendo que os dados de biomassa foram previamente padronizados pelo total. A significância foi testada mediante as funções *anova* e *permutest* com 9999 permutações, esse teste avalia a homogeneidade da dispersão multivariada baseado em distâncias (Anderson 2006). Para avaliar se existiam diferenças entre os tratamentos foi empregado o Teste de Tukey, este teste e as demais análises foram realizados no mesmo pacote, no programa R (R Core Team, 2015). Para tanto, uma análise de coordenadas

principais é realizada e depois calcula-se a distância média dos pontos em relação ao centróide de cada grupo (“ofertas de forragem”) na ordenação. Essa média de dispersão dos pontos indica a variação na composição e abundância de espécies e é utilizada como uma medida de diversidade beta (Anderson 2006) e representa o *turnover* de espécies dentre as comunidades de cada tratamento (Landeiro et al. 2012). Essa análise foi realizada para cada ano de levantamento, a fim de observarmos o efeito do manejo sobre a diversidade beta ao longo de um determinado tempo (neste caso, três anos).

Resultados

Diversidade alfa

A diversidade alfa apresentou diferenças claras entre as intensidades de pastejo, porém estas diferenças e os padrões mudaram ao longo dos três anos de avaliação (Figura 1). A análise revelou diferenças significativas ($b = 31,19$; $t_{(4,211)} = 3,43$; $p = 0,009$), no primeiro ano (2012) de avaliação, entre os extremos de ofertas de forragem (4% e 16%). As demais ofertas de forragem não apresentaram diferenças significativas entre si ou com os dois extremos ($p > 0,05$). No ano seguinte, as ofertas 4%, 12% e 16% não diferiram quanto à diversidade alfa, porém esta foi significativamente maior na intensidade de pastejo com oferta de 8% que nas demais ($b = 26,34$; $t_{(4,211)} = 1,97$; $p = 0,038$). Por fim, no último ano avaliado (2014), as ofertas de forragem não diferiram ($b = 2,17$; $t_{(4,211)} = 1,09$; $p = 0,19$) quanto à diversidade alfa.

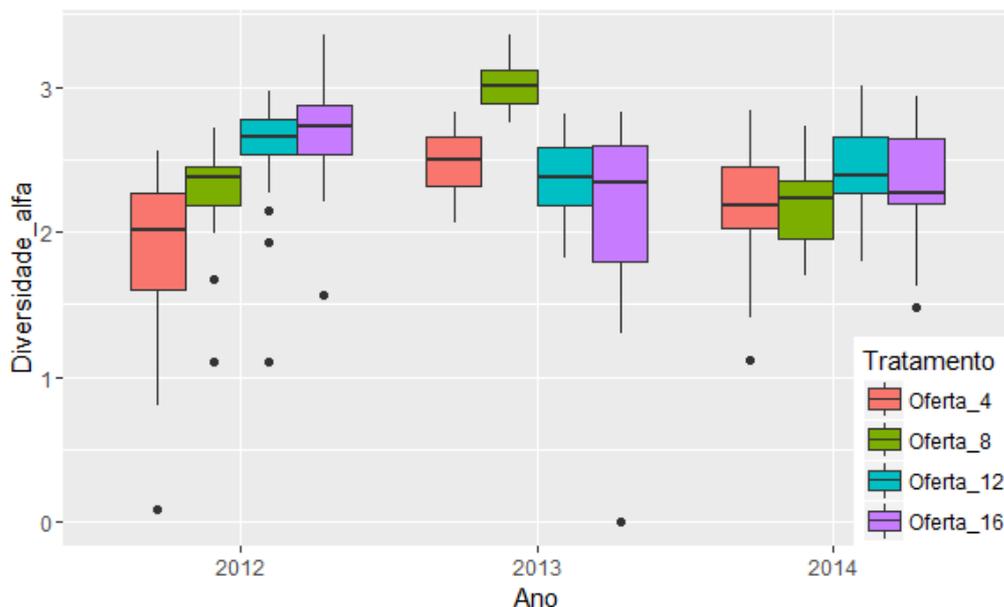


Figura 1. Boxplot da diversidade alfa (índice de Shannon) em diferentes ofertas de forragem (4%, 8%, 12% e 16%), as quais representam um gradiente de intensidade de pastejo (maior oferta, menor intensidade), ao longo de três anos de avaliação, em campos pastejados com bovinos, no sul do Brasil.

Diversidade beta

A diversidade beta foi comparada entre as intensidades de pastejo a cada ano, separadamente, demonstrando diferenças significativas. As diferenças podem ser visualizadas pela amplitude de dispersão das comunidades de cada tratamento, a qual indica a variação em termos de composição e abundância das espécies, nas figuras de ordenação dos respectivos anos (Fig. 2a, 3a e 4a). Nessas figuras, também podemos observar o quanto os tratamentos diferem quanto à composição de espécies – quanto maior sobreposição, maior semelhança, porém esse aspecto não foi foco deste trabalho. Já as Figuras 2b, 3b e 4b expressam se a distância ao centróide de cada oferta de forragem (i.e. diversidade beta medida pela dispersão intra-tratamentos) difere entre tratamentos, respectivamente para 2012, 2013 e 2014.

No primeiro ano (2012), observamos diferenças na diversidade beta apenas entre as ofertas de forragem 4% e 16% ($F_{3,68} = 2,14$; $p = 0,048$) (Fig. 2b). Na Figura 2a podemos observar que as ofertas 8%, 12% e 16% estão bastante sobrepostas quando à

composição de espécies, apresentando maior similaridade entre si. Porém a diversidade beta foi significativamente maior apenas na oferta de 16%, quando comparada à de 4% (Fig. 2b), indicando um aumento na heterogeneidade interna da área com o aumento da oferta de forragem (i.e. decréscimo na intensidade de pastejo). Já a oferta de 4% se manteve com menor sobreposição de espécies (composição mais diferenciada em relação às demais, Fig. 2a) e menor diversidade beta (maior homogeneidade).

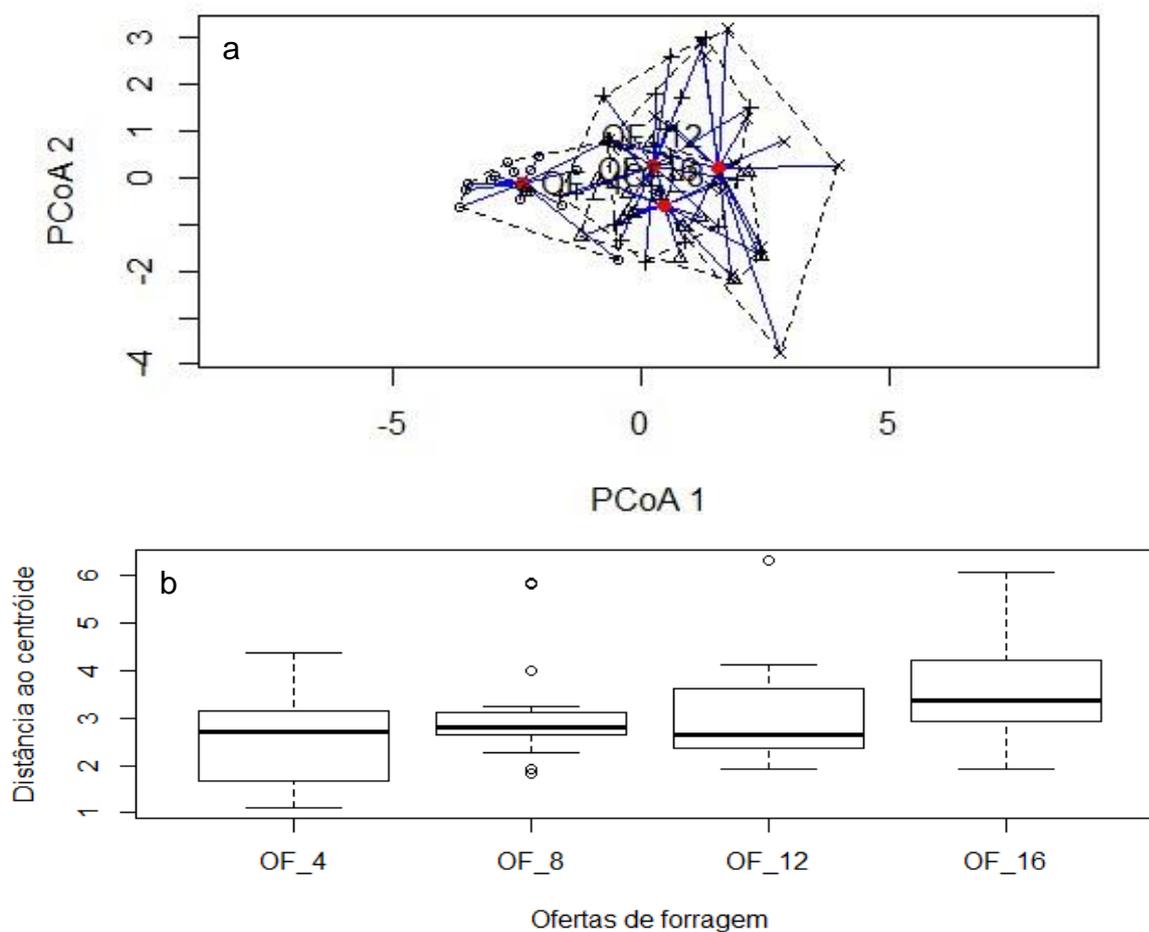


Figura 2. Resultados da avaliação da diversidade beta entre as diferentes ofertas de forragem, para o ano de 2012, em campos pastejados com bovinos no sul do Brasil. Em (a) temos o diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da PCoA, indicando a dispersão e o centróide das comunidades dentro dos respectivos grupos. Em (b) temos o *Boxplot* com os valores médios de distância ao centróide de cada oferta de forragem e os respectivos desvios padrão e valores extremos (pontos). OF_4 a OF_16 representam respectivamente as ofertas de forragem 4%, 8%, 12%, e 16%.

Na Figura 3 observamos os padrões de diversidade beta no ano de 2013, os quais se mantiveram semelhantes ao ano de 2012. Somente as ofertas de forragem 4%-16% ($F_{3,68} = 3,71$; $p=0,01$) diferem entre si.

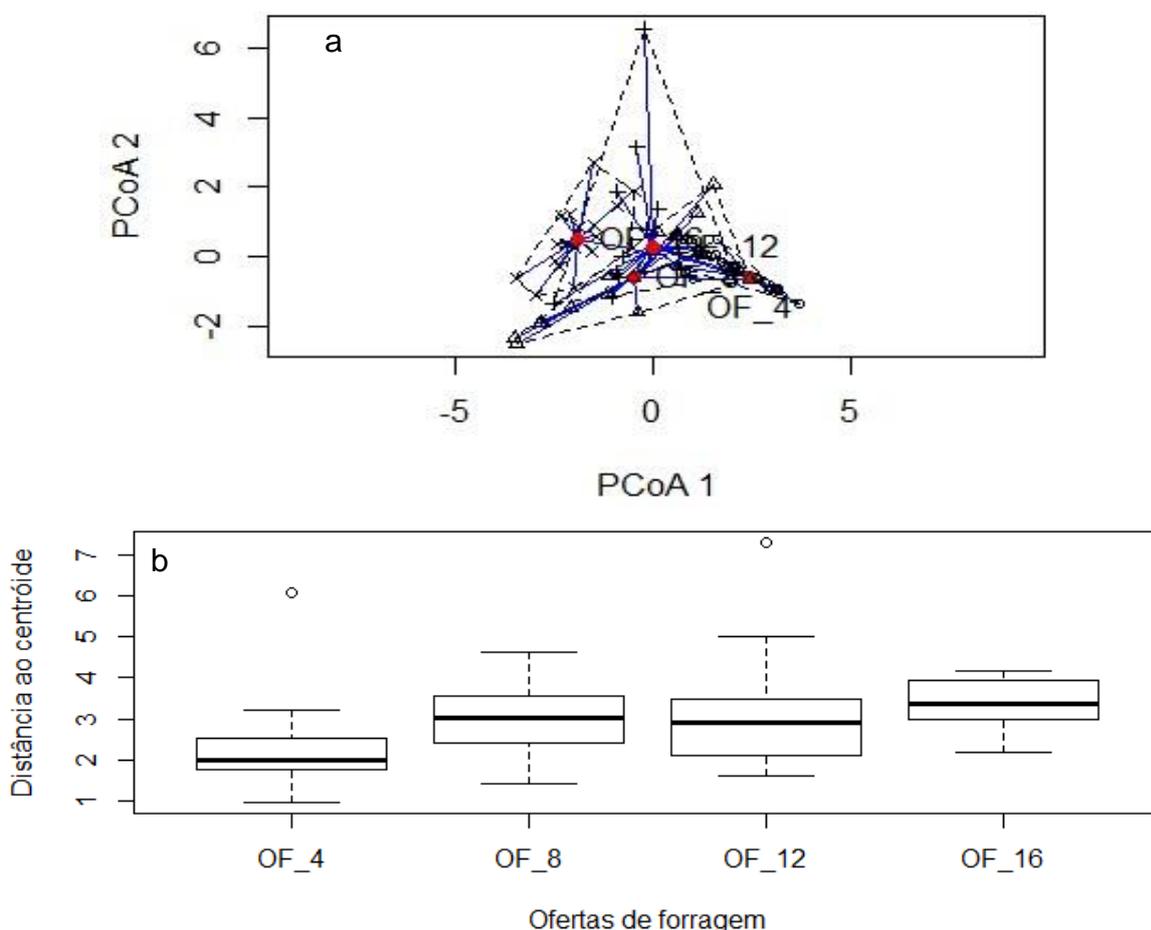


Figura 3. Resultados da avaliação da diversidade beta entre as diferentes ofertas de forragem, para o ano de 2013, em campos pastejados com bovinos no sul do Brasil. Em (a) temos o diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da PCoA, indicando a dispersão e o centróide das comunidades dentro dos respectivos grupos. Em (b) temos o *Boxplot* com os valores médios de distância ao centróide de cada oferta de forragem e os respectivos desvios padrão e valores extremos (pontos). OF_4 a OF_16 representam respectivamente as ofertas de forragem 4%, 8%, 12%, e 16%.

Em 2014, as diferenças na diversidade beta observada nos anos anteriores deixam de existir entre as ofertas de forragem ($F_{3,68} = 1.08$, $p=0.35$). Ainda é possível ver que a composição de espécies muda entre os tratamentos, seguindo um gradiente do tratamento 4% (à direita no diagrama) para o tratamento 12 e 16% (à esquerda) (Fig.

4a). Porém a variação dentro dos tratamentos (Fig. 4b) passa a ser de mesma magnitude, indicando níveis idênticos de heterogeneidade interna nos tratamentos (i.e. dispersão similar entre as comunidades – parcelas – de cada tratamento).

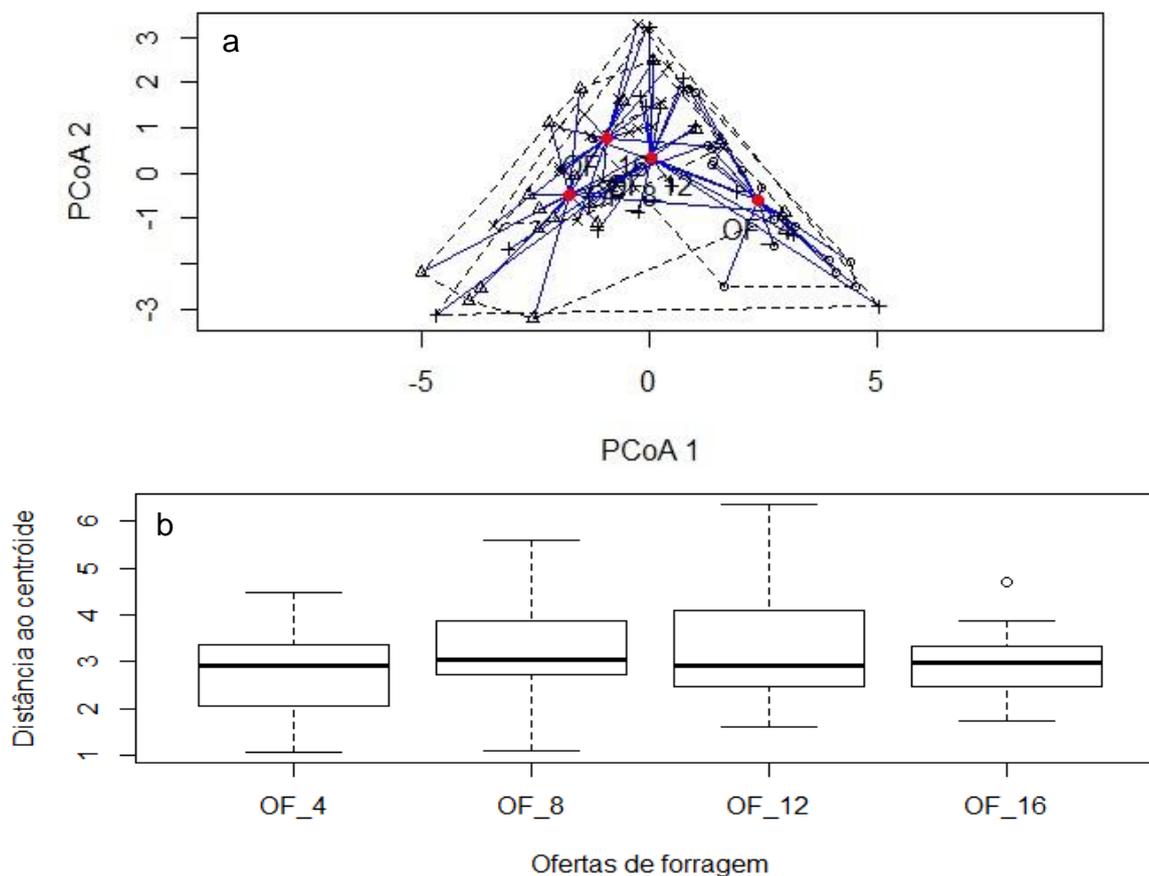


Figura 4. Resultados da avaliação da diversidade beta entre as diferentes ofertas de forragem, para o ano de 2012, em campos pastejados com bovinos no sul do Brasil. Em (a) temos o diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da PCoA, indicando a dispersão e o centróide das comunidades dentro dos respectivos grupos. Em (b) temos o *Boxplot* com os valores médios de distância ao centróide de cada oferta de forragem e os respectivos desvios padrão e valores extremos (pontos). OF_4 a OF_16 representam respectivamente as ofertas de forragem 4%, 8%, 12%, e 16%.

Discussão

Os resultados deste trabalho permitiram observar diferenças significativas tanto da diversidade alfa quanto da diversidade beta entre distintas ofertas de forragem, nos primeiros dois anos de avaliação. A maior intensidade de pastejo (oferta de forragem 4%) determinou uma menor diversidade alfa, especialmente no primeiro ano, e uma

menor diversidade beta, indicando a coexistência de um menor número de espécies localmente, bem distribuídas nas áreas desse tratamento (campo mais homogêneo). Porém, dois anos depois (2014), as diferenças de diversidade não se mantiveram, tanto localmente (alfa) quanto espacialmente (beta), demonstrando padrões de diversidade idênticos, independente da intensidade de pastejo. Ao mesmo tempo em que houve um aumento da heterogeneidade nas comunidades sob maior intensidade de pastejo, houve uma diminuição da heterogeneidade naquelas sob menor intensidade. A composição de espécies, todavia, permaneceu diferente entre os extremos do gradiente de pastejo.

Diversidade alfa

Os dados dos primeiros anos da diversidade alfa revelaram um padrão distinto de alguns trabalhos que também avaliaram diferentes intensidades de pastejo (Altesor et al. 2006; Manier et al. 2006), porém semelhante a outros (Masunga et al. 2013; Speed et al. 2013; Hanke et al. 2014). A redução da intensidade de pastejo oportunizou maior diversidade alfa em nosso estudo, possivelmente associada a estrutura de duplo estrato destes campos (Neves et al. 2009). O estrato inferior, presente entre as touceiras que compõem o estrato superior, principalmente nas ofertas de forragem de pastejo mais leve (12% e 16%), favorece a ocorrência de espécies adaptadas ao pastejo mais intenso, enquanto as touceiras, proeminentes no estrato superior em condições de pastejo mais leve, facilitam a ocorrência de espécies no seu entorno, possibilitando o incremento da diversidade alfa e a manutenção da diversidade vegetal em áreas campestres (Fidelis et al. 2009).

Em áreas sob altas intensidades de pastejo, o perfil e a estrutura da pastagem é bastante uniforme e a forragem é constantemente renovada (Neves et al. 2009), com predomínio de espécies prostradas de verão. Neste tipo de manejo ocorre uma perda

significativa das espécies de inverno e apenas uma pequena contribuição de leguminosas (Caporal & Boldrini 2007; Boldrini 2009), gerando um predomínio de espécies de hábito prostrado e estolonífero (Dreber & Esler 2011) e uma proporção maior de solo descoberto, que com o passar do tempo pode facilitar a germinação e estabelecimento de espécies exóticas invasoras (Focht & Medeiros 2012).

Mesmo depois de 28 anos de manutenção do experimento com as diferentes ofertas de foragem, observamos oscilações interessantes na resposta da diversidade alfa em relação aos diferentes níveis de pastejo da área de estudo, as quais podem estar associadas com variações climáticas anuais. No primeiro ano de avaliação, as áreas sob baixa oferta de forragem (4%) apresentaram valores menores de diversidade alfa, o que pode estar associado a um evento de forte seca que ocorreu no ano anterior (2011) e início de 2012 (INMET 2011, 2012). Ambientes campestres excessivamente pastejados tendem a ser menos resistentes e menos resilientes a mudanças abruptas do clima, uma vez que são caracterizados pela coexistência de espécies com características adaptativas semelhantes (Cruz et al. 2010), e com isso respondem a alterações do meio de maneira similar.

Na primavera de 2013, a diversidade alfa teve um incremento nas menores ofertas de foragem que se manteve estável em 2014. Com dois anos de chuvas regulares, as áreas com menores ofertas de forragem foram as mais beneficiadas neste aspecto, sendo observado um incremento significativo na diversidade alfa dos campos com oferta de 8%. Nessa intensidade de pastejo já ocorre a presença de um duplo estrato (Neves et al. 2009), caracterizado pela coexistência de espécies bem adaptadas ao pastejo e outras menos adaptadas, mas que já encontram condições de se desenvolver, tornando o ambiente mais resistente e resiliente a eventos de adversidades climáticas (Hanke et al. 2014). Os campos submetidos ao pastejo leve (OF 12 e 16%), porém, mantiveram

padrões idênticos de diversidade alfa durante os três anos de avaliação, o que pode indicar maior estabilidade da diversidade frente a alterações decorrentes de oscilações climáticas interanuais.

Diversidade beta

A comparação de diversidade beta entre as intensidades de pastejo mostrou diferenças significativas no primeiro e no segundo ano de avaliações entre os extremos de intensidade de pastejo (4% e 16%), mas não no último ano de avaliação. As áreas sob pastejo intenso mostraram-se mais homogêneas no início e, com o passar do tempo, se igualaram em termos de variação interna na composição e abundância de espécies às áreas de menor intensidade de pastejo (Fig. 2b, 3b e 4b). A distância dos tratamentos nos diagramas de ordenação (Fig. 2a, 3a e 4a), porém, indica claras diferenças em termos do conjunto de espécies presente nos extremos do gradiente de pastejo, sendo este padrão mantido nos três anos de avaliação. Assim como o pastejo excessivo tende a promover a coexistência de espécies mais adaptadas a este tipo de pastejo, resultando em baixa substituição de espécies (Dreber & Esler 2011), a baixa intensidade de pastejo promove o predomínio de espécies entouceiras, altas e pouco apreciadas pelos bovinos (Neves et al. 2009). O que ainda mantém uma certa heterogeneidade nestes ambientes pouco pastejados é a diferenciação de estratos – manchas intensa e continuamente pastejadas, com espécies prostradas, e manchas pouco pastejadas com espécies cespitosas. Campos sem pastejo tenderiam à homogeneidade espacial, com baixa diversidade beta, dado o predomínio de espécies competidoras superiores, como as gramíneas cespitosas de metabolismo C4 (Boldrini & Eggers 1996).

As ofertas 8%, 12% e 16% apresentaram valores semelhantes de diversidade beta, sendo mais heterogêneas internamente que a oferta de forragem de 4% nos

primeiros anos avaliados (Hanke et al. 2014). Porém quando comparamos essas três ofertas com menor intensidade de pastejo, observamos grande sobreposição do *pool* de espécies entre as comunidades (proximidade dos grupos nos diagramas de ordenação), indicando uma baixa substituição de espécies entre os tratamentos (Golodets et al. 2011). No tratamento de maior intensidade de pastejo, a composição é diferenciada dos demais e pode ser atribuída à homogeneização a longo prazo da vegetação em razão do pastoreio intensivo (Britton et al. 2009; Ross et al. 2012; Speed et al. 2013).

No último ano houve um incremento da diversidade beta nas áreas sob oferta de forragem de 4%, o qual pode ser atribuído a um potencial aumento da heterogeneidade na distribuição de recursos (Hendricks et al. 2005; de Bello et al. 2007), como espaço e luz. A heterogeneidade espacial pode surgir a partir da deposição localizada de urina e esterco e pelo pisoteio dos animais (Olf & Ritchie 1998), sendo estas atividades mais acentuadas em áreas de menor oferta de forragem, formando micro-sítios favoráveis à colonização de determinadas espécies (Dreber & Esler 2011). Além disso, os efeitos da seca de 2011/2012 e a resposta das comunidades sob maior intensidade de pastejo em termos de diversidade alfa podem também refletir em mudanças espaciais, aumentando assim a variação interna na composição de espécies do tratamento em si.

Padrões de diversidade ao longo de gradientes ambientais em ambientes campestres são bem examinados (Baselga 2010; Bartha et al. 2011; Papanikolaou et al. 2011; Bernard-Verdier et al. 2013; Zhang et al. 2014), mas a importância e o grau de influência de gradientes de pastejo são ainda pouco compreendidos. Ao analisar padrões de alfa e beta diversidade em áreas onde a diferença ambiental primordial decorre das diferenças em intensidade de pastejo, mostramos que o impacto do pastoreio sobre a diversidade de plantas em comunidades campestres varia ao longo do gradiente de pastejo, como observado em outros trabalhos (de Bello 2007; Hanke et al. 2014), porém

ocorrem oscilações na resposta em decorrência de outros fatores não explicitamente avaliados. Oscilações não previsíveis nos regimes de chuva, por exemplo, podem conduzir a respostas diferenciadas das comunidades sob distintas intensidades de pastejo, que por sua vez podem ter consequências nos anos seguintes. Alguns trabalhos enfatizam que o manejo intenso de pastejo promove impactos cumulativos na vegetação campestre, tornando o ambiente mais homogêneo e susceptível a mudanças climáticas, podendo reduzir a diversidade e a qualidade das pastagens, ameaçando sua capacidade de sustentar níveis de ofertas sempre constantes (Haynes et al. 2012; Brandt et al. 2013).

Neste estudo, demonstramos que há uma variação da diversidade alfa e beta em função do pastoreio sobre a comunidade vegetal em diferentes ofertas de forragem. Entretanto, as diferenças oscilaram ao longo de três anos de observação, evidenciando que apesar da intensidade do pastejo afetar os padrões de diversidade, tornando o ambiente mais homogêneo ou heterogêneo, as respostas são também dependentes de outros fatores, como por exemplo eventos de alterações climáticas.

Referências

- Alhamad, M. N. & Alrababah, M. A. 2008. Defoliation and competition effects in a productivity gradient for a semiarid Mediterranean annual grassland community. *Basic and Applied Ecology*. 9: 224-232.
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R. B., Sarasola, M. & Paruelo, J. M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 17: 323-332.
- Anderson, V.J. & Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications*. 5: 1014-1024.
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E. & McArdle, B. H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*. 9: 683-693.
- Anderson, P. M. L. & Hoffman, M. T. 2007. The impacts of sustained heavy grazing on plant diversity and composition in lowland and upland habitats across the Kamiesberg

mountain range in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*. 70: 686-700.

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*. 14: 19-28.

Bakker, E.S., Ritchie, M.E., Olf, H., Milchunas, D.G. & Knops, J.M.H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*. 9: 780-788.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 19: 134-143.

Bartha, S., Campetella, G., Kertesz, M., Hahn, I., Kroel-Dulay, G.Y., Redei, T., Kun A., Viragh, K., Fekete, G. & Kovacs-Lang, E. 2011. Beta diversity and community differentiation in dry perennial sand grasslands. *Annali di Botanica*. 1: 9-18

Bergamaschi, H., Guadagnin, M. R., Cardoso, L. S. & Da Silva, M. I. G. 2003. *Clima da Estação Experimental da UFRGS (e região de abrangência)*. 77 pp. Editora UFRGS, Porto Alegre, Brazil.

Bernard-Verdier, M., Flores, O., Navas, M. L. & Garnier, E. 2013. Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. *Journal of Vegetation Science*. 24: 877-889.

Biswas, S.R. & Mallik, A.U. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*. 91: 28-35.

Boldrini I.I. & Eggers L. 1997. Directionality of succession after grazing exclusion in grassland in the South of Brazil. *Coenoses*. 12: 63-66.

Boldrini, I.I. 2009. A Flora dos Campos do Rio Grande do Sul. In: Pillar, V.P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V. (Org.). Campos Sulinos - Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade. 1: 63-77.

Brandt, J. S., Haynes, M. A., Kuemmerle, T., Waller, D. M. & Radeloff, V. C. 2013. Regime shift on the roof of the world: Alpine meadows converting to shrublands in the southern Himalayas. *Biological Conservation*. 158: 116-127.

Britton, A. J., Beale, C. M., Towers, W. & Hewison, R. L. 2009. Biodiversity gains and losses: evidence for homogenisation of Scottish alpine vegetation. *Biological conservation*. 142: 1728-1739.

Caporal, J.M. & Boldrini, I.I. 2007. Florística e fitossociologia de um campo manejado na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Biociências*. 5: 37-44.

- Carmona, C. P., Azcarate, F. M., Bello, F., Ollero, H. S., Lepš, J., & Peco, B. 2012. Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. *Journal of Applied Ecology*. 49: 1084-1093
- Carvalho, J.C., Cardoso, P. & Gomes, P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology Biogeography*. 21: 760–771.
- Chase, J. M. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*. 328: 1388-1391.
- Cordeiro, J.L.P. & Hasenack H, 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pillar V.D., Müller S.C., Castilhos Z.M.S. & Jacques A.V.A. (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*.1: 285-299.
- Cruz, P., Quadros, F. L. F. De, Theau, J. P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., & Carvalho, P. C. F. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*. 63: 350–358.
- Da Trindade, J. K., Pinto, C. E., Neves, F. P., Mezzalira, J. C., Bremm, C., Genro, T. C. Tischler, M.R., Nabinger, C., Gonda, H.L. & Carvalho, P. C. 2012. Forage allowance as a target of grazing management: implications on grazing time and forage searching. *Rangeland Ecology & Management*. 65: 382-393
- De Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M. T. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*. 29: 801-810.
- De Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M. T. 2007. Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science*. 18: 25-34.
- Dreber, N. & K. J. Esler. 2011. Spatio-temporal variation in soil seed banks under contrasting grazing regimes following low and high seasonal rainfall in arid Namibia. *Journal of Arid Environments*. 75: 174–184.
- Fidelis, A., Overbeck, G. E., Pillar, V. D. & Pfadenhauer, J. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecology*. 34: 558-566.
- Focht, T. & Medeiros, R. B. D. 2012. Prevention of natural grassland invasion by *Eragrostis plana* Nees using ecological management practices. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 41: 1816-1823.
- Golodets, C., Kigel, J. & Sternberg, M. 2011. Plant diversity partitioning in grazed Mediterranean grassland at multiple spatial and temporal scales. *Journal of Applied Ecology*. 48: 1260-1268.

- Hanke, W., Böhner, J., Dreber, N., Jürgens, N., Schmiedel, U., Wesuls, D. & Dengler, J. 2014. The impact of livestock grazing on plant diversity: an analysis across dryland ecosystems and scales in southern Africa. *Ecological Applications*. 24: 1188-1203.
- Haynes, M. A., Fang, Z. & Waller, D. M. 2013. Grazing impacts on the diversity and composition of alpine rangelands in Northwest Yunnan. *Journal of Plant Ecology*. 6: 122-130.
- IBGE 2004. Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de Biomas do Brasil.
- Heino J., Melo A.S. & Bini L.M. 2015. Reconceptualising the beta diversity environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*. 60: 223–235.
- INMET. *Boletim Agroclimatológico Decendial* - 2012. Instituto Nacional de Metereologia. <http://www.inmet.gov.br>
- INMET. *Boletim Agroclimatológico Decendial* - 2013. Instituto Nacional de Metereologia. <http://www.inmet.gov.br>
- Hendricks, H. H., Bond, W. J., Midgley, J. J. & Novellie, P. A. 2005. Plant species richness and composition a long livestock grazing intensity gradients in a Namaqualand (South Africa) protected area. *Plant Ecology*. 176: 19-33.
- Landeiro, V. L., Bini, L., Melo, A. S., Pes, A., Oliveira, M. & Magnusson, W. E. 2012. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology*. 57: 1554-1564.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*. 75: 435-450.
- Londo, G. 1976. The decimal scale for relevés of permanent quadrats. *Vegetatio* 33: 61-64.
- Magurran, A. F. 2004. *Measuring Biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Manier, D. J. & Hobbs, N. T. 2006. Large herbivores influence the composition and diversity of shrub-steppe communities in the Rocky Mountains, USA. *Oecologia*. 146: 641-651.
- Martin, L. M. & Wilsey, B. J. 2006. Assessing grassland restoration success: relative roles of seed additions and native ungulate activities. *Journal of Applied Ecology*. 43: 1098-1109.
- Masunga, G. S., Moe, S. R. & Pelekekae, B. 2013. Fire and grazing change herbaceous species composition and reduce beta diversity in the Kalahari sand system. *Ecosystems*. 16: 252-268.

- Nabinger, C., Moraes, A. & Maraschin, G.E. 2000. Campos in southern Brazil In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; Moraes, A. (Eds.) *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. 1: 355-376.
- Neves, F. P., Carvalho, P. C. D. F., Nabinger, C., Jacques, A. V. A., Carassai, I. J. & Tentardini, F. R. 2009. Estratégias de manejo da oferta de forragem para recria de novilhas em pastagem natural. *Revista brasileira de zootecnia*. 38: 1532-1542.
- Oksanen, J., R. Kindt., Legendre, P & O'Hara, R. B. 2007. *Vegan*: community ecology package.
- Olf, H. & M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*. 13: 261-265.
- Papanikolaou, A. D., Fyllas, N. M., Mazaris, A. D., Dimitrakopoulos, P. G., Kallimanis, A. S. & Pantis, J. D. 2011. Grazing effects on plant functional group diversity in Mediterranean shrublands. *Biodiversity and Conservation*. 20: 2831-2843.
- Pinheiro, Jose C. and Douglas M. Bates. 2000. *Mixed Effects Models in S and S-Plus* Springer-Verlag, New York.
- Questad, E. J., Foster, B. L., Jog, S., Kindscher, K. & Loring, H. 2011. Evaluating patterns of biodiversity in managed grasslands using spatial turnover metrics. *Biological Conservation*. 144: 1050-1058.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ross, L.C., Woodin, S.J., Hester, A.J., Thompson, D. & Birks, H.J.B. 2012. Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades. *Journal of Vegetation Science*. 23: 755-770.
- Sasaki, T., Okubo, S., Okayasu, T., Jamsran, U., Ohkuro, T. & Takeuchi, K. 2009. Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*. 90: 2598-608.
- Speed, J. D., Austrheim, G. & Mysterud, A. 2013. The response of plant diversity to grazing varies along an elevational gradient. *Journal of Ecology*. 101: 1225-1236.
- Veech, J. A. & T. O. Crist. 2007. Habitat and climate heterogeneity maintain betadiversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology & Biogeography*. 16: 650-656.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. 30: 279-338.
- Zhang, Y., Zhang, J., Wang, L., Lu, D., Cai, D. & Wang, B. 2014. Influences of dispersal and local environmental factors on stream macroinvertebrate communities in Qinjiang River, Guangxi, China. *Aquatic Biology*. 20: 185-194.

CAPÍTULO 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste item buscou-se relacionar as conclusões descritas nos capítulos anteriores. Em nosso estudo foram avaliados os efeitos de diferentes manejos do pastejo na dinâmica da vegetação campestre, através de índices de diversidade taxonômica e funcional, riqueza de espécies, equidade, biomassa e variação intra e interespecífica de atributos foliares de gramíneas.

Evidenciaram-se mudanças significativas na vegetação campestre, dependentes do manejo que estava submetida. No capítulo um quando comparamos os tratamentos de pastejo contínuo e rotativo, podemos observar que áreas sob pastejo rotativo tiveram maior produtividade, riqueza e diversidade de espécies quando comparadas com áreas sob pastejo contínuo, mudanças na composição de espécies também foram observadas no pastejo rotativo, os intervalos entre um e outro evento de pastejo foram benéficos para a vegetação, que se mostrou resiliente e melhor adaptada a este pastejo rotativo. O manejo do pastejo foi determinante na dinâmica da composição de espécies, na construção da heterogeneidade do dossel e da comunidade vegetal campestre, pois os resultados que observamos podem ser explicados pelo fato de que animais pastejaram de forma mais uniforme no tratamento de pastejo rotativo, o que diminuiu a seletividade animal, diminuindo a competição interespecífica, com isso proporcionando um incremento da riqueza, diversidade e biomassa vegetal.

Com os resultados do capítulo dois demonstramos que as alterações nos atributos de gramíneas durante o período do estudo foram evidentes. Diversos fatores podem estar influenciando, mas um efeito claro foi o regime de pastejo contínuo e rotativo distinto. Em áreas sob pastejo rotativo o atributo SLA foi maior e o LDMC foi menor quando comparados com áreas de pastejo contínuo, isso pode ser explicado pela expressiva plasticidade fenotípica das gramíneas campestres, que em condições mais

favoráveis modificam seus atributos para melhor se adaptar. Os componentes de diversidade funcional foram mais suscetíveis no pastejo contínuo devido à seletividade do gado mais acentuada, levando a uma grande heterogeneidade de longo prazo nos atributos e na biomassa das espécies mais palatáveis, tornando as áreas de pastejo rotativo funcionalmente mais diversas, por proporcionarem uma coexistência de espécies que possuem atributos funcionais diferentes. O pastejo rotativo beneficiou a vegetação permitindo um incremento dos componentes da diversidade funcional.

No capítulo três podemos observar diferenças significativas tanto da diversidade alfa quanto da diversidade beta entre distintas ofertas de forragem, nos primeiros dois anos de avaliação. A maior intensidade de pastejo (oferta de forragem 4%) determinou uma menor diversidade alfa, especialmente no primeiro ano, e uma menor diversidade beta, indicando a coexistência de um menor número de espécies localmente, bem distribuídas nas áreas desse tratamento. Todavia, no último ano de observação, houve um aumento da heterogeneidade nas comunidades sob maior intensidade de pastejo e uma diminuição naquelas sob menor intensidade. Outras variáveis, como oscilações climáticas ocorridas ao longo do estudo, também podem estar influenciando os padrões de diversidade, uma vez que a resposta das comunidades a tais oscilações em geral está associada às condições de intensidade de pastejo a que estão submetidas.

Claramente em ambos os três capítulos o pastejo de alguma forma, seja pelo manejo contínuo ou rotativo ou por diferentes intensidades, promoveu mudanças na vegetação. Podemos concluir com isso que em ambientes campestres o pastejo foi sim o principal agente de mudanças e que a escolha do manejo é fundamental tanto para a atividade pecuária quanto para manutenção da vegetação campestre, uma vez que mostramos que áreas mais ricas e diversas taxonômica e funcionalmente são mais produtivas e áreas mais produtivas permitem uma pecuária mais rentável.

APÊNDICES

Apêndice 1 – Modelo planilha de eletrônica, seguindo os procedimentos do método Botanal.

Tra	Qua	Aval.	Nota	MS est.	verif MS	S/principais			Rank	% espécies						
1	1	LIDI	2,3	2598	2832	1	2		226	0,5	0,5	0	0	0	3	5
1	2		2,5	2876	3106	5	4	3	336	0,6	0,3	0,1	0	0	14	17
1	3		1,7	1764	1923	4	2	24	332	0,8	0,15	0,05	0	0	7	16
1	4		2,3	2598	2832	29	5		226	0,5	0,5	0	0	0	4	20
2	1		2,5	2876	3106	34	4	13	333	0,7	0,2	0,1	0	0	11	16
2	2		1,7	1764	1905	37	32	19	337	0,5	0,25	0,25	0	0	11	16
2	3		2,1	2320	2506	14	4		225	0,6	0,4	0	0	0	4	2
2	4		2,2	2459	2656	38	4	17 33	448	0,45	0,3	0,15	0,1	0	9	20
3	1		2,7	3154	3375	13	4	14	333	0,7	0,2	0,1	0	0	11	2
3	2		2,3	2598	2832	4	22		224	0,7	0,3	0	0	0	17	39
3	3		2,2	2459	2631	4	31	29	337	0,5	0,25	0,25	0	0	35	20
3	4		2,4	2737	2984	4	32	14 5	449	0,45	0,45	0,05	0,05	0	7	16
4	1		1,8	1903	2075	13	2	33	338	0,45	0,45	0,1	0	0	1	17
4	2		1,3	1208	1317	47	4	42	336	0,6	0,3	0,1	0	0	45	8
4	3		1,8	1903	2056	3	47	4	339	0,34	0,33	0,33	0	0	16	24
4	4		1,9	2042	2226	14	4	17	339	0,34	0,33	0,33	0	0	31	45
5	1		1,3	1208	1317	22	13	2	336	0,6	0,3	0,1	0	0	47	25
5	2		1,6	1625	1755	19	22	17 32	447	0,5	0,3	0,1	0,1	0	4	47
5	3		1,6	1625	1577	3	48	32	447	0,5	0,3	0,1	0,1	0	16	20
5	4		2,8	3293	3557	1	22	29	339	0,34	0,33	0,33	0	0	1	16
6	1		2,4	2737	2929	4	13		225	0,6	0,4	0	0	0	56	4
6	2		1,5	1486	1605	3	4	14	336	0,6	0,3	0,1	0	0	2	6
6	3		1,2	1069	1166	3	4	9	336	0,6	0,3	0,1	0	0	61	16
6	4		1,6	1625	1755	65	4	3	332	0,8	0,15	0,05	0	0	40	23
7	1		2,6	3015	3226	4	66	34	333	0,7	0,2	0,1	0	0	67	6
7	2		2,2	2459	2681	4	7		222	0,9	0,1	0	0	0	16	35
7	3		1,4	1347	1469	16	31	11	337	0,5	0,25	0,25	0	0	4	43
7	4		2,3	2598	2832	45	31	14 17 4	557	0,45	0,25	0,15	0,1	0,05	16	24
8	1		1,3	1208	1317	87	31		225	0,6	0,4	0	0	0	38	16
8	2		2	2181	2378	66	4		224	0,7	0,3	0	0	0	32	22
8	3		1,2	1069	1166	22	10		226	0,5	0,5	0	0	0	13	31
8	4		1,1	930	1005	45	17	40	339	0,34	0,33	0,33	0	0	16	21
9	1		1,1	930	1014	4	20		222	0,9	0,1	0	0	0	26	72
9	2		2,4	2737	2902	1	4	67	337	0,5	0,25	0,25	0	0	24	6
9	3		1,2	1069	1166	4	17	65	339	0,34	0,33	0,33	0	0	53	98
9	4		1,4	1347	1469	66	31		224	0,7	0,3	0	0	0	34	3
10	1		1,4	1347	1455	45	4	59	335	0,6	0,2	0,2	0	0	4	6
10	2		1,3	1208	1305	66	14	4	335	0,6	0,2	0,2	0	0	14	17
10	3		1,3	1208	1317	13	4	2 31	444	0,7	0,2	0,05	0,05	0	37	16
10	4		1,3	1208	1317	13	4	20 2	444	0,7	0,2	0,05	0,05	0	16	47
11	1		1,1	930	1005	47	19	17 31	447	0,5	0,3	0,1	0,1	0	16	6
11	2		1,2	1069	1112	4	89		222	0,9	0,1	0	0	0	6	8
11	3		1,4	1347	1415	4	59	3	339	0,34	0,33	0,33	0	0	6	14
11	4		1,3	1208	1317	66	4		225	0,6	0,4	0	0	0	34	33
12	1		1,1	930	1005	32	20	4	339	0,34	0,33	0,33	0	0	47	14
12	2		1,7	1764	1870	89	4		226	0,5	0,5	0	0	0	14	6
12	3		1,3	1208	1317	6	4	18	339	0,34	0,33	0,33	0	0	59	14

Apêndice 2 – “Ranking” da porcentagem de contribuição das espécies utilizado nas avaliações.

Rank	Porcentagem/espécie				
111	1				
222	0.9	0.1			
223	0.8	0.2			
224	0.7	0.3			
225	0.6	0.4			
226	0.5	0.5			
332	0.8	0.15	0.05		
333	0.7	0.2	0.1		
334	0.7	0.15	0.15		
335	0.6	0.2	0.2		
336	0.6	0.3	0.1		
337	0.5	0.25	0.25		
338	0.45	0.45	0.1		
339	0.34	0.33	0.33		
443	0.8	0.1	0.05	0.05	
444	0.7	0.2	0.05	0.05	
445	0.7	0.15	0.1	0.05	
446	0.7	0.1	0.1	0.1	
447	0.5	0.3	0.1	0.1	
448	0.45	0.3	0.15	0.1	
449	0.45	0.45	0.05	0.05	
555	0.7	0.2	0.04	0.03	0.03
556	0.45	0.45	0.04	0.03	0.03
557	0.45	0.25	0.15	0.1	0.05
558	0.3	0.2	0.2	0.15	0.15
559	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2