

ESCOLA DE CIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE
MESTRADO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

KÁSSIA RAMOS

***ERYNGIUM HORRIDUM* COMO FACILITADOR
DA COMUNIDADE DE PLANTAS E ARTRÓPODES EM CAMPOS
SOB DIFERENTES REGIMES DE DISTÚRBO COM FOGO E PASTEJO**

Porto Alegre
2019

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

***ERYNGIUM HORRIDUM* COMO FACILITADOR
DA COMUNIDADE DE PLANTAS E ARTRÓPODES EM CAMPOS
SOB DIFERENTES REGIMES DE DISTÚRPIO COM FOGO E PASTEJO**

Kássia Ramos

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429
Fone: (051) 3320-3500
CEP 90619-900 Porto Alegre – RS
2019

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

***ERYNGIUM HORRIDUM* COMO FACILITADOR
DA COMUNIDADE DE PLANTAS E ARTRÓPODES EM CAMPOS
SOB DIFERENTES REGIMES DE DISTÚRBIO COM FOGO E PASTEJO**

Dissertação apresentada como requisito
para a obtenção do grau de Mestre pelo
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Evolução da Biodiversidade da Escola
de Ciências da Pontifícia Universidade
Católica do Rio Grande do Sul.

Kássia Ramos

Orientador: Dr. Pedro Maria de Abreu Ferreira

Coorientadora: Dra. Luciana Regina Podgaiski

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL – 2019

KÁSSIA RAMOS

***ERYNGIUM HORRIDUM* COMO FACILITADOR
DA COMUNIDADE DE PLANTAS E ARTRÓPODES EM CAMPOS
SOB DIFERENTES REGIMES DE DISTÚRPIO COM FOGO E PASTEJO**

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do grau de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Escola de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

Aprovada em: ____ de _____ de _____.

BANCA EXAMINADORA:

Porto Alegre

2019

Dedico esse trabalho aos meus pais, meu irmão e avós, que sempre me apoiaram e incentivaram o meu crescimento acadêmico e profissional.

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores Pedro Maria de Abreu Ferreira e Luciana Regina Podgaiski, pelo apoio, ensinamentos, confiança e, principalmente, pelos incentivos, pois mesmo quando eu acreditava que nada mais daria certo vocês me lembravam que no final tudo se alinha.

Ao futuro Doutor Fernando Furquim, por me emprestar com tanto carinho a sua área de estudo, o que permitiu que esse projeto pudesse ser realizado. Além disso, tenho que agradecer por todo apoio em campo, pelas conversas, conselhos (mesmo quando eu teimava em não escutar) e risadas. Tenho certeza de que dessa parceria inusitada nasceu uma grande amizade, a qual levarei comigo para sempre.

Ao meu amigo Tomás Domingues, por todo o esforço em campo e laboratório, por passar pelos perrengues do campo comigo, por estar sempre sorrindo (e me lembrando de sorrir) e por ser sempre um amigo para todas as horas. Nunca vou esquecer de nós conhecendo Santiago em plena madrugada e que furar gravatá foi um belo treinamento pra ti ir pra Austrália.

Ao sociólogo mais biólogo que já conheci, Thiago Lima, por me prestar total apoio em campo sem ao menos me conhecer, só pela parceria. Tenho certeza de que daí nasceu mais uma amizade.

Aos meus primeiros IC's Edgar Kuhn e Waldo Pereira e estagiários Daniela Marques e Matheus Tosin. Obrigada por todas experiências que compartilhamos, pois além da parceria, houve o surgimento de grandes amizades. Agradeço pelas risadas, conversas, rolês e por terem confiado em mim. Vocês sempre estiveram dispostos a me ajudar no que fosse necessário, o que tornou esse trabalho possível. Saibam que eu aprendi muito mais com vocês do que o contrário.

A minha amiga e colega de laboratório, Mariana Beal Neves, pelo auxílio em campo e por estar sempre ao meu lado, me incentivando e lembrando que a gente sempre consegue.

Ao pessoal do Laboratório de Aracnologia da PUCRS, pelo auxílio na identificação das aranhas, em especial ao professor Renato Teixeira e seu Doutorando Williams Paredes.

A família Furquim, por toda hospitalidade e carinho com que me receberam.

As minhas amigas Marjorie Westerhofer, Natália Kothe, Nicole Garcia, Vanessa Saraiva e Caroline Bagesteiro por sempre estarem ao meu lado e me ajudarem quando eu mais precisei. Sem vocês ao meu lado, esse caminho teria sido muito mais difícil.

Ao meu namorado Victor Zucchetti, pelas revisões textuais, conselhos, apoio, e claro, por estar sempre ao meu lado e jamais deixar faltar amor.

As minhas avós, por sempre acreditarem e torcerem por mim.

Aos meus animais de estimação Estrela, Winky, Luna, Fênix e Ringo, por sempre me ajudarem com seu amor incondicional, onde bastava um olhar para que todas as aflições fossem embora.

Aos meus pais e meu irmão, pelo amor que sempre me foi dado e pelo apoio incondicional.

RESUMO

A facilitação é um processo importante na estruturação das comunidades. Um facilitador age sobre espécies menos competitivas, permitindo que estas se estabeleçam em ambientes muito competitivos, especialmente sob distúrbios. Todavia, sabe-se que os efeitos da facilitação são mais detectáveis em ambientes com condições ambientais adversas, tais como locais com regimes de distúrbios. Distúrbios são caracterizados como eventos que removem biomassa e alteram a estrutura do ambiente. Os principais distúrbios que modulam os ecossistemas campestres são o fogo e pastejo. Neste trabalho, utilizei um experimento em blocos para analisar a ação do *Eryngium horridum*, planta conhecida como facilitadora para outras espécies de plantas, sobre a comunidade de artrópodes em diferentes intensidades e tipos de distúrbios. No primeiro capítulo desta dissertação, eu apresento uma introdução geral a teoria ecológica da facilitação e sua importância para os ecossistemas campestres com influência de distúrbios. No segundo capítulo, apresento os resultados do estudo experimental sobre a ocorrência de facilitação na comunidade de artrópodes e assembleia de aranhas no ecossistema campestre sob influência de fogo e pastejo. O estudo foi conduzido com base em um experimento com queima controlada e pastejo na fazenda São Lourenço, no município de Santiago, RS. O experimento foi conduzido em cinco blocos, cada um com três parcelas. Cada parcela recebeu um tipo de manejo (fogo, pastejo, ou fogo + pastejo) e em cada manejo foram definidos pares com dois micro-habitats (com ou sem *E. horridum*). Em cada um dos micro-habitats, measurei as dimensões dos descritores da vegetação e temperatura do solo. Além disso, em cada uma das parcelas foram instaladas armadilhas pitfall para a captura dos artrópodes de solo. Os artrópodes foram identificados a nível de classe e ordem (família no caso de aranhas). As aranhas foram classificadas de acordo com a estratégia de predação. Como principais resultados do capítulo 2, detectei efeito negativo de *E. horridum* sobre a temperatura do solo em todos os manejos, bem como sobre a riqueza e abundância de arbustos sob pastejo + fogo. Também consegui observar que *E. horridum* promoveu um efeito positivo sobre a altura vegetação em todos os manejos e sobre a disponibilidade de recursos e riqueza de herbáceas sob pastejo. Já nas amostras de artrópodes, coletei um total de 18.054 indivíduos, entretanto para as análises foram utilizados somente os artrópodes que compõem a macrofauna de solo, totalizando 8.191 indivíduos. Como principais resultados, observei que o manejo e o microhabitat influenciaram de forma independente a composição geral da comunidade. Também foi possível detectar que *E. horridum* promoveu um efeito facilitador sobre a riqueza de táxons e famílias de aranhas apenas na combinação dos distúrbios fogo e pastejo, o que vai de encontro com a principal hipótese do trabalho, a qual previa que *E. horridum* teria um papel mais importante como

facilitador no ambiente com maior intensidade de distúrbio. Os resultados encontrados mostram, pela primeira vez, que a facilitação tem um importante papel em comunidades de artrópodes e plantas sob regimes de distúrbio, com respostas dependentes da intensidade e do tipo de distúrbio.

Palavras-chave: Facilitação. Interação animal-planta. Manejo.

ABSTRACT

Facilitation is an important process in structuring communities. A facilitator acts on less competitive species, allowing them to establish in highly competitive environments, especially under disturbances. However, the effects of facilitation are known to be more detectable in environments with harsh conditions, such as sites with disturbance regimes. Disturbances are characterized as events that remove biomass and alter the structure of the environment. The main disturbances that modulate the grasslands ecosystems are fire and grazing. In this work, I used a block experiment to analyze the effect of *Eryngium horridum*, a plant known as a facilitator for other plants, on the arthropod community in different intensities and types of disturbances. In the first chapter of this dissertation, I present a general introduction to the ecological theory of facilitation and its importance for the grasslands with influence of disturbances. In the second chapter, I present the results of the experimental study on the occurrence of facilitation in the arthropod community and spider assemblage in the grasslands under the influence of fire and grazing. The study was conducted based on an experiment with controlled burning and grazing at the São Lourenço farm, in the city of Santiago, RS. The experiment was conducted in five blocks, each with three plots. Each plot received a type of management (fire, grazing, or fire + grazing) and pairs with two microhabitats (with or without *E. horridum*) were defined in each management. In each of the microhabitats, I measured the dimensions of vegetation descriptors and soil temperature. In addition, pitfall traps were installed in each plot to capture soil arthropods. Arthropods were identified at class and order level (family in the case of spiders). The spiders were classified according to the foraging strategy. As the main results of chapter 2, I detected a negative effect of *E. horridum* on soil temperature in all managements, as well as on the richness and abundance of shrubs under grazing + fire. I also observed that *E. horridum* promoted a positive effect on the height vegetation in all the managements and on the availability of resources and richness of herbaceous under grazing. Already in the arthropod samples, I collected a total of 18,054 individuals, however, only the arthropods that compose the soil macrofauna were used for the analysis, totaling 8,191 individuals. As main results, I observed that management and microhabitat independently influenced the general composition of the community. It was also possible to detect that *E. horridum* promoted a facilitating effect on the richness of taxa and families of spiders only in the combination of fire and grazing disturbances, which agrees with the main hypothesis of the work, which predicted that *E. horridum* would have a more important role as facilitator in the environment with greater intensity of disturbance. The results show, for the first time, that facilitation plays an important role in arthropod and plant communities under

disturbance regimes, with intensity and type of disturbance dependent responses.

Keywords: Facilitation. Animal-plant interaction. Management.

Sumário

RESUMO	8
ABSTRACT	10
CAPÍTULO 1: Introdução Geral.....	13
Facilitação e sua relação com a biodiversidade.....	12
Distúrbios e o ecossistema campestre	14
Objetivos	18
Previsões.....	18
Referências.....	19
CAPÍTULO 2: A importância de uma planta facilitadora na manutenção da diversidade de artrópodes em um sistema campestre sob diferentes regimes de distúrbio	23
Resumo.....	24
Introdução.....	25
Material e métodos	27
Resultados	33
Discussão.....	43
Referências	47

CAPÍTULO 1:

Introdução Geral



INTRODUÇÃO GERAL

Facilitação e sua relação com a biodiversidade

Interações interespecíficas são reconhecidas como importantes *drivers* dos padrões de organização e estruturação em comunidades (Hairston et al. 1960; Tilman 1982; Mittelbach 2012), e são especialmente destacadas como elementos-chave devido aos seus efeitos sobre a biodiversidade e a coexistência de espécies (Chesson 2000; Silvertown 2004). Dentre os diversos tipos de interações entre organismos, a facilitação é um dos mecanismos com grande influência sobre a estruturação das comunidades, pois a presença de uma espécie pode gerar efeitos positivos para diversas outras (Bertness e Callaway 1994; Bertness e Hacker 1994; Callaway 2009; Bronstein 2009).

A facilitação tem sido estudada com maior frequência nos últimos anos, visto que é um mecanismo atuante em diversos ecossistemas, sendo demonstrada principalmente entre espécies vegetais (Fidelis et al. 2009; Soliveres et al. 2011; Shöb et al. 2014). Segundo McIntire e Fajardo (2014), os efeitos de facilitação sobre a biodiversidade são “qualquer aumento em uma medida de diversidade que resulte direta ou indiretamente das modificações de condições bióticas e abióticas causadas pela presença de qualquer espécie”. Desta forma, a facilitação possui grande potencial para aumentar a diversidade de espécies, principalmente em ambientes estressantes. Fidelis et al. (2009) puderam observar a importância da facilitação em uma área intensamente pastejada, onde uma espécie de planta (*Eryngium horridum*) contribuiu na manutenção da diversidade de plantas campestres. Os autores observaram que plântulas e plantas adultas de espécies palatáveis em associação com a planta facilitadora foram protegidas

da intensa ação do gado. Essa proteção provavelmente foi ocasionada pela estrutura de *E. horridum*, no qual suas folhas espinescentes e fibrosas foram capazes de afastar herbívoros de grande porte.

Além da presença de folhas com espinhos em *E. horridum*, a forma rosetada como essas estão arranjadas na planta é mais uma característica que pode permitir a ocorrência de facilitação. Campos (2010) observou quatro espécies de *Eryngium* fornecendo abrigo para artrópodes aquáticos e semi-aquáticos na cisterna (fitotelmo) formada pelo arranjo das folhas na planta. Além disso, Podgaiski et al. (2013) observaram que áreas de campo recentemente queimadas apresentaram maiores proporções de *E. horridum*, o que favoreceu aranhas construtoras de teias orbiculares. Contudo, sabe-se que outras plantas rosetadas (e.g. bromélias) possuem relação com animais, fornecendo local para forrageio, acasalamento e oviposição para aranhas (Romero e Vasconcellos-Neto 2005; Romero 2006), fitotelmo que permite o desenvolvimento de estágios larvais de insetos (Frank e Lounibos 2008; Sodr e et al. 2009) e terr rios para artr podes terrestres nas axilas externas de suas folhas (Cave 2005; Frank e Lounibos 2008). Ainda, De Omena et al. (2017) registraram uma planta rosetada promovendo prote o contra o fogo para uma esp cie de aranha, onde a planta reduziu a suscetibilidade dessas   queima, contribuindo para a resili ncia das popula es dessa esp cie de aranha. Isso demonstra que, durante eventos de queimada, plantas podem atuar como abrigos para a fauna. Logo, podemos assumir que *E. horridum* tem potencial para beneficiar outros n veis tr ficos al m de plantas, visto que sua morfologia permite a cria o de microambientes que podem melhorar as condi es ambientais, principalmente em  reas com influ ncia de dist rbios.

Distúrbios e o ecossistema campestre

Distúrbios podem ser antrópicos ou naturais, ocorrendo através da ação do vento, inundações, deslizamento de terra, pastejo e queimadas (White e Jentsch 2001). Além do mais, podem ser caracterizados como acontecimentos que acarretam em mudanças estruturais nas comunidades, modificando a condição de equilíbrio antecedente à perturbação (White 1979) ou simplesmente como a remoção de biomassa do ambiente (Grime 1979). São intrínsecos aos mais diversos ecossistemas, possuindo grande importância na manutenção da biodiversidade (White e Jentsch 2001; Bond e Keeley 2005; Nöske et al. 2008), uma vez que são eventos capazes de reorganizar a estrutura da comunidade. Devido a isto, possuem um grande potencial em filtrar as espécies aptas a se manterem e estabelecerem no ambiente, diminuem a abundância das mais competitivas (promovendo quebras de dominância e alterando as hierarquias de competição) e, em diversos casos, aumentam a possibilidade de coexistência entre espécies (Bengtsson 2002; Cadotte 2007).

Diversos trabalhos têm demonstrado a influência de pastejo e queimadas nos diferentes ecossistemas ao redor do planeta, onde estes possuem um papel considerável na evolução de diversos organismos, tanto para animais (Little et al. 2013; Podgaiski 2013; Podgaiski 2014; Kelly e Brotons 2017; Podgaiski 2018) quanto para plantas (Milchunas et al. 1988; Osem et al. 2002; Altesor et al. 2006, Peterson e Reich 2008; Overbeck et al. 2018). Além disso, a ocorrência desses distúrbios nos ecossistemas campestres possui papel importante no seu desenvolvimento e manutenção (Fuhlendorf et al. 2008). Nesses ecossistemas, a ocorrência de fogo e pastejo permite a renovação dos processos sucessionais, propiciando variabilidade estrutural, mudança de composição e alteração da biomassa vegetal (Fuhlendorf e Engle

2001). Locais sem a influência de distúrbios normalmente apresentam aumento da biomassa (Oliveira e Pillar 2004) e estrutura de habitat homogênea (com dominância de algumas espécies de plantas), o que leva à perda de espécies vegetais, animais e consequente redução geral da diversidade (Overbeck et al. 2005). A frequência e intensidade dos distúrbios também são fatores importantes para ambientes que evoluíram com pastejo e fogo, pois esses modulam os processos ecológicos, diversidade biológica e heterogeneidade do ambiente (Collins 1992; Fuhlendorf e Smeins 1999).

Em estudos sobre os efeitos do pastejo se observa que esse, quando em cargas moderadas, pode gerar uma maior heterogeneidade estrutural do campo (Kemp e King 2001) e alterar a qualidade nutricional dos recursos das plantas, o que pode promover uma maior abundância de artrópodes herbívoros (Moran, 2014 apud Murphy et al., 2015) e maior diversidade de artrópodes polinizadores (Lázaro et al. 2016). Entretanto, apesar de haver trabalhos que demonstrem esse efeito positivo do pastejo sobre artrópodes, muitos outros demonstram um efeito negativo (Rambo e Faeth 1999; Kruess e Tschardtke 2002; Pöyry et al. 2005; Van Klink et al. 2015), indicando que ainda não está claro como distúrbios afetam as comunidades de artrópodes. Van Klink et al. (2015) puderam identificar três fatores principais que explicam os efeitos negativos do pastejo sobre a diversidade de artrópodes, sendo eles: predação não intencional e aumento do distúrbio, reduções na abundância total de recursos para artrópodes e mudanças na diversidade de plantas, estrutura da vegetação e condições abióticas.

Em ambientes que possuem uma relação intrínseca com queimadas, há uma seleção dos indivíduos que possuam características adaptadas ao fogo, além deste definir a abundância, composição, biomassa, distribuição e estrutura das comunidades (Bond e Keeley 2005). Além

disso, com a passagem do fogo há a supressão da maior parte da vegetação, reduzindo a dominância de espécies de plantas competitivas e permitindo que espécies menos competitivas consigam se estabelecer, o que pode aumentar a riqueza de espécies de plantas (Overbeck et al. 2005). Entretanto, apesar do fogo ser benéfico quando em intensidades e frequência moderadas para plantas, sabe-se que para artrópodes a resposta muitas vezes é táxon-específica, onde geralmente depende da capacidade de colonização e adaptação ao ambiente recentemente perturbado (Swengel 2001). Essa resposta também pode variar dependendo dos efeitos do fogo sob a fauna, os quais podem ser diretos (e.g. morte instantânea por ação do fogo), ou indiretos, através da alteração de condições do ambiente como disponibilidade de recursos alimentares, microclima e abrigo (Swengel 2001, Joern e Laws 2013). Enquanto que aranhas são resilientes a distúrbios como o fogo (Podgaiski et al. 2013, De Omena et al. 2017), e tripes respondem com aumento da riqueza (Podgaiski et al. 2018), artrópodes de solo respondem negativamente mesmo após um mês, onde há uma menor densidade na fauna e uma menor atividade detritívora na camada mais superficial do solo (Podgaiski et al. 2014). Isso demonstra a resposta dos artrópodes ao fogo depende de muitos fatores, onde as habilidades de dispersão, tolerâncias e requisitos dos animais é fundamental para se compreender os padrões de resposta, onde o fogo para alguns pode ser benéfico e para outros pode promover um efeito negativo (Vasconcelos et al 2009, Engstrom 2010).

Até agora, em experimentos de interação fogo e pastejo, foi possível demonstrar que o pastejo afeta de forma importante a regeneração da vegetação após queimadas, modificando sua estrutura e composição, ou ainda retardando a sucessão e crescimento das comunidades vegetais (Raffaele e Veblen 2001; De Paz e Raffaele 2013). Além disso, se sabe que grandes

herbívoros possuem preferência por áreas recentemente queimadas dentro de uma paisagem (Forde et al. 1984; Wilsey 1996; Coppedge e Shaw 1998), o que conseqüentemente promove uma maior pressão de pastejo onde houve ação do fogo (Fuhlendorf e Engle, 2001). Essa ação do pastejo sobre ambientes recentemente queimados pode tornar áreas com ocorrência dos dois distúrbios mais perturbadas, o que poderia dificultar o reestabelecimento da fauna.

Objetivos

O objetivo principal da pesquisa foi avaliar o efeito facilitador de *Eryngium horridum* na comunidade de artrópodes de solo em área campestre com influência de distúrbio causado por fogo e pastejo.

Objetivos específicos

- Avaliar o papel de *E. horridum* como um modificador da estrutura de habitat para artrópodes através da modificação de temperatura e comunidade de plantas;
- Investigar se a presença de *E. horridum* influencia riqueza e abundância da comunidade de artrópodes e morfotipos de aranhas campestres sob diferentes tipos de distúrbio (fogo e pastejo) e intensidade de distúrbio (um ou dois tipos de distúrbios em conjunto);

Previsões

- *E. horridum* irá propiciar uma diminuição da temperatura (devido ao sombreamento) e uma modificação estrutural na comunidade de plantas ao seu redor (devido a criação de área excluída do pastejo).
- Devido aos seus diferentes requerimentos de hábitat e papéis na comunidade, os grupos de artrópodes responderão de forma diferencial e táxon-específica aos diferentes tipos de distúrbio e presença/ausência de *E. horridum*.
- A presença de *E. horridum* influencia positivamente riqueza e abundância de artrópodes em ecossistemas campestres com ocorrência de distúrbios, devido a criação de micro-habitat e área excluída do pastejo.

Referências

- Altesor A et al. (2006) Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *J Veg Sci* 17:323-332
- Bengtsson J (2002) Disturbance and resilience in soil animal communities. *Eur J Soil Biol* 38:119-125
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:191-193
- Bertness MD, Hacker SD (1994) Physical stress and positive associations among marsh plants. *Am Nat* 144:363-372
- Bond WJ, Keeley JE (2005) Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20:387-394
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *J Ecol* 97:1160-1170
- Cadotte MW (2007) Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88:823-829
- Callaway RM (2009) Facilitation and the organization of plant communities. In: Levin SA (ed) *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, Princeton, pp 282-288
- Campos RE (2010). *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata and their macro-invertebrate communities, including a review and bibliography. *Hydrobiologia*, 652:311-328.
- Cave RD (2005) *Trigonopeltastes delta* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) larva developing in a bromeliad terrarium. *Coleopt Bull* 59:527–528
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343-366
- Collins SL (1992) Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 73:2001-2006
- Coppedge BR, Shaw JH (1998) Bison grazing patterns on seasonally burned tallgrass prairie. *Rangel Ecol Manag* 51:258-264
- De Omena PM et al. (2017). Bromeliads provide shelter against fire to mutualistic spiders in a fire-prone landscape. *Ecol Entomol* 43:389-393
- De Paz M, Raffaele E (2013) Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *J Plant Ecol* 6:459-467
- Fidelis A et al (2009) The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecol* 34:558-566

- Forde JD et al (1984) Grassland habitat management using prescribed burning in Wind Cave National Park, South Dakota. *Prairie Naturalist* 16:97–110
- Frank JH, Lounibos, LP (2009) Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terr Arthropod Rev* 1:125-153
- Fuhlendorf SD, Smeins FE (1999) Scaling effects of grazing in a semi-arid savanna. *J Veg Sci* 10:731-738
- Fuhlendorf SD, Engle DM (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
- Fuhlendorf SD et al. (2008) Pyric herbivory: rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conserv Biol* 23:588-598
- Grime JP (1979) Plant strategies and vegetation processes. J Weley and Sons, Chichester
- Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *Am Nat* 94: 421-425
- Hobbs RJ, Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv Biol* 6:324-337
- Joern A, Laws AN (2013) Ecological mechanisms underlying arthropod species diversity in grasslands. *Annu Rev Entomol* 58:19-36
- Kelly LT, Brotons L (2017) Using fire to promote biodiversity. *Science* 355:1264-1265
- Kemp DR, King WMcG (2001) Plant competition in pastures – implications for management. In: Tow PG, Lazenby A (eds.) *Competition and Succession in Pastures*. CABI, Wallingford, UK, pp. 85-102
- Kruess A, Tschardt T (2002) Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol Conserv* 106:293-302
- Lazaro A et al. (2016) Effects of grazing intensity on pollinator abundance and diversity, and on pollination services. *Ecol Entomol* 41:400-412
- Little IT et al (2013) A burning issue: fire overrides grazing as a disturbance driver for South African grassland bird and arthropod assemblage structure and diversity. *Biol Conserv* 158: 258-270
- McIntire EJB, Fajardo A (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol* 201: 403-416
- Mittelbach GG (2012) *Community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland

- Milchunas DG et al. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am Nat* 132: 87-106
- Murphy PNC et al. (2015) Variable response to phosphorus mitigation measures across the nutrient transfer continuum in a dairy grassland catchment. *Agric Ecosyst Environ* 207:192-202
- Neary DG et al. (1999) Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *For Ecol Manage* 122: 51-71
- Nöske NM et al. (2008) Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic Appl Ecol* 9:4-12
- Oliveira JM, Pillar VD (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecol* 5:197-202
- Osem Y et al. (2002) Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *J Ecol* 90:936-946
- Overbeck GE et al. (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *J Veg Sci* 16: 655-664
- Overbeck GE et al. (2018) The South Brazilian grasslands – A South American tallgrass prairie? Parallels and implications of fire dependency. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16:24-30
- Peterson DW, Reich PB (2008) Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone. *Plant Ecol* 194:5-16
- Podgaiski LR et al. (2013) Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. *PLoS One* 8:e60207
- Podgaiski LR et al. (2014) Burning effects on detritivory and litter decay in Campos grasslands. *Austral Ecol* 39:686-695
- Podgaiski LR et al. (2018) Prescribed patch burnings increase thrips species richness and body size in grassland communities. *Insect Conserv Divers* 11:204-212
- Pöyry J et al. (2005) Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biol Conserv* 122:465-478
- Raffaele E, Veblen TT (2001) Effects of cattle grazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *N Area J* 21:243-249
- Rambo JL, Faeth SH (1999) Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conserv Biol* 13:1047-1054
- Reinking DL (2005) Fire regimes and avian responses in the central tallgrass prairie. *Studies in*

Avian Biology 30:116-126

Romero GQ, Vasconcellos-Neto J (2005) The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). *J Anim Ecol* 74:12-21.

Romero GQ (2006) Geographic range, habitats, and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Salticidae). *Biotropica* 38:522–30

Shöb C et al. (2014) Consequences of facilitation: one plant's benefit is another plant's cost. *Funct Ecol* 28: 500-508

Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evo* 19:605-611

Sodré VM et al. (2010). Chironomid larvae inhabiting bromeliad phytotelmata in a fragment of the Atlantic Rainforest in Rio de Janeiro State. *Brazilian Journal of Biology* 70:587-592

Soliveres S et al. (2011) Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspect Plant Ecol Syst* 13: 247-258

Swengel AB (2001) A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodivers Conserv* 10:1141-1169

Tilman D (1982) Resource competition and community structure. Princeton university press, Princeton

Van Klink R et al. (2015) Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biol Rev* 90:347-366

Wilsey BJ (1996) Variation in use of green flushes following burns among African ungulate species: the importance of body size. *Afr J Ecol* 34:32-38

White PS (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The botanical review* 45:229-299

White PS, Jentsch A (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. In: Esser K et al. (eds) *Progress in botany*. Springer, Berlin, pp 399-450

CAPÍTULO 2:

A importância de uma planta facilitadora na manutenção da diversidade de artrópodes em um sistema campestre sob diferentes regimes de distúrbio

Ramos K¹, Correa ELK¹, Neto WP¹, Furquim FF², Podgaiski LR³, Ferreira PMA¹

¹ Laboratório de Ecologia de Interações, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul,
Porto Alegre-RS, Brasil. Email: kassia.ramos@acad.pucrs.br

² Laboratório de Estudos em Vegetação Campestre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
Porto Alegre-RS, Brasil. Email: ff.furquim@gmail.com

³ Laboratório de Ecologia de Interações, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre-RS, Brasil.
Email: podgaiski@gmail.com

Autor correspondente: Kássia Ramos

Laboratório de Ecologia de Interações - Escola de Ciências

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Av. Ipiranga 6681- Prédio 12, bloco C, sala 111 - Porto Alegre, RS 90619-900 - Brasil

+55 51 3353 4063 kassia.ramos@acad.pucrs.br

Manuscrito redigido no formato *Original research* do periódico *Oecologia*

*OBS: As figuras e respectivas legendas estão fora do padrão da revista para uma melhor leitura da dissertação.

Resumo

Um facilitador caracteriza-se por ser uma espécie a qual propicia que espécies menos competitivas se estabeleçam em ambientes altamente competitivos, como é o caso dos ecossistemas campestres. Esse tipo de ecossistema possui uma estreita relação com distúrbios (fogo e pastejo), os quais definem e mantêm sua diversidade. O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito facilitador de *Eryngium horridum* sobre a comunidade de artrópodes campestres sob diferentes intensidades de distúrbio. Para isso, conduziu-se esse estudo de forma experimental em área campestre, com blocos distribuídos em três tipos de manejo (fogo, pastejo ou fogo+pastejo). Dentro de cada bloco estabeleceu-se pares sob diferentes microhábitats (com e sem *E. horridum*). Utilizando o teste do tamanho do efeito detectamos um efeito negativo do *E. horridum* na temperatura do solo em todos os manejos e um efeito positivo na altura da vegetação, indicando que o *E. horridum* cria microambientes. Através de modelos lineares observamos que o microhábitat prediz a abundância total, enquanto a interação entre manejo e microhábitat prediz a riqueza de táxons. A interação entre manejo e presença de *E. horridum* modulou a abundância de aranhas construtoras (modelos lineares). Detectamos o efeito facilitador do *E. horridum* apenas para riqueza taxonômica e somente sob o manejo mais intenso (fogo+pastejo). Com estes resultados observamos que a facilitação desempenha um papel importante em ambientes com presença de distúrbios, com respostas dependendo do tipo de distúrbio, pela primeira vez considerando os dois distúrbios que modulam o sistema campestre do sul do Brasil.

Palavras-chave: Fogo; Interação Multitrófica; Microambientes; Pastejo.

Introdução

Interações positivas entre plantas são importantes para a dinâmica da comunidade, onde a frequência dessas interações é relativamente comum e seus efeitos benéficos têm implicações potenciais para os ecossistemas (Michalet et al. 2014). Entre as formas de interações positivas, a facilitação é um mecanismo que possui grande importância ecológica, pois propicia o estabelecimento de espécies com baixa competitividade em ambientes altamente competitivos, principalmente se estes são influenciados por distúrbios (Bertness e Hacker 1994; Bronstein 2009; Callaway 2009). Distúrbios são caracterizados como eventos que removem biomassa e/ou alteram a estrutura do ambiente (Grimes 1979; White 1979), e são intrínsecos aos mais diversos ecossistemas, possuindo grande importância na manutenção da biodiversidade (White e Jentsch 2001; Bond e Keeley 2005; Noske *et al.* 2008).

Ambientes que estejam sobre a influência de distúrbios perdem biomassa, o que pode gerar mudanças na ciclagem de nutrientes (e. g. diminuição da decomposição do litter

A facilitação em ambientes com regimes de distúrbios pode ocorrer através de diferentes mecanismos, como a diminuição do estresse abiótico (fornecendo sombra e abrigo do vento), aumento do acesso à água e outros recursos e proteção contra herbívoros (Pugnaire et al. 2011). Fidelis et. al (2009) puderam observar a importância da facilitação em uma área campestre intensamente pastejada, onde uma espécie de planta (*Eryngium horridum*) contribuiu na manutenção da diversidade de plantas. Essa espécie apresenta uma estrutura rosetada e grande quantidade de folhas espinescentes, o que cria um microambiente para que outras plantas se estabeleçam ao seu redor e sejam protegidas do intenso pastejo. Todavia, apesar de se saber da ocorrência da facilitação entre plantas, pouco se sabe sobre seus efeitos para outros níveis

tróficos (Schleuning et al. 2015), como os artrópodes, os quais possuem um papel importante na dinâmica das comunidades campestres.

Os ecossistemas campestres recobrem uma área de aproximadamente 40% da superfície do globo (Murray et al. 2000) e possuem uma relação intrínseca com regimes de distúrbios. Além disso, a diversidade de artrópodes nesse ecossistema é modulada por fatores como queimadas, herbivoria e clima (Knapp 1998; Joern e Laws 2013; Van Klink et al. 2015). Artrópodes colaboram consideravelmente para a biodiversidade do ambiente campestre (Tscharntke 1995; Fay 2003; Whiles e Charlton 2006; Podgaiski et al. 2013; Podgaiski et al. 2018), a dinâmica trófica na comunidade (Belovsky e Slade 2000; Schmitz 2008; Haddad et al. 2011) e o funcionamento do ecossistema (Siemann 1998; Whiles e Charlton 2006; Finlay et al. 2006; Podgaiski et al. 2014), o que geralmente leva essas comunidades a demonstrarem os mais diversos padrões na composição de táxons, tamanho corporal, tipo de forrageio e abundância (Hammond 1992; Siemann 1998; Siemann et al. 1998; Podgaiski et al. 2014; Ferrando et al. 2016; Podgaiski et al. 2018).

Aqui, examinamos as hipóteses de que a facilitação por *Eryngium horridum* influencia positivamente a comunidade de artrópodes de solo, principalmente nos ambientes com maiores níveis de distúrbio, através da melhoria nas condições abióticas e aumento da disponibilidade de recursos; e que os grupos de artrópodes respondem de forma diferencial e táxon-específica às categorias de manejo e micro-habitat, devido aos seus diferentes requerimentos de hábitat e papéis na comunidade. Dos grupos de artrópodes coletados, aranhas tiveram um nível de identificação mais detalhado do que os outros grupos. A escolha das aranhas se deu pelo fato de que nesse grupo há uma grande variedade nas estratégias alimentares e estas são predadoras

que modulam a distribuição e comportamento de outros artrópodes; além disso, já foi observado que aranhas utilizam a estrutura de plantas rosetadas em ambientes que sofreram influência do fogo (Podgaiski et al. 2013; De Omena et al. 2017). Para se responder as nossas hipóteses, os seguintes objetivos foram traçados: (i) avaliar o papel de *E. horridum* como um modificador da estrutura de habitat para artrópodes através da modificação de temperatura e (ii) estrutura vegetacional em relação a ambientes onde a planta está ausente; (iii) testar se riqueza, abundância e composição das comunidade de artrópodes são preditas pelos fatores manejo (fogo, fogo+pastejo, pastejo), facilitação (presença de *E. horridum*) ou pela interação de ambos em dois níveis: para a comunidade inteira, descrita por abundâncias dos principais grupos e para aranhas, descritas por abundância de família e guildas de forrageio. Em resumo, nós exploramos a ideia de que o *Eryngium horridum* cria microambientes favoráveis para artrópodes de solo em ecossistemas campestres com influência de distúrbios.

Material e métodos

Local de coleta

O experimento foi desenvolvido na Fazenda São Lourenço (29°11'14.5"S 54°45'33.5"W) no município de Santiago, região fisiográfica Missões, no Rio Grande do Sul. O clima da região é classificado como Cfa (Kuinchtner e Buriol 2001), subtropical úmido com verões quentes, segundo a classificação climática de Köppen. A precipitação média anual é de 1934,2 mm e a temperatura média do mês mais quente e a média do mês mais frio são 32,6 e 10,8°C, respectivamente (Fepagro 2011).

O experimento foi conduzido em área de campo nativo do bioma Pampa (Figuras 1a e 1b). Este bioma é caracterizado por sua vegetação campestre em associação com diferentes tipos de ecossistemas, tais como matas ciliares e banhados (Bortoluzzi e De Souza 2007). Além disso, possui uma alta diversidade e riqueza, encontrando-se uma flora muito característica, com 16% das 2.148 espécies de plantas sendo endêmicas (Boldrini 2009).

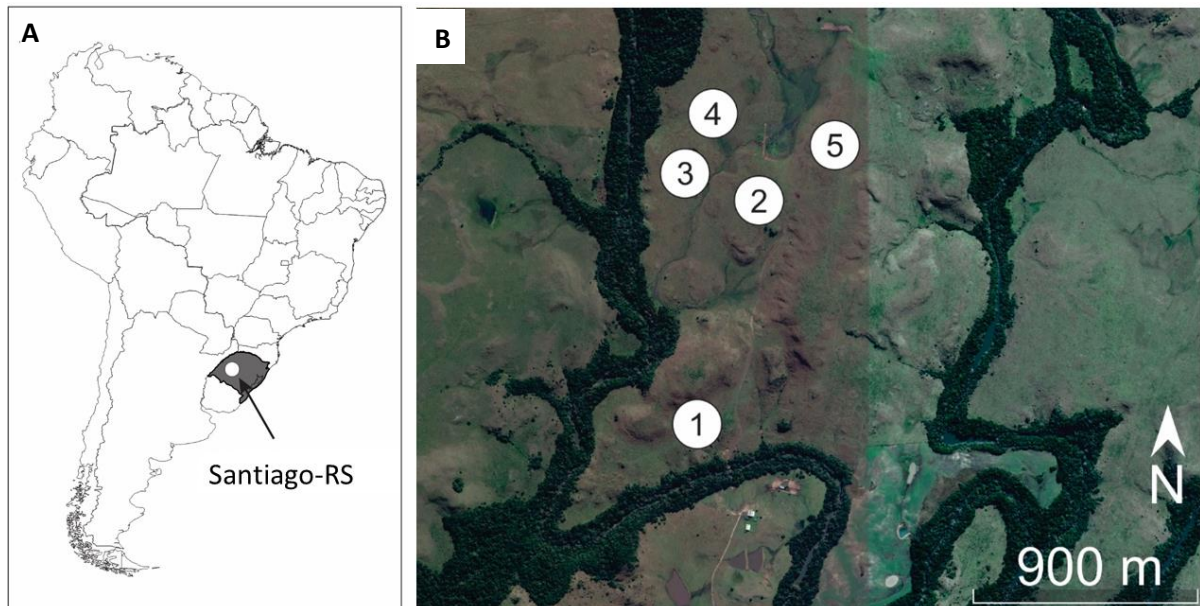


Figura 1. a) Localização da área de estudos; b) blocos amostrais selecionados numerados de 1 a 5.

Delineamento amostral

Demarcamos cinco blocos de 22 x 66 m (1.452 m²), onde cada um deles foi subdividido em três parcelas de 22 x 22 (484 m²), e para cada uma dessas sorteou-se um tipo de manejo (fogo, pastejo ou fogo+pastejo) (Fig 1c). Dentro de cada manejo de cada bloco escolheu-se de forma aleatória 5 indivíduos de *E. horridum* e ao redor de cada um desses indivíduos considerou-se um quadrat de 0,25 m². Para cada quadrat com *E. horridum* foi definido outro de

mesmo tamanho sem a sua presença (controle) a uma distância de 3 metros, em direção escolhida aleatoriamente. Para a aleatorização utilizou-se uma seta giratória, onde escolhíamos o quadrat na direção em que a seta apontava. Cada quadrat foi considerado uma unidade amostral (UA), totalizando 150 UAs, sendo 75 com *E. horridum* e 75 sem *E. horridum* (controle). Os blocos com manejo fogo e fogo+pastejo foram excluídos do acesso do gado em março de 2017, a fim de haver acúmulo de biomassa vegetal. Para a aplicação do fogo construímos aceiros (corte raso da vegetação) ao redor de cada parcela que seria queimada, a fim de evitar a propagação do fogo além da área de estudo. O fogo foi aplicado no final do inverno (agosto de 2017) com a intenção de estimular o rebrote de primavera, além de ser a época tradicional de ocorrência de queimadas no Bioma Pampa. Logo após o fogo cessar, abrimos as parcelas com o manejo fogo+pastejo para que o gado tivesse acesso. Além disso, os animais tinham livre acesso tanto no manejo pastejo quanto fogo+pastejo. A carga animal dos manejos pastejo e fogo+pastejo era de aproximadamente uma unidade animal por hectare (1ua/ha), sendo uma unidade animal equivalente a 450kg de peso vivo. A escolha da localização dos blocos foi feita baseada no relevo da região, onde áreas com maior similaridade foram escolhidas. Já a distância média entre os eles foi de 536m, variando entre 109 a 1090m.

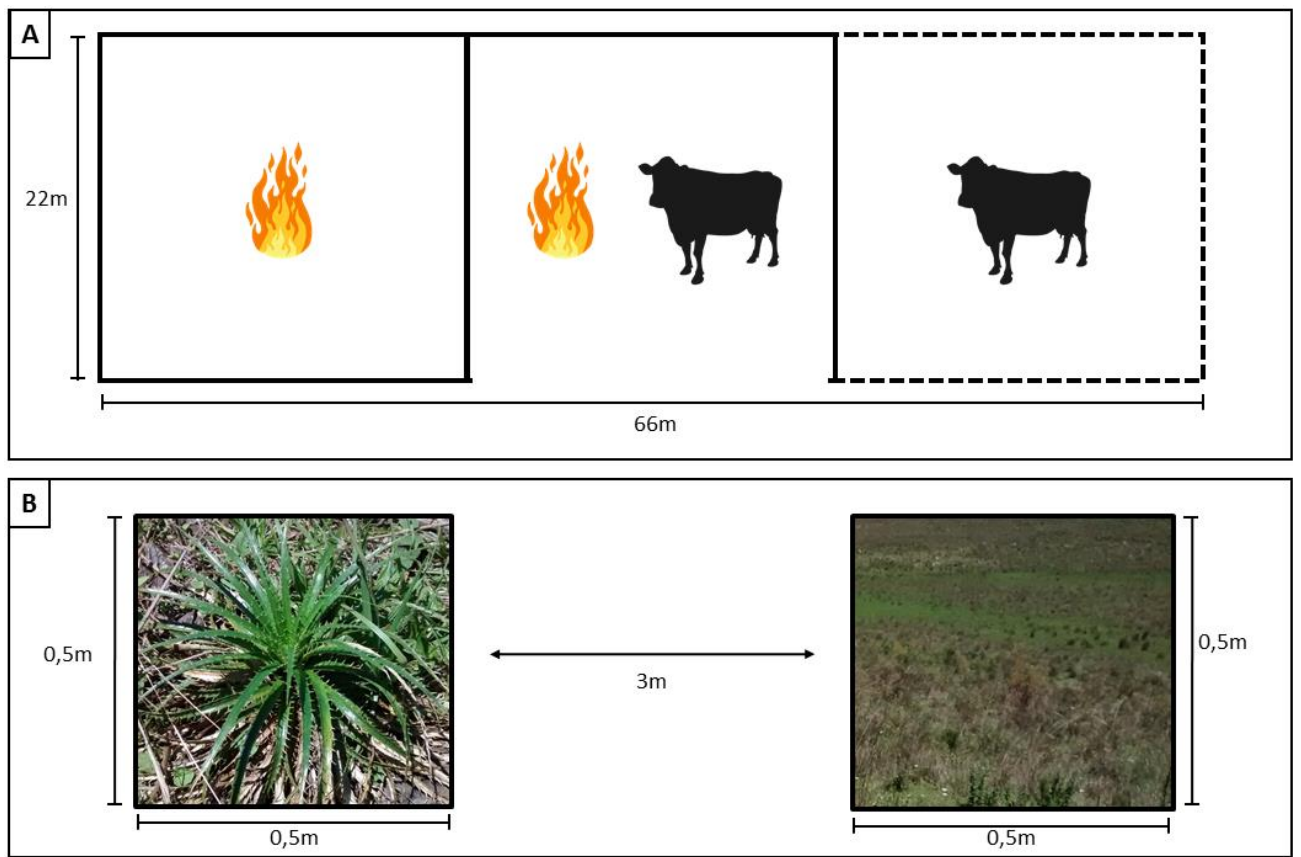


Figura 2. Delineamento experimental; a) modelo de como os manejos (fogo, fogo+pastejo e pastejo) foram montados; b) modelo dos micro-habitats com e sem *E. horridum*.

Coleta de dados

Para aferir os dados de temperatura de solo utilizamos termômetro digital modelo vareta da marca Suryha, onde estes foram fincados no solo, na região logo abaixo das folhas do indivíduo de *E. horridum*. Para os dados controle, o termômetro foi fincado no solo em uma parcela sem a presença do *E. horridum*. Após 5 min de estabilização no solo, os dados de temperatura foram anotados. Para os dados de estrutura de vegetação aferimos os valores de

abundância e riqueza de herbáceas, abundância e riqueza de arbustos, recursos (flores e frutos), riqueza de gramíneas, riqueza total e altura da vegetação. Foram definidos quadrat's de 0,25 m² para a coleta de dados de vegetação. Para se estimar a riqueza, contamos a quantidade de morfotipos de plantas em cada quadrat. Já para a abundância, contamos o valor absoluto de cada morfotipo dentro de cada quadrat, excetuando-se as gramíneas, as quais estimamos somente riqueza. Os dados de temperatura e vegetação foram coletados em todas as 150 unidades amostrais (75 UA com *E. horridum* e 75 UA controle) na estação mais quente do ano (verão/2018, mês de fevereiro) e no horário com temperaturas mais elevadas do dia (entre 11 e 15h).

A coleta dos artrópodes foi realizada em todas as UAs, após 2 meses da queimada (final de outubro/início novembro 2017). Utilizamos três armadilhas pitfall por quadrat, e estas ficaram abertas durante três dias. Para as armadilhas utilizamos falcons de 50mL, onde foram adicionados 30mL de álcool 70% e duas gotas de detergente líquido. Os espécimes foram separados por grupos taxonômicos em nível de ordem e família, preservados em álcool 70% e tombados nas coleções de insetos e quelicerados do MCT-PUCRS. A separação das aranhas por guildas foi feita após a determinação dos indivíduos em nível de família, onde famílias de aranhas construtoras de teias (orbiculares e irregulares) foram agrupadas como construtoras e famílias de aranhas que não constroem teias foram classificadas como caçadoras.

Análise de dados

Excluimos de todas as análises os microinvertebrados e mesofauna, ficando para as análises finais somente os artrópodes da macrofauna de solo (Swift et al. 1979). Além disso,

consideramos apenas os táxons que tiveram ocorrência em todos os blocos amostrais, com o objetivo de diminuir o efeito do bloco nas análises. Para as análises utilizamos dados de riqueza de táxons e abundância relativa. Todos os dados utilizados foram logaritimizadas antes das análises. Nós avaliamos o efeito do facilitador em comunidades de plantas, artrópodes e temperatura calculando tamanhos de efeito com intervalos de confiança, que fornecem tanto a magnitude quanto a precisão do tamanho do efeito (Nakagawa e Cuthill 2007). Medimos a magnitude do efeito do facilitador em variáveis de resposta com o estimador de tamanho de efeito padronizado e imparcial de Hedges (Hedges 1981):

$$g = \frac{M1 - M2}{s} J$$

onde M1 é o valor médio de uma variável de resposta em gráficos com a presença do facilitador, M2 é o valor médio da mesma variável em gráficos do controle, s é o desvio padrão agrupado e J é uma correção para reduzir o viés em pequenos tamanhos de amostragem. O efeito dos blocos foi removido de cada valor observado antes do cálculo do tamanho do efeito, onde diminuimos o valor médio do respectivo bloco de cada valor observado.

Na análise da composição da comunidade de artrópodes e família de aranhas em relação ao tipo de manejo (fogo, fogo+pastejo ou pastejo) e micro-habitat (*E. horridum* ou controle) utilizou-se uma manova de duas vias com permutação (1000 iterações de bootstrap). Para identificar a influência do micro-habitat e dos tipos de manejo sobre a comunidade de artrópodes utilizou-se modelos lineares generalizados. Todas as análises foram realizadas no ambiente R (Team R 2014).

Resultados

Temperatura e estrutura de habitat

Observamos uma diferença contrastante na temperatura entre parcelas com e sem *E. horridum* em todos os manejos, onde os valores encontrados diferiram em até 3 graus entre o micro-habitat com e sem *E. horridum* (tabela 1). Detectamos efeito negativo de *E. horridum* sobre a temperatura do solo em todos os manejos (figura 3), o que demonstra que há diminuição significativa na temperatura quando na presença de *E. horridum*.

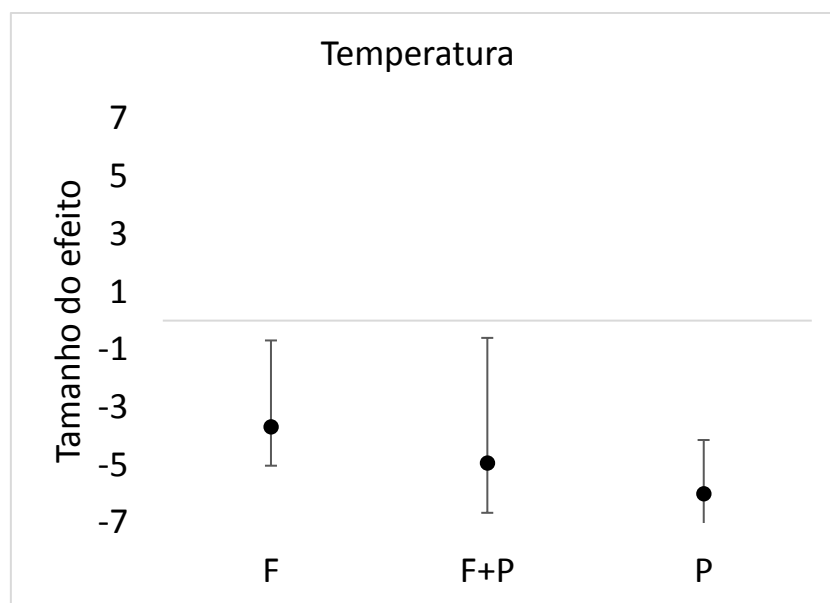


Figura 3. Tamanho do efeito na presença do facilitador (*Eryngium horridum*) na temperatura do solo. Intervalos de confiança que não cruzam o zero indicam efeitos significativos. Legenda: F=fogo, F+P= fogo+pastejo e P=pastejo.

A altura da vegetação variou entre os manejos e microhábitats, principalmente nos manejos pastejo e fogo+pastejo (tabela 1) O diâmetro de *E. horridum* variou entre os manejos, com tamanhos mais similares entre os microhábitats dos manejos fogo e fogo+pastejo (tabela

1). A presença do *E. horridum* teve efeito positivo sobre a altura da vegetação em todos os manejos e sobre a riqueza de herbáceas e disponibilidade de recursos (flores e frutos) no pastejo (figura 4). Detectamos um efeito negativo de *E. horridum* sobre a riqueza e abundância de arbustos sob o manejo fogo+pastejo (Figura 3).

Manejo	Diâmetro <i>Eryngium</i> (cm)	Altura vegetação (cm)		Temperatura média (°C)	
		<i>Eryngium</i>	Controle	<i>Eryngium</i>	Controle
Fogo	47.9	37.4	27.1	27.1	28.5
Fogo+Pastejo	48.6	29.7	2.3	27.3	30
Pastejo	44.3	28.3	1.8	27.3	30.1

Tabela 1. Diâmetro médio de *E. horridum*, alturas médias da vegetação e temperaturas médias do solo nas parcelas com e sem *E. horridum*.

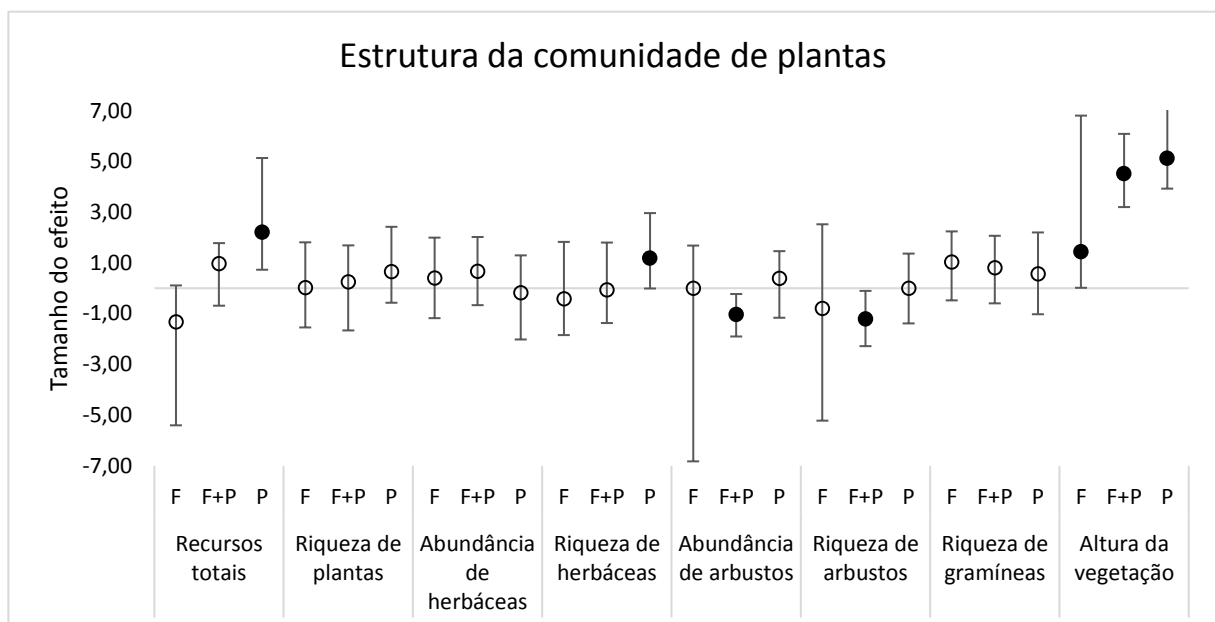


Figura 4. Tamanho do efeito na presença do facilitador (*Eryngium horridum*) nos descritores da comunidade de plantas. Intervalos de confiança que não cruzam o zero e os pontos escuros indicam efeitos significativos.

Legenda: F=fogo, F+P= fogo+pastejo e P=pastejo.

Descrição da comunidade de artrópodes e assembleia de aranhas

Amostramos 18.054 artrópodes, distribuídos em 25 táxons (Araneae, Formicidae, Collembola, Orthoptera, Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Acari, Hymenoptera, Thysanoptera, Blattaria, Scorpiones, Opiliones, Lepidoptera, Diplopoda, Chilopoda, Mantodea, Trichoptera, Siphonaptera, Gastropoda, Phthiraptera, Dermaptera, Annelida, Amphibia e Amphipoda). Entretanto, consideramos para as análises somente os 8.191 indivíduos de artrópodes da macrofauna de solo que ocorreram em todas as unidades amostrais, distribuídos em 8 táxons (Formicidae 26%, Coleoptera 5%, Diptera 4.5%, Araneae 3%, Hemiptera 3%, Hymenoptera 2%, Orthoptera 1%, e Thysanoptera 0.5%). Encontramos 17 famílias de aranhas, com um total de 529 indivíduos. As famílias de aranhas com mais de 5% de abundância foram Linyphiidae (50%), Lycosidae (22%), Hahniidae (13%) e Theridiidae (6%). Famílias de aranhas classificadas como caçadoras tiveram maior riqueza (12 famílias), entretanto a maior abundância foi de aranhas construtoras de teias (364 indivíduos; 69% do total de aranhas).

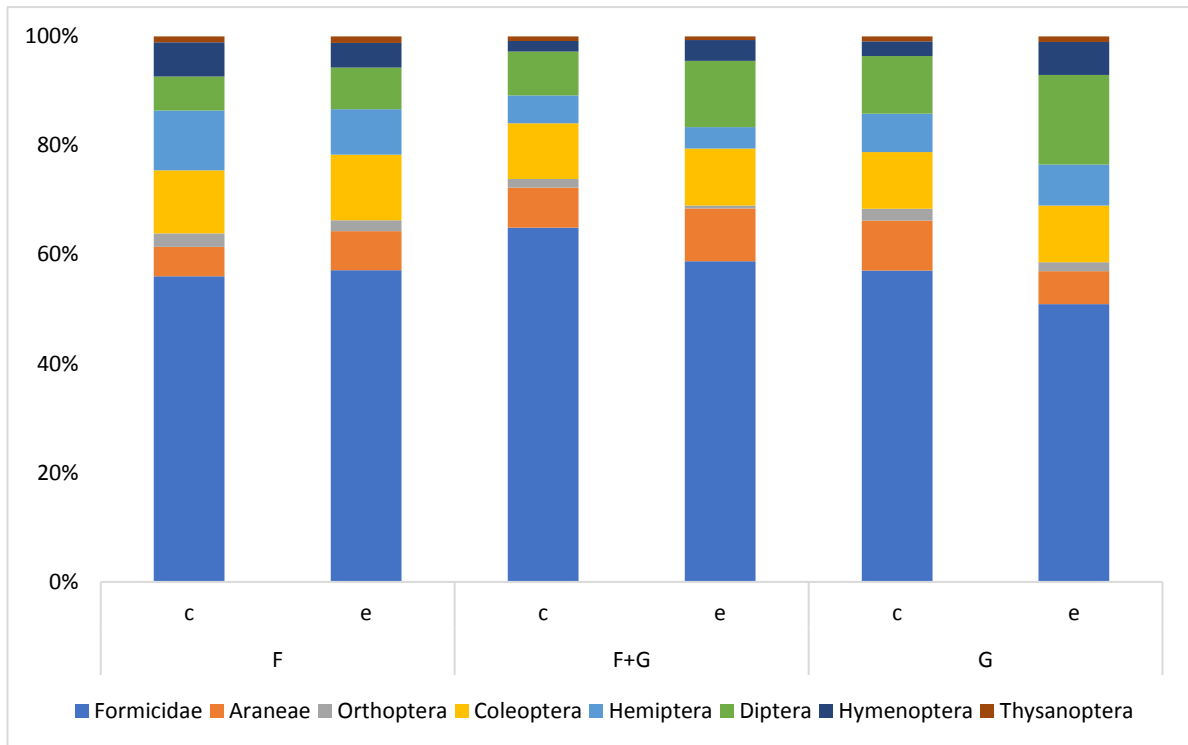


Figura 5. Distribuição das abundâncias relativas dos grupos. Gráfico com os táxons da macrofauna de solo mais abundantes. Legenda: F= fogo, F+G= fogo+pastejo e G= pastejo; C= controle e E= *E. horridum*.

Estrutura da comunidade de artrópodes

O manejo e o microhabitat influenciaram de forma independente a composição geral da comunidade de artrópodes (Manova: manejo $p = 0.001$; microhabitat $p = 0.001$), entretanto a interação entre os dois não (Manova: $p = 0.1548$). O microhabitat foi um bom preditor da abundância total de artrópodes (GLM: $p = 0.001$; tabela 2), e a interação entre manejo e microhabitat determinou sua riqueza (GLM: $p = 0.02$; tabela 2). Detectamos facilitação ocorrendo para a riqueza de táxons no manejo fogo+pastejo (figura 6a), onde podemos observar que *E. horridum* influencia positivamente a comunidade de artrópodes em ambientes com

maiores níveis de distúrbio, o que vai de encontro com nossa hipótese inicial. Entretanto a abundância total de artrópodes foi maior no micro-habitat controle em todos os manejos (figura 6b).

Var. dependentes	Variáveis independentes (Valores de P)*			
	<i>Manejo</i>	<i>Microhabitat</i>	<i>Manej.*Microh.</i>	<i>Bloco</i>
<i>Abundância total</i>	NS	0.000003	NS	NS
<i>Riqueza de táxons</i>	NS	NS	0.0278	NS
<i>Araneae</i>	0.0002	NS	0.0085	0.0017
<i>Caçadoras</i>	0.0471	0.0332	NS	0.0106
<i>Construtoras</i>	NS	NS	0.0335	NS
<i>Formicidae</i>	0.0065	0.000026	NS	NS
<i>Orthoptera</i>	NS	0.0028	NS	0.0209
<i>Coleoptera</i>	NS	0.0010	NS	0.0015
<i>Hemiptera</i>	NS	0.000059	NS	NS
<i>Diptera</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Hymenoptera</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Thysanoptera</i>	NS	NS	NS	NS

Tabela 2. Valores de *P* resultantes de modelos lineares para cada variável dependente

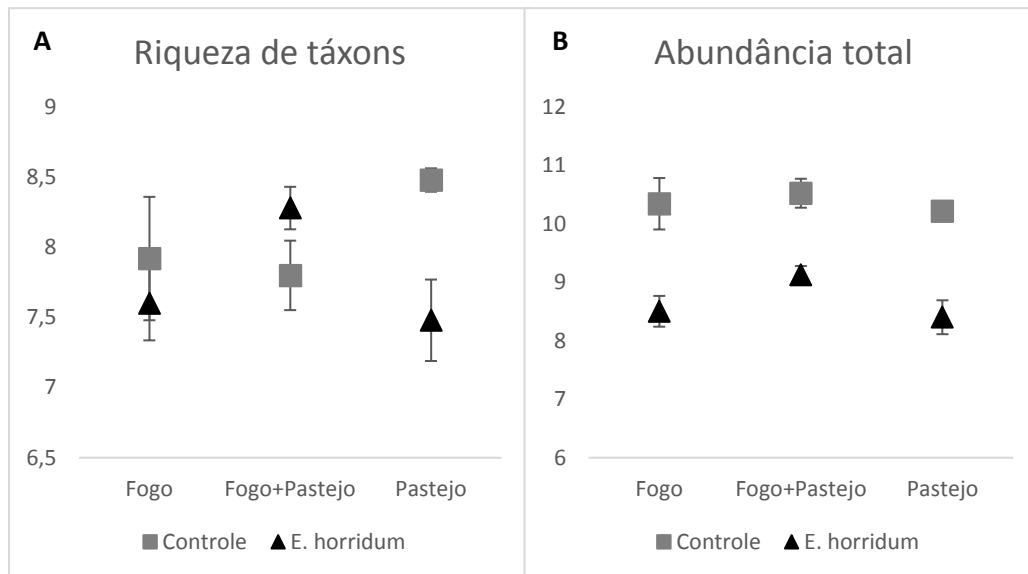


Figura 6. Riqueza de táxons e abundância total (log transformados) de artrópodes em cada tipo de manejo e micro-habitat; a) A riqueza de táxons no manejo fogo+pastejo é maior quando na presença de *E. horridum*, se comparado ao micro-habitat controle; b) Já para a abundância de artrópodes o mesmo padrão não se repete, havendo uma abundância muito maior de artrópodes no micro-habitat controle.

Estrutura da assembleia de aranhas

A assembleia de aranhas foi definida pela interação entre microhábitat e manejo (GLM: $p = 0.008$; tabela 1) e pelo manejo (GLM: $p = 0.002$; tabela 1). Além disso, detectamos a ocorrência de facilitação para a riqueza de famílias de aranhas no manejo fogo+pastejo (figura 7a). Já para a abundância de aranhas observamos que há uma redução em todos os manejos no micro-habitat *E. horridum* (figura 7b). Detectamos diferença na composição das famílias de aranhas apenas para a categoria microhábitat (Permanova de duas vias $p = 0.008$). Esse resultado pode ser melhor interpretado quando analisamos a figura 9 e 10, onde é possível notar que há uma diferença na distribuição de famílias entre os micro-habitats, padrão que não se repete para os manejos, os quais se mantem mais similares entre si. Além disso, observamos

que as famílias Thomisidae, Amphinectidae, Anyphaenidae e Philodromidae só ocorreram no manejo fogo+pastejo e somente quando na presença de *E. horridum*; Microstigmatidae só foi encontrada no manejo fogo e em associação com *E. horridum*; e por fim, Araneidae, família que só ocorreu no manejo fogo e micro-habitat controle (figura 9).

A abundância de aranhas construtoras foi determinada pela interação entre fatores microhabitat e manejo (GLM: $p = 0.03$; tabela 1), onde observamos que a abundância varia conforme a interação microhabitat-manejo difere (figura 8a), mas não quando somente manejo ou micro-habitat diferem isoladamente. Aranhas caçadoras tiveram abundâncias maiores no micro-habitat controle (figura 8b), o que pode ser explicado devido a sua estratégia de forrageio não utilizar a estrutura do ambiente, como é o caso das construtoras.

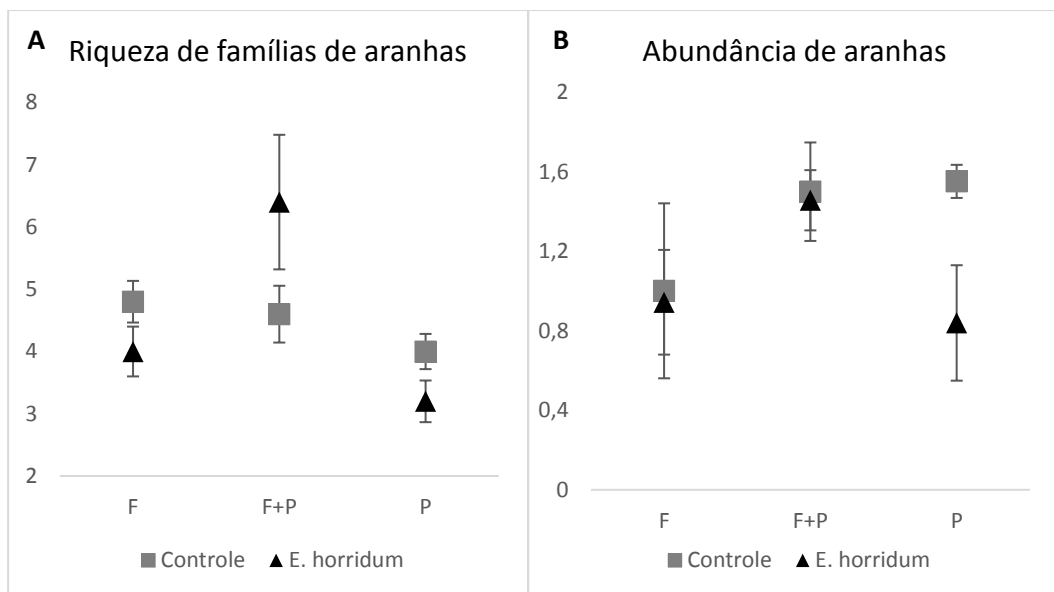


Figura 7. Riqueza de famílias de aranhas e abundância em cada manejo e tratamento; a) A riqueza de famílias de aranhas é maior no micro-habitat *E. horridum* no manejo com interação de distúrbios; b) Já para a abundância de aranhas o mesmo padrão não se repete, havendo uma abundância relativamente maior no micro-habitat controle.

F=fogo, F+P= fogo+pastejo e P=pastejo

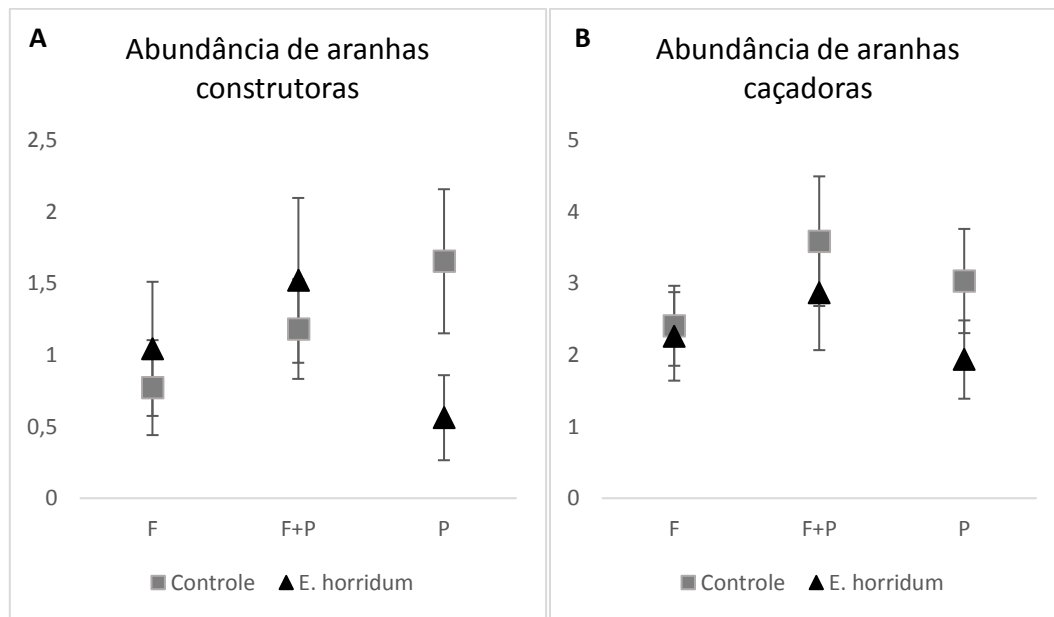


Figura 8. Abundância de aranhas por guildas de forrageamento (construtoras e caçadoras; dados logaritmizados)

a) É possível notar que as aranhas tecelãs possuem uma tendência a terem maior abundância no micro-habitat *E. horridum* nos manejos onde há a combinação de distúrbios (fogo+pastejo) e somente fogo; b) Entretanto, o padrão apresentado por aranhas caçadoras é inverso ao de aranhas construtoras, porém não significativo. F=fogo, F+P= fogo+pastejo e P=pastejo

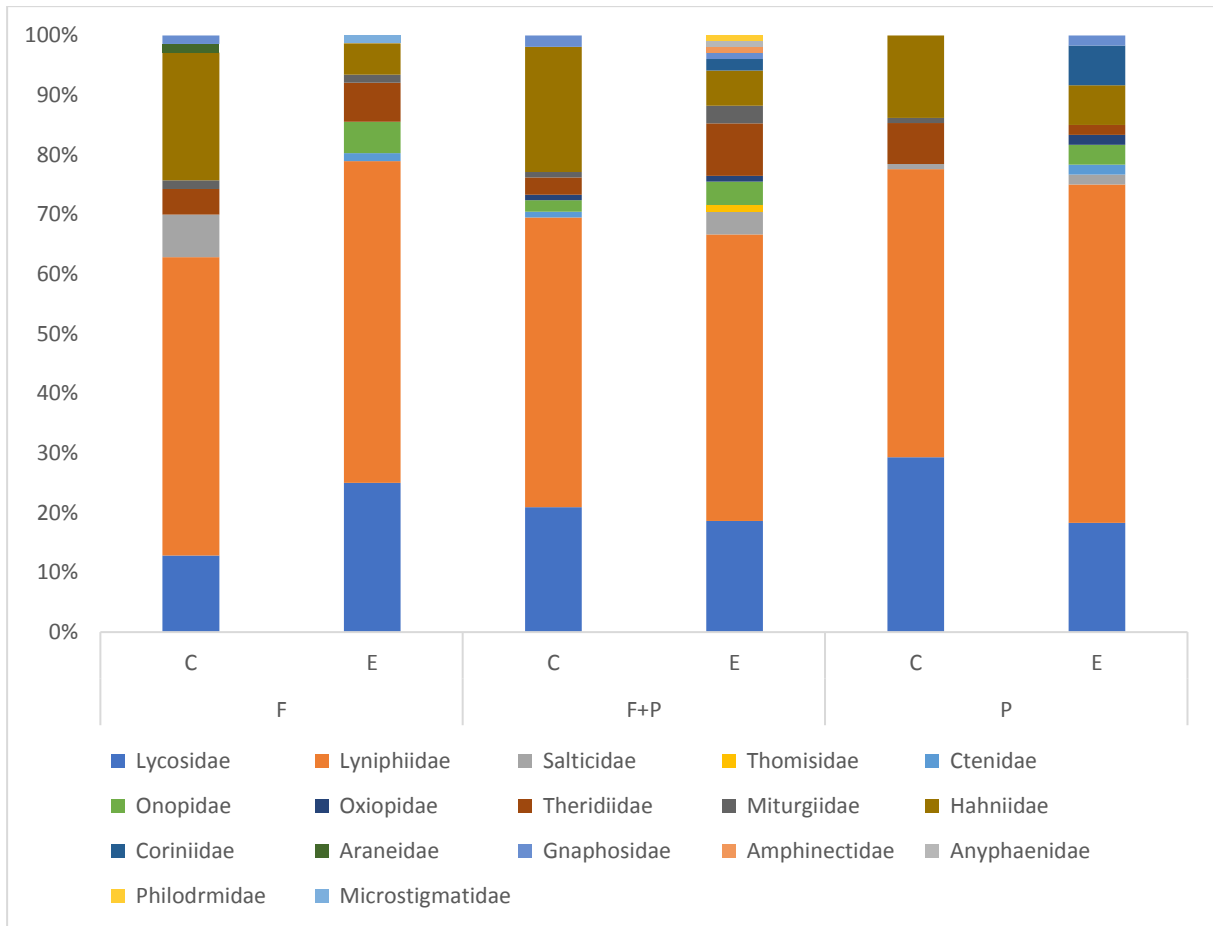


Figura 9. Composição de famílias de aranhas entre os manejos e micro-habitats. É possível notar que há uma maior diversidade de famílias nos microhabitats com *E. horridum*, principalmente no manejo fogo+pastejo. Legenda: F= fogo, F+P= fogo+pastejo e P= pastejo; C= controle e E= *E. horridum*.

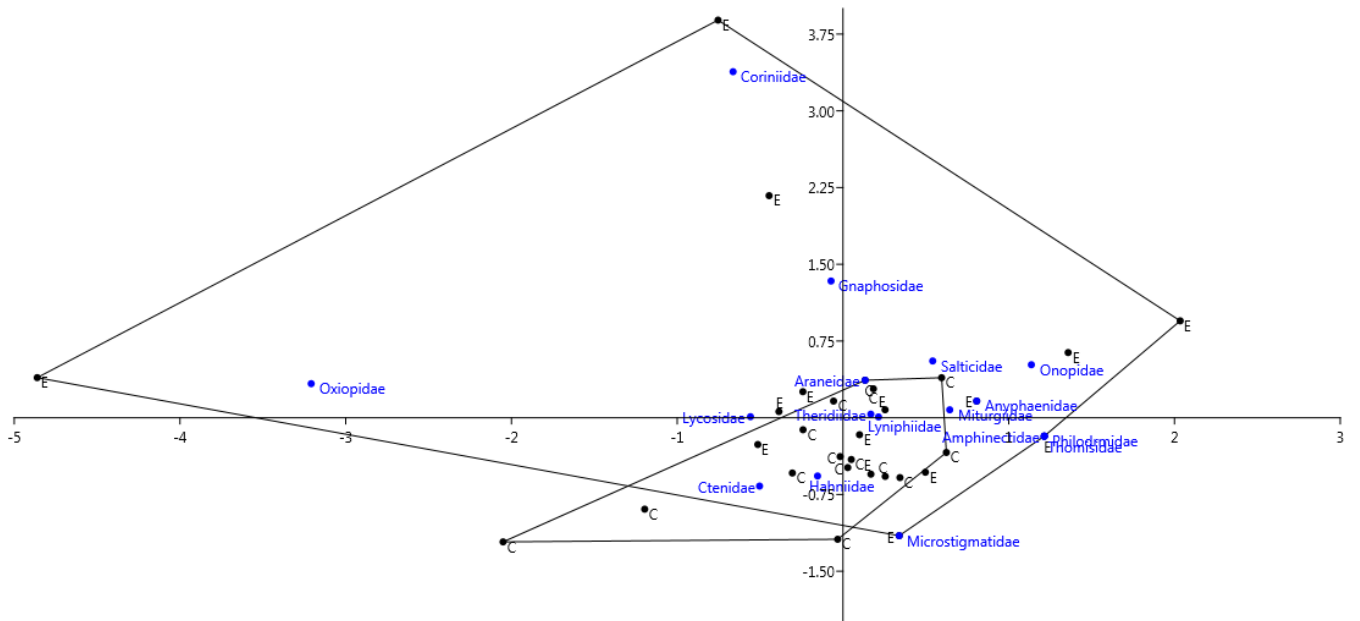


Figura 10. Análise de correspondência (CA) da composição de famílias de aranhas. Cada ponto preto representa o micro-habitat (Com *E. horridum* ou controle) em cada manejo.

Discussão

Nosso trabalho teve como objetivo avaliar o potencial de facilitação de *Eryngium horridum* sobre a comunidade de plantas e artrópodes no principal ecossistema campestre do sul do Brasil, sob diferentes tipos e intensidades de distúrbio. Nós sugerimos que a facilitação por *E. horridum* ocorra pela criação de microambientes, possivelmente pela redução local de pastejo (Fidelis et al. 2009), o que beneficiaria muito alguns táxons em detrimento de outros (especialmente considerando plantas), diminuição do estresse abiótico e aumento da disponibilidade de recursos. Sabe-se que em áreas áridas, plantas atuam como facilitadores através de vários mecanismos, como a melhora do estresse abiótico, fornecimento de sombra e abrigo, proteção contra herbívoros e aumento do acesso à água e outros recursos (Pugnaire et al. 2011). Além disso, estudos anteriores demonstram a importância da facilitação na manutenção da riqueza da comunidade (Hacker e Gaines 1997; Michalet et al. 2006), onde além da melhora microclimática (Valiente-Banuet e Ezcurra 1991) e da proteção contra herbívoros (Fidelis et al. 2009), a presença do facilitador também pode aumentar o habitat disponível para as espécies menos adaptadas, o que pode levar a um aumento da riqueza local (Soliveres et al. 2011). Nossos resultados demonstram que *E. horridum* diminui a temperatura do solo e aumenta a altura da vegetação em todos os manejos, além de aumentar a oferta de recursos sob o pastejo, o que pode ser considerado como uma “ilha de recursos” (Reynolds et al. 1999). Analogamente à ilha de recursos, podemos pensar que *E. horridum* pode ser considerado uma ilha de proteção aos distúrbios, principalmente herbivoria.

Nós observamos que há uma diminuição na riqueza e abundância de arbustos na presença de *E. horridum*, principalmente nos manejos pastejo e fogo+pastejo, demonstrando o

potencial de *E. horridum* como um controlador da invasão por arbustos, possivelmente por haver competição por espaço e/ou simplesmente por impossibilitar a colonização de arbustos na sua área de influência. Sabe-se que a invasão por arbustos ou *shrub encroachment* em ecossistemas campestres ocorre em diversas partes do mundo (Archer, 1990; Bond e Midgley, 2000; Bond et al., 2003; Duarte et al., 2006), e é caracterizada pelo aumento da densidade, cobertura e biomassa de espécies arbustivas nesses ambientes (Van Auken, 2000). Essa invasão ao longo do tempo leva à substituição de espécies de gramíneas e herbáceas por arbustos, e até mesmo, árvores (Hobbs e Mooney 1986; Overbeck et al. 2005), o que pode incorrer na diminuição e perda da estrutura do ecossistema campestre. Logo, *E. horridum* possui um grande valor ecológico na manutenção da fisionomia do ecossistema campestre.

Apesar dos artrópodes serem um grupo com alta plasticidade fenotípica, eles ainda são dependentes de algumas variáveis ambientais, tais como a temperatura, a disponibilidade de recursos alimentares e estrutura de habitat, os quais podem ser fatores limitantes para sua distribuição (Whitman e Ananthkrishnan 2009). Por isso, o fato do *E. horridum* criar condições ambientais favoráveis aos artrópodes o torna um bom recurso ambiental, principalmente se esses possuem requerimentos de habitat específicos. Conseguimos observar facilitação ocorrendo tanto para a riqueza de táxons quanto para a riqueza de famílias de aranhas, ambas no ambiente com maior ocorrência de distúrbio (fogo+pastejo), o que corrobora a hipótese de que a facilitação é mais importante em ambientes mais perturbados (Bertness e Callaway 1994). Além disso, no caso das aranhas podemos observar que quatro famílias (Thomisidae, Amphinectidae, Anyphaenidae e Philodromidae) só ocorreram na interação de fogo e pastejo

quando *E. horridum* está presente, o que pode ser mais um indicador da ocorrência de facilitação. Entretanto, não observamos facilitação para abundância de artrópodes ou de aranhas, o que mostra que apesar de *E. horridum* promover uma maior riqueza, não propicia uma maior abundância. Esses resultados indicam que *E. horridum* propicia uma quebra na dominância das espécies mais abundantes e competitivas, permitindo que táxons menos competitivos consigam se estabelecer no ambiente.

Todavia, apesar disso ainda assim foi possível detectar a facilitação ocorrendo, o que demonstra que mesmo com pouco refinamento taxonômico é possível observar os efeitos da facilitação. Logo, percebemos que o *E. horridum* além de ter um papel importante na facilitação para plantas em ambientes com presença de distúrbio (Fidelis et al. 2009), também beneficia outros níveis tróficos, pois aumenta a riqueza de aranhas e artrópodes e modifica a composição da comunidade (figuras 5 e 9), gerando uma maior heterogeneidade no ecossistema campestre.

Em nosso trabalho pudemos corroborar a teoria de que um facilitador possui um papel importante em comunidades de artrópodes com influência de distúrbios, pela primeira vez considerando os dois tipos de distúrbios que definem as comunidades campestres, com respostas dependendo do tipo de distúrbio. Além disso, podemos perceber que o *E. horridum* possui um alto valor ecológico para o ecossistema campestre do sul do Brasil, tanto como um facilitador para plantas (Fidelis et al. 2011) e artrópodes, quanto na diminuição da invasão por arbustos. Sabemos que altas abundâncias do *E. horridum* não são bem vistas por agricultores (Mathias et al. 1972), entretanto seu efeito sobre a comunidade de plantas e artrópodes deve ser levado em consideração, principalmente durante a elaboração de planos de manejo em áreas

campestres prioritárias para a conservação.

Conformidade com padrões éticos

Conflito de interesses: Os autores declaram não ter conflitos de interesse.

Referências

- Archer S (1990) Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *J Biogeogr* 17:453-462
- Belovsky GE, Slade JB (2000) Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proc Natl Acad Sci* 97:14412-14417
- Bencke GA (2009) Diversidade e conservação da fauna dos Campos do Sul do Brasil. In: Pillar VP, Muller SC, Castilhos ZMS, Jacques AVA (eds) *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Brasília, Distrito Federal, pp 101-121
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:191-193
- Bertness MD, Hacker SD (1994) Physical stress and positive associations among marsh plants. *Am Nat* 144:363-372
- Boldrini II (2009) A flora dos campos do Rio Grande do Sul. In: Pillar VP et al. (eds) *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Distrito Federal, pp 63-77
- Bond WJ, Midgley GF (2000) A proposed CO₂ controlled mechanism of woodyplant invasion in grasslands and savannas. *Glob Change Biol* 6:1-5
- Bond WJ, Midgley GF, Woodward I (2003) The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Glob Change Biol* 9:973-982
- Bond WJ, Keeley JE (2005) Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of

flammable ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20:387-394

Bortoluzzi LR, De Souza MV (2007) O dia do Bioma Pampa. *Biodiversidade Pampeana* 5:1

Bronsteins JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *J Ecol* 97:1160-1170

Callaway RM (2009) Facilitation and the organization of plant communities. In: Levin SA (ed) *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, Princeton, pp 282-288

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343-366

Duarte LS, Dos-Santos MMG, Hartz SM, Pillar VD (2006) Role of nurse plants on Araucaria forest expansion over grassland in south Brazil. *Aust Ecol* 31:520-528

Fay PA (2003) Insect diversity in two burned and grazed grasslands. *Environ Entomol* 32:1099-1104

Ferrando CPR et al. (2016) Taxonomic and functional resilience of grasshoppers (Orthoptera, Caelifera) to fire in South Brazilian grasslands. *Neotrop Entomol* 45:374-381

Fidelis A et al (2009) The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecol* 34:558-566

Finlay BJ et al (2006) Self-similar patterns of nature: insect diversity at local to global scales. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:1935-1941

Grimes JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. J Weley and Sons, Chichester

Hacker SD, Gaines SD (1997) Some implications of direct positive interactions for

community species diversity. *Ecology* 78:1990-2003

Haddad NM et al (2011) Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecol Lett* 14:42-46

Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *Am Nat* 94:421-425

Hammond P (1992) Species inventory. In: Groombridge B (ed) *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Springer, Netherlands, pp 17-39

Hedges LV (1981) Distribution Theory for Glass's Estimator of Effect size and Related Estimators. *J Educ Behav Stat* 6:107-128. doi.org/10.3102/10769986006002107

Hobbs RJ, Mooney HA (1986) Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia* 70:508-513

Ibge (2004) Mapa de Biomas: o Mapa de Vegetação do Brasil. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

<http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>. Accessed 18 Out 2018

Joern A, Laws AN (2013) Ecological mechanisms underlying arthropod species diversity in grasslands. *Annu Rev Entomol* 58:19-36

Knapp AK (1998) *Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie*. Cambridge University Press, Cambridge

Mathias ME, Constance L, Araújo D (1972) Umbelíferas. In: *Flora Ilustrada Catarinense* (ed.

R. Reitz) p 205 Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí

Fepagro (2011) Atlas Climático: Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura Pecuária e Agronegócio, Porto Alegre

Michalet R et al. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecol Lett* 9:767-773

Michalet R et al. (2014) Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. *Funct Ecol* 28:75-86

Mittelbach GG (2012) Community ecology. Sinauer Associates, Massachusetts

Murray S, White R, Rohweder, M (2000) Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grasslands Ecosystems. World Resources Institute, Washington

Nakagawa S, Cuthill IC (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biol Rev* 82:591-605. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00027.x

Noske et al (2008) Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic Appl Ecol* 9:4-12

Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *J Veg Sci* 16:655–664

Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED (2007) Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspect Plant Ecol Syst* 9:101-116

- Podgaiski LR et al. (2013) Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. *PLoS One* 8:e60207
- Podgaiski LR et al. (2014) Burning effects on detritivory and litter decay in Campos grasslands. *Austral Ecol* 39:686-695
- Podgaiski LR et al. (2018) Prescribed patch burnings increase thrips species richness and body size in grassland communities. *Insect Conserv Divers* 11:204-212
- Pugnaire FI, Armas C, Maestre FT (2011) Positive plant interactions in the Iberian Southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *J Arid Environ* 75:1310-1320
- Quadros FLF, Pillar VP (2001) Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo. *Ciência rural*. 31:863-868
- Reynolds JF, Virginia RA, Kemp PRdSAG, Tremmel DC (1999) Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecol Monogr* 69:69-106
- Schmitz OJ (2008) Herbivory from individuals to ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:133-152
- Siemann E (1998) Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79:2057-2070
- Siemann E et al (1998) Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *Am Nat* 152:738-750
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evo* 19:605-611
- Schleuning M et al. (2015) Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography*

38:380-392

Soliveres S et al. (2011) Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspect Plant Ecol Syst* 13:247-258

Sullivan GM e Feinn R (2012) Using effect size - or why the p value is not enough. *J Grad Med Educ* 4: 279-282

Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) The decomposer organisms. In: Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (eds). University of California Press. Berkeley, pp 66-117

Team R (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Tilman D (1982) Resource competition and community structure. Princeton university press, Princeton

Tscharntke T, Greiler H (1995) Insect communities, grasses, and grasslands. *Annu Rev Entomol* 40:535-558

Valiente-Banuet A, Ezcurra E, (1991) Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J Ecol* 79:961-971

Van Auken OW (2000) Shrub invasions of north American semiarid grasslands. *Annu Rev Ecol Syst* 31:197-215

Van Klink R et al. (2015) Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biol Rev* 90:347-366

Whiles MT, Charlton RE (2006) The ecological significance of tallgrass prairie arthropods. *Annu Rev Entomol* 51:387-412

White PS (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The botanical review* 45:229-299

White PS, Jentsch A (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. In: Esser K et al. (eds) *Progress in botany*. Springer, Berlin, pp 399-450

Whitman D, Ananthakrishnan TN (2009) *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*. CRC Press, Boca Raton. doi <https://doi.org/10.1201/b10201>



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
Pró-Reitoria de Graduação
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar
Porto Alegre - RS - Brasil
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564
E-mail: prograd@pucrs.br
Site: www.pucrs.br