

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Tese de Doutorado

**Respostas dos besouros (Insecta: Coleoptera) a pressões pastoris em  
campos naturais no sul do Brasil**

Gustavo Viegas

Porto Alegre, agosto de 2018

# **Respostas dos besouros (Insecta: Coleoptera) a pressões pastoris em campos naturais no sul do Brasil**

Gustavo Viegas

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. Dr. Milton de Souza Mendonça Jr.  
Co-orientadora: Dr<sup>a</sup>. Luciana Regina Podgaiski

Comissão Examinadora

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Cristina Stenert  
Prof. Dr. Gerhard Overbeck  
Prof. Dr. Pedro Abreu Ferreira

Porto Alegre, agosto de 2018

## CIP - Catalogação na Publicação

Viegas, Gustavo

Respostas dos besouros (Insecta: Coleoptera) a pressões pastoris em campos naturais no sul do Brasil / Gustavo Viegas. -- 2018.

98 f.

Orientador: Milton de Souza Mendonça.

Coorientadora: Luciana Regina Podgaiski.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2018.

1. Diversidade taxonômica de besouros. 2. Diversidade funcional de besouros. 3. Respostas morfológicas ao ambiente. I. Mendonça, Milton de Souza, orient. II. Podgaiski, Luciana Regina, coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Dr<sup>a</sup>. Luciana Regina Podgaiski pelo convite para trabalhar com besouros no Laboratório de Ecologia de Interações desta instituição, através do Projeto de Pesquisa Ecológica de Longa duração nos Biomas Pampa e Mata Atlântica (PELD Campos Sulinos) e assim poder desenvolver os trabalhos de minha Tese. Agradeço ao Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Jr. pelas orientações. Também agradeço ao Prof. Dr. Valério de Patta Pillar, à Omara Lange e ao Dr. Eduardo Velles, por todo o apoio logístico, e pela disponibilidade de recursos e materiais para as atividades de campo. Agradeço ao Dr. Luciano Moura, entomólogo da Fundação Zoo-Botânica especialista em Coleoptera, e ao Ms. Rodrigo Milton Moraes pelos auxílios nas identificações dos besouros que foram capturados durante as amostragens que utilizei em minha Tese. Sou da mesma forma muito grato ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), e em especial à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Sandra Cristina Müller que, na função de coordenadora do programa, sempre se mostrou acessível e flexível em ajudar a resolver as dificuldades (especialmente de cronograma) que surgiram ao longo da elaboração desta Tese. Agradeço à CAPES pela disponibilização de bolsa de estudo, sem a qual seria impossível a dedicação empregada para a execução dos trabalhos desta Tese. Por fim, mas não menos importante, agradeço aos meus familiares, e em especial à minha esposa Márcia Marques de Freitas, pela paciência e auxílio ao longo dos quatro últimos anos, período em que me dediquei quase exclusivamente às disciplinas do curso de Doutorado e à execução desta Tese.

Muito obrigado!

## RESUMO

O crescimento populacional humano e o consumismo exacerbado têm elevado as demandas na produção de alimentos e gerado uma intensificação rural, se tornando um dos principais direcionadores do declínio da biodiversidade. O manejo de gado está se intensificando e expandindo, muitas vezes às custas da derrubada de áreas florestais. Mas manejar o gado em campos naturais pode ser uma estratégia para a conservação desses ecossistemas. Os métodos de manejo determinam as comunidades de campos, de forma que baixa pressão de pastejo parece promissor para a conservação. De modo geral, direcionadores ambientais tendem a gerar padrões na diversidade em grande escala, enquanto a competição contribui para determinar a coexistência local. Contudo, os processos de montagem das comunidades podem diferir entre regiões. Assim, especialmente filtros ambientais e interações bióticas atuam dinamicamente e direcionam o padrão da comunidade. As espécies que persistem se diferenciam especialmente em grupos alimentares conforme os recursos disponíveis, e competem dentro desses grupos conforme os nichos dos consumidores se sobrepõem. Além disso, as características morfológicas individuais podem facilitar ou restringir sua habilidade em persistir em um ambiente, ao passo que mediam os processos ecossistêmicos. Os insetos representam o maior componente da biodiversidade em ecossistemas terrestres, e são considerados sensíveis às condições ambientais. Coleoptera é a ordem de insetos com maior riqueza em espécies, que abrange uma larga extensão de grupos funcionais, e são sensíveis às variações ambientais. O objetivo desta Tese foi testar se as comunidades de Coleoptera refletem diferenças nas pressões pastoris exercidas pelo gado. Essa Tese revela resultados inéditos para cada uma das abordagens empregadas, especialmente considerando a escala regional do experimento. A diversidade de besouros residentes do solo mostrou um padrão geral com relação positiva ao pastejo enquanto os residentes da vegetação demonstraram uma relação negativa ao pastejo. Os herbívoros residentes da vegetação são bastante sensíveis ao pastejo do gado, e declinam com o aumento da intensidade, enquanto que os predadores residentes da vegetação parecem responder positivamente a uma vegetação mais arbustiva do que de gramíneas. Além disso, parece que, potencialmente, os besouros também respondem com seus atributos morfológicos às diferenças na estrutura da vegetação conforme a intensidade de pastejo. O pastejo de baixa intensidade parece uma boa opção para beneficiar a conservação da biodiversidade. Contudo, manejar campos naturais com apenas uma técnica não permite conservar igualmente os besouros campestres.

**Palavras-chave:** seleção de hábitat; comunidades de besouros; atributos funcionais; manejo de gado; campos naturais.

## ABSTRACT

Human population growth and exacerbated consumerism have raised the demands on food production and generated rural intensification, becoming one of the main drivers of biodiversity decline. Livestock management is intensifying and expanding, often at the cost of clearing forested areas. However, managing livestock in natural grasslands may be a strategy for the conservation of these ecosystems. Management methods determines the communities in grasslands, so that low pressure grazing seems promising for conservation. In general, environmental drivers tend to generate diversity patterns at large scales, while competition contributes to determining local coexistence. However, the assembly processes of communities may differ between regions. Thus, environmental filters and biotic interactions, especially, act dynamically and direct the community pattern. Species may persist when different, especially according to feeding groups, and compete within these groups when consumer niches overlap. In addition, individual morphological traits may facilitate or restrict a species ability to persist in an environment, while at the same time mediating ecosystem processes. Insects represent the largest component of biodiversity in terrestrial ecosystems, and have been considered sensitive to environmental conditions. Coleoptera is the insect order with the largest species richness, covering a wide range of functional groups, and are sensitive to environmental variations. The aim of this thesis was to test whether Coleoptera assemblages reflect differences in the pastoral pressures exerted by livestock. Ground-dwelling beetle diversity showed a general pattern of positive relationship with grazing while grass-dwellers showed a negative relationship with grazing. Grass-dweller herbivores are quite sensitive to livestock effects, and decline with increasing grazing intensity, while grass-dweller predators appear to respond positively to scrubs rather than to grass vegetation. In addition, it seems that, potentially, beetles also respond with their morphological traits to differences in vegetation structure according to grazing intensity. Some of these results are unprecedented, especially considering the regional scale of the experiment. Low intensity grazing seems to be a good option to benefit biodiversity conservation. However, managing grasslands with a single technique would not provide grassland beetles conservation equally.

**Keywords:** habitat selection; beetle communities; functional traits; livestock management; natural grasslands.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	9
Campos naturais: manejo e conservação .....	9
Organização das comunidades .....	11
Atributos funcionais .....	11
Besouros e sua relação com o ambiente .....	13
Objetivo .....	13
<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>Beetles can be used to guide sustainable livestock management in natural grasslands</b> .....	14
ABSTRACT .....	15
INTRODUCTION .....	15
METHODS .....	18
Study sites .....	18
Vegetation structure sampling .....	19
Beetles sampling .....	19
Data analysis .....	19
RESULTS .....	20
Beetle diversity .....	20
Beetles composition .....	21
Habitat selection by beetle families .....	21
DISCUSSION .....	23
Beetle diversity .....	23
Beetles composition .....	24
Habitat selection by beetle families .....	24
Final considerations .....	25

Acknowledgements .....	26
REFERENCES .....	26
TABLES .....	30
FIGURES .....	31
SUPPLEMENTARY MATERIAL .....	35

## **CAPÍTULO II**

### **Responses of beetle trophic groups to livestock management**

<b>techniques in natural grasslands in Southern Brazil .....</b>	<b>40</b>
RESUMO .....	41
INTRODUÇÃO .....	41
MÉTODOS .....	44
Área de estudo .....	44
Amostragem de besouros .....	44
Grupos tróficos principais .....	45
Análise dos dados .....	45
RESULTADOS .....	46
Composição nos grupos tróficos .....	46
Seleção de hábitat pelos grupos tróficos de besouros .....	47
DISCUSSÕES .....	48
Composição nos grupos tróficos .....	48
Seleção de hábitat pelos grupos tróficos de besouros .....	49
Considerações finais .....	49
REFERÊNCIAS .....	51
TABELAS .....	56
FIGURAS .....	57



MATERIAL SUPLEMENTAR .....	60
<b>CAPÍTULO III</b>	
<b>Habitat selection, size and allometry in a detritivorous beetle specie responding to livestock management frequency in natural grasslands at southern Brazil .....</b>	<b>65</b>
RESUMO .....	66
INTRODUÇÃO .....	66
MÉTODOS .....	68
Área de estudo e captura dos besouros .....	68
Medidas morfológicas .....	69
Análise dos dados .....	70
RESULTADOS .....	71
Seleção de hábitat .....	71
Atributos morfológicos .....	72
DISCUSSÕES .....	73
Seleção de hábitat .....	73
Atributos morfológicos .....	74
Conclusões .....	76
Agradecimentos .....	76
REFERÊNCIAS .....	76
TABELAS .....	79
FIGURAS .....	80
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	85
<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>90</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>94</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

### **Campos naturais: manejo e conservação**

O crescimento populacional humano (aliado ao consumismo exacerbado) tem elevado as demandas na produção de alimentos e gerado uma intensificação nas atividades rurais (Ormerod et al. 2003), de forma que o agronegócio já utiliza mais de um quarto da extensão das terras do planeta (FAO 2008). Assim, a intensificação agrícola tem sido um dos principais direcionadores do declínio da biodiversidade (Benton et al. 2003) por levar a perda de habitat e diminuição da heterogeneidade na paisagem (Bretagnolle et al. 2011). Essas perdas e simplificações do habitat têm efeitos negativos em diversos grupos de plantas e animais (e.g. Krebs et al. 1999; Robinson & Sutherland 2002; Benton et al. 2003 Inchausti & Bretagnolle 2005; Julliard et al. 2004; Fried et al. 2009; Evans et al. 2015), e podem perturbar o funcionamento dos ecossistemas e prestação de serviços ambientais (Loreau et al. 2001). O manejo de gado por exemplo, que supre um consumo de carne e laticínios cada vez maior (FAO 2002), vem sendo intensificado e está se expandindo especialmente na Ásia e na América do Sul (FAO 2006). Essa expansão pecuária muitas vezes se dá às custas da derrubada de áreas florestais para introduzir pastagens para o gado.

Por outro lado, manejar o gado em campos naturais pode ser uma estratégia para a conservação desses ecossistemas e sua biodiversidade, desde que respeitando suas peculiaridades (e.g. Carvalho & Batello 2009; Herrero et al. 2009; Fedrigo et al. 2017). Por isso, precisamos entender os processos e efeitos do pastejo sobre o ambiente campestre e a biota associada, que influenciam a organização dessas comunidades e o funcionamento desses ecossistemas. A forma de manejo, seu tempo e intensidade, determinam as comunidades campestres (e.g. Kruess & Tschardtke, 2002; Klimek et al. 2006; van Klink et al. 2014; Evans et al. 2015). O efeito mais proeminente causado pelo gado é o desfolhamento da vegetação, que reduz sua estrutura como um todo (van Klink et al. 2014). Por consequência, as mudanças na estrutura do campo refletem na fauna residente da vegetação, solo e liteira, causadas não só pelo consumo da vegetação, mas também por ingestão acidental ou pelo pisoteio pelo gado (veja van Klink et al. 2014), sendo tanto maior quanto maior for a pressão do pastejo. Inversamente, menor pressão de pastejo (seguindo modelos como pastejo rotativo no tempo; pastejo com ajuste de

carga) parece promissor para a conservação de diversos grupos de invertebrados e vertebrados, favorecendo sua diversidade (e.g. van Klink et al. 2014; Evans et al. 2015).

### **Organização das comunidades**

Localmente, a composição de uma comunidade é restringida pela história evolutiva do pool regional de espécies (Ricklefs 2004). Diferenças nos padrões de diversidade entre áreas de uma mesma paisagem incluem processos determinísticos, como por exemplo filtros ambientais (e.g. Tuomisto et al. 2003; Podgaiski et al. 2013), limitações de dispersão (e.g. Hubbell et al. 1999), e deriva ecológica gerada por processos estocásticos (Hubbell 2001; Chase 2010). Mas de modo geral, direcionadores ambientais tendem a gerar padrões na diversidade em grande escala (Wiens & Donoghue 2004; Cornwell et al. 2006), enquanto a competição contribui para determinar a coexistência local (Chesson 2000). Contudo, os processos locais de organização das comunidades podem diferir em sua importância relativa entre regiões (Dyer et al. 2007; Johnson et al. 2012).

Assim, especialmente filtros ambientais e interações bióticas atuam dinamicamente e direcionam o padrão da comunidade (Kraft et al. 2015). E dessa forma, o ambiente pode ser visto como uma força seletiva que restringe a permanência dos indivíduos com atributos específicos que lhes conferem habilidade favoráveis à sua persistência (Keddy 1992; Violle et al. 2007), enquanto elimina aqueles incapazes de tolerar suas condições particulares (Kraft et al. 2015). Portanto, um conjunto de filtros ambientais atua no pool regional de espécies, selecionando localmente aquelas que compartilham tolerâncias ecológicas para tais condições (Díaz & Cabido 2001; de Bello et al. 2005; Grime 2006). As espécies que persistem se diferenciam especialmente em grupos alimentares conforme os recursos disponíveis, e competem dentro desses grupos conforme os nichos dos consumidores se sobrepõem (Hutchinson 1959).

### **Atributos funcionais**

Os indivíduos interagem com outros e com seu ambiente, ao menos em parte, por intermédio de sua morfologia. As características morfológicas individuais podem facilitar ou restringir sua habilidade em executar tarefas ou expressar comportamentos específicos (Wainwright 1996). Assim, as espécies que persistem em uma localidade tendem a compartilhar atributos que conferem tolerância ao ambiente (Kraft et al.

2015), com respostas similares a fatores ambientais ou com papéis similares em ecossistemas, e tendem a compartilhar um conjunto de características funcionais chave (veja Cornelissen et al. 2003). Dessa forma, a funcionalidade do ecossistema responde principalmente através da presença dos atributos funcionais (características dos organismos que refletem suas respostas ao ambiente: Hutchinson 1957), bem como a abundância das espécies que portam cada atributo (Díaz et al. 2007; Podgaiski et al. 2011). Tais atributos refletem uma diversidade funcional em suas variações inter- e intraespecíficas, conforme as adaptações dos organismos ao ambiente (Petchey & Gaston 2006), e o ambiente exercendo pressão seletiva sobre os organismos da comunidade, conforme a presença de atributos que promovam uma melhor performance em sobreviver nesse ambiente (Grime 2006; Cornwell et al. 2006). Isso leva a formação de grupos funcionais com espécies ecologicamente equivalentes, o que fornece um certo grau de redundância ao sistema (Blondel 2003). Nesse sentido, atributos particulares de espécies localmente abundantes determinam a taxa e magnitude dos processos ecossistêmicos (Grime 1998; Díaz & Cabido 2001; Lavorel & Garnier 2002), de forma que as propriedades ecossistêmicas dependem destes atributos de acordo com a abundância relativa das espécies (Violle et al. 2007).

O uso de atributos funcionais no monitoramento da biodiversidade vem sendo empregado com frequência em ecologia vegetal (e.g. McIntyre et al. 1999; Díaz et al. 2007; Cornelissen et al. 2003; Pillar et al. 2009). Mas vem também gradativamente sendo aplicado em estudos com animais, como aves, mamíferos e invertebrados (e.g. Porter & Kearney, 2009; Bihn et al. 2010; Barton et al. 2011; Hedde et al. 2012; Podgaiski et al. 2013; Ferrando et al. 2016). O estudo de atributos pode ajudar a explorar, por exemplo, se as comunidades estão organizadas com base em filtros ambientais ou exclusão competitiva (Webb et al. 2002). Medidas baseadas nos atributos funcionais das espécies tornam possível desvendar os processos de montagem da comunidade e extrapolar para situações semelhantes em outros ambientes de forma mais precisa do que a partir de estudos taxonômicos. Entretanto, dificuldades surgem em estabelecer atributos igualmente importantes em vertebrados, artrópodes e animais desprovidos de esqueletos. O comprimento do corpo e de apêndices, por exemplo, pode ser empregado para entender como as comunidades reagem a variações ambientais ou em resposta a competidores (Fountain-Jones et al. 2015). Pode-se também utilizar a razão do comprimento do corpo e relação a apêndices, ou razão entre apêndices (desde

que funcionalmente justificado) para comparar atributos entre indivíduos que apresentem disparidade de tamanho (Barton et al. 2011; Fountain-Jones et al. 2015).

### **Besouros e sua relação com o ambiente**

Plantas e invertebrados têm longa história de co-evolução, e muitas de suas interações são essenciais para a manutenção do ecossistema, como polinização (Pinheiro et al. 2008), dispersão e predação de sementes (Parr et al. 2007), ciclagem de nutrientes e manutenção da estrutura do solo (Tscharntke et al. 2005; Nichols et al. 2008). Os insetos representam o maior componente da biodiversidade em ecossistemas terrestres (Stork 1988; Gaston 1991). Além disso, são considerados sensíveis às condições ambientais (DenBoer 1977; Lindorth 1992; Kremen et al. 1993). Em campos naturais, há uma forte relação entre a estrutura vegetação e a diversidade geral de artrópodes (van Klink et al. 2014), sendo ambas sensíveis à pressão do gado (WallisDeVries et al. 2007; Marini et al. 2008).

Entre os insetos, Coleoptera é uma ordem ampla e muito rica em espécies, abrange uma larga extensão de grupos funcionais, e atua na maioria dos níveis tróficos (Barratt et al. 2003). Vários estudos têm descrito a fauna de Coleoptera como sensível às mudanças ambientais, como na diversidade, estrutura e arquitetura da vegetação (e.g. Southwood et al. 1979; Lawton 1997; Hutcheson & Jones 1999; Ganho & Marinoni 2005; Viegas et al. 2014). Em estudos especialmente na Europa, os besouros campestres tendem a responder negativamente ao aumento da pressão pastoril, mas parecem preferir níveis intermediários de distúrbios à sua ausência (e.g. Krues & Tscharntke 2002; Fadda et al. 2008; Garcia-Tejero et al. 2013). Contudo, por este ser uma ordem de insetos muito ampla, há uma diversidade de respostas entre os grupos, com alguns destes demonstrando certa afinidade com a presença do gado (e.g. Nichols et al. 2008; Buse et al. 2015). Por outro lado, parece haver uma escassez de estudos sobre o efeito da pressão do gado em artrópodes de campos naturais nos Neotrópicos, especialmente nos campos ao sul (e.g. Dröse et al. 2017: formigas; Dias, 2015: aranhas), e nenhum sobre besouros.

### **Objetivo**

A presente Tese teve como objetivo testar a hipótese de que a estrutura das comunidades de Coleoptera, em especial seus padrões funcionais, refletem diferenças

nas pressões pastoris exercidas pelo gado, que assim agem como filtros ambientais em campos naturais no sul do Brasil. Para tanto, a Tese está estruturada em três capítulos, cada um com uma abordagem própria. No Capítulo I, foram analisadas as diferenças na composição e diversidade da fauna de Coleoptera conforme a estrutura da vegetação entre ambientes com diferentes pressões pastoris. No Capítulo II, foram analisadas respostas dos grupos tróficos principais de besouros conforme a estrutura da vegetação entre ambientes com diferenças nas pressões pastoris. E no Capítulo III, foram analisadas as preferências para a seleção do hábitat, bem como as diferenças intraespecíficas de atributos morfológicos de uma espécie de besouro, conforme a estrutura da vegetação entre ambientes com diferenças nas pressões pastoris. Para esse estudo, foi utilizada a espécie *Heterogomphus paulson* (Scarabaeidae: Dinastinae), na qual foram mensuradas diversas estruturas do corpo para compararmos diferenças no tamanho do corpo e na alometria do abdômen e comprimento da perna em relação ao tamanho do indivíduo.

## Capítulo I

**Beetles can be used to guide sustainable livestock management in natural grasslands.**

Gustavo Viegas, Luciana Podgaiski & Milton Mendonça, Jr.

Manuscrito submetido à revista *Journal of Applied Ecology*, em 14 de agosto de 2018.

## **Beetles can be used to guide sustainable livestock management in natural grasslands.**

Gustavo Viegas, Luciana Regina Podgaiski & Milton de Souza Mendonça, Jr.

### **ABSTRACT**

Livestock management in natural grasslands allows food production and biodiversity conservation to coexist by using the environment natural structure. However, to manage grasslands in a sustainable way it is crucial to understand the effects of grazing on the biota. Several studies indicate that beetles are sensitive to environmental variation, and vegetation structure should be one of the most important factors in determining their communities. Therefore, they could be a suitable taxon to investigate grazing-regime effects. Our goal was to evaluate if beetle communities reflect changes in vegetation structure generated by different livestock grazing systems in natural grasslands of southern Brazil. We conducted an experimental fieldwork at regional scale in six traditional livestock farms in Campos Sulinos grasslands, performing annual samplings from 2012 to 2014. We established in each site an experimental block with three side-by-side paddocks, each with approximately half a hectare, and simulating a livestock management technique (Conventional, Sustainable, Exclusion). We measured vegetation height and dry biomass in each paddock, calculate its mean and variance, and use these how a proxy of the differences among managements. We obtained samples of ground and vegetation-dwelling beetles and comparing its habitat selection according managements and vegetation structure. Beetles at both two environmental strata responded with differences in its abundance in both three management techniques, through samplings and for all parameter of vegetation structure. On the other hand, rarefied richness had differences only for Conventional management and some differences between the vegetation structure. Ground-dwelling beetle families differed in their composition with differences for management, through samplings, vegetation height and biomass. In the same way, vegetation-dwellers had familial composition differing through samplings, vegetation height and biomass, but not for managements. Beetle families responded differently from one another, as well as each one through the annual samplings, but with a tendency for a pattern of a positive response for the vegetation height and negative for the others vegetation parameters. Livestock management techniques employed in this experiment modify beetle communities, and reflect the differences in vegetation structure. We observed a general pattern indicating that Sustainable management provides conserving much of the beetle diversity in these grasslands. However, perhaps only with a mosaic of vegetation conditions and structure it would be possible to maintain beetle diversity closer to its high potential.

**Keywords:** habitat selection; beetle diversity; natural grassland; livestock management.

### **INTRODUCTION**

Rural intensification has been considered one of the main drivers of biodiversity decline (Benton et al. 2003) because it leads to a loss of habitats and a decrease in landscape heterogeneity (Bretagnolle et al. 2011). Farming practices already use more



than a quarter of the planet's land area (FAO 2008). Livestock management is expanding especially in Asia and South America (FAO 2006), often at the expense of forest clearing. Managing livestock in natural grasslands would allow reconciling food production with the conservation of biodiversity and its natural environments, insofar as one uses the "vocation" of these environments (Morris 2000; van Klink et al. 2014). Grasslands are considered ecological systems in dynamic equilibrium between succession and opposing forces, of which the grazing by large herbivores is the most important (Morris 2000) to delay the formation of scrublands and subsequent ecological succession (Sluiter & de Jong 2007; Tasser et al. 2007; Verburg et al. 2009). This way, the presence of cattle in these grasslands is thought to fulfill the ecological functions of large herbivores that occurred naturally and are now extinct (Bakker et al., 2004). Thus, the introduction of large grazers has been applied as a strategy for the conservation of these ecosystems, especially in Europe (Ostermann 1998; WallisDeVries 1998; Morris 2000).

The presence, intensity and timing of grazing are the major modifiers of vegetation structure and associated fauna to these grasslands (van Klink et al. 2014; Evans et al. 2015), with magnitude proportional to grazing pressure. The continuous and excessive livestock pressures promote the simplification of vegetation structure (Bencke 2009), and can lead to a uniform structure of short stature and to the dominance of some highly productive species (Morris 2000). This reflects on various faunal groups, especially invertebrates (Kruess & Tscharntke, 2002; van Klink et al. 2014). On the other hand, low to moderate disturbances generate spatial heterogeneity and seem to promote greater biodiversity (Tscharntke et al. 2005; Marini et al. 2008). Structurally more complex vegetation creates heterogeneous stratification, greater niche opportunity (Bardgett 2002), mainly vertically differentiated (Denno 1980), and therefore supports more complex invertebrate communities (Lawton 1983; Morris 2000) than in simplified systems. Thus, low to moderate intensity grazing has a general pattern of positive effects on species richness (e.g. Dumont et al. 2009; Garcia-Tejero et al. 2013; van Klink et al. 2014; Evans et al. 2015). Thus, managing livestock in natural grasslands with cattle load adjustment according to forage supply, and the displacement of cattle among paddocks according to the consumption of that forage, can positively reflect in biodiversity maintenance. This would represent a sustainable management livestock strategy for these grasslands (Nabinger et al. 2009; Quadros et al. 2011).

However, to manage livestock in a truly sustainable way it is important to understand the effects of grazing as well as possible (Morris 2000). In this sense, studying assemblages of functionally important taxa is a way to detect emerging patterns and processes (Ferrier & Guisan 2006), to guide management practices. Moreover, species responses are rarely equivalent over time and space (Magurran et al. 2010). Therefore, understanding the spatial and temporal dynamics of species-rich communities is fundamental to understanding how environmental changes affect biodiversity (McCann 2007). Generally, beetles (Coleoptera) respond to environmental change (e.g. Lawton 1997; Ganho & Marinoni 2005; Viegas et al., 2014), and their responses may help guide the selection of management practices more appropriate to conservation. These insects represent one of the most diverse groups of species among the animals, and they act at most trophic levels (Barratt et al., 2003). Beetles have several functional roles in ecosystems, such as control of plant populations and other insects considered "agricultural pests", suppression of ectoparasite populations, removal of vertebrate excreta from the ground surface, and promotion of nutrient cycling and bioturbation (e.g., Greenslade 1985; Stork 1988; Nichols et al. 2008). Plant cover should be one of the most important factors in determining the composition of grassland beetle assemblages (Batáry et al. 2007), both for modifying microclimate and insect locomotion and foraging conditions. Thus, beetles might be a suitable taxon to investigate grazing effects (Batáry et al., 2007).

Our goal was to verify whether beetle communities reflect changes in vegetation structure generated by different livestock grazing pressures in natural grasslands at southern Brazil. Our hypothesis is that the grazing absence generates an increase in the vegetation-dwelling beetle and decrease in ground-dwellers, more conspicuously according to the time without grazing. On the other hand, the low grazing pressure should lead to an increase in beetles in the two environmental strata. Moreover, the beetle composition should reflect the environmental changes generated by the different grazing pressures, being perceived even at family level. Our expectation is that rotation with livestock load adjustment management (Sustainable), compared to continuous (Conventional) management, would maintain a more diverse beetle fauna in both ground and vegetation strata. However, vegetation-dwelling beetle communities should be more similar to the non-grazed environments while ground-dwellers should be more similar to the continuous grazing.

## METHODS

### Study sites

Our work is part of a Long-Term Ecological Research Network (LTER/PELD *Campos Sulinos* - CNPq). This project began in 2010 with the installation of six experimental sites in grasslands with a continuous livestock grazing system in ‘Campos Sulinos’ grasslands, at regional scale. The Campos Sulinos are vast natural grasslands at Southern of Neotropical region, and in the highlands of Southern Brazil sometimes occur interspersed with forest formations with *Araucaria angustifolia* as a top canopy species - mixed ombrophilous forest (Behling et al. 2009). These Grasslands correspond to formations older than the forest expansion in this region (Dümig et al. 2008), and have evolved along with now extinct large herbivores (MacFadden 2005).

We conducted an experimental fieldwork at regional scale in six traditional livestock farms in Campos Sulinos grasslands from Rio Grande do Sul State, southern Brazil (Carvão, Salamanca and Cinco Salsos Farms, Aparados da Serra N.P., Aratinga E.S. and Tainhas River S.P. - Figure 1A; Table S1), performing annual samplings from 2012 to 2014, between late spring and early summer. There are large distances between study sites, especially between the northern and southern study sites (Figure 1B). At each study site, we established one experimental block with three side-by-side paddocks, each approximately half a hectare (70m X 70m), simulating one type of livestock management (Figure 1C). Conventional treatment represents the management what is traditionally used in the region, with continuous livestock grazing. However, this management technique may vary in the livestock load among farms. The rotation system with livestock load adjustment was managed with a resting period for vegetation growth as the sum of the daily average temperatures reached 750°C, and the livestock load used was that needed to consume around 70% of the green forage mass in four days. This management technique seems to promote spatial heterogeneity of the vegetation and reduces dead plant matter accumulation (Soussana 2009), therefore we call this ‘Sustainable’ treatment. Lastly, grazing Exclusion treatment had a paddock fenced at the time of establishment of the experimental site and cattle had no more access to forage since then. Figures 1D-F illustrate the differences in vegetation structure by the end of this experiment, according to the livestock management techniques employed.

## **Vegetation structure sampling**

We sampling vegetation structure to be used as a proxy for environmental traits. We obtained height and dry biomass of the vegetation by sampling in six 50cm X 50cm plots, in each paddock and in each sampling year. Vegetation height was obtained at the four corners and at the center of each plot. After measuring height, vegetation was cut at the base, wrapped in paper bags, dried at 60°C for 2 days, and then had its biomass obtained with a precision scale.

## **Beetle sampling**

We established, in each paddock, four transects 14m apart from each other and from the edges of the paddock. On each transect, we established six sampling points 10m apart from each other and from the edges of the paddock. For each sampling year, two points per transect were randomly selected for pitfall trap installation. These traps consisted of 500ml pots buried with their edge at ground level, with approximately 50ml of 2% formalin, protected with a dome suspended by sticks. These traps captured active epigeic invertebrates for a period of seven consecutive days. We also sampled the vegetation-dwelling fauna in two events, seven days apart, in each sampling year: immediately before the installation of the pitfall traps and immediately prior to removal of these traps. We used entomological sweep-nets on four transects, each with thirty net strokes along a striding walk. All adult beetles captured in this experiment were identified to family and classified in morphospecies.

## **Data analysis**

We analyzed separately the beetle catches on the ground and in the vegetation, and considering managements in each site as a block. We analyzed the differences on beetle communities comparing for livestock management techniques (Conventional, Sustainable, Exclusion), and considering vegetation structure as a proxy of environmental changes among paddocks with different management techniques along the time elapsed since experiment beginning (two, three and four years). For that, we used the means and variances of vegetation height and biomass. The abundance and rarefied richness of ground and vegetation dwelling beetles were separately analyzed using generalized linear models (GLM) adjusted for each of these beetle parameters in each environmental stratum across the Akaike information criteria (AIC). These analyzes use as potential predictive variables, the livestock management techniques,

years of the experiment, means and variance of height and biomass of vegetation, interactions between management, time elapsed and vegetation structure, as well as considering the block 'management-site'.

We analyzed taxonomic composition considering abundance of beetles in their families among that representing 3% or more of the catches in each environmental stratum, and that occurs along the three sampling years. In this analysis, differences were analyzed considering management techniques, years of the experiment, vegetation height and biomass. We compared differences in composition with a MANOVA test, with 9,999 matrix permutations to validate significance, and illustrated the similarity relationships in beetle family composition using Redundancy Analyzes (RDA). And lastly, the abundance of the beetle families that representing 3% or more of the catches in each environmental stratum, were analyzed with generalized linear models (GLM) in the same way than for abundance and rarefied richness. All analyzes were conducted using the statistical program R version 3.5.1 (R Development Core Team 2018), and for the composition analyzes we used the package "vegan" version 2.5-2 (Oksanen et al. 2018).

## **RESULTS**

We captured 6,762 beetles along the three years of this experiment, identified in 33 families and classified in 409 morphospecies. Considering both ground and vegetation dwellers, 26 families representing individually last than 3% of the catches, while the other 7 families totaled 84.6% of the individuals. Of the latter, Scarabaeidae, Staphylinidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Elateridae and Carabidae were more important in the catches (Table S2).

### **Beetle diversity**

Ground-dwellers responded with differences in its abundance in both three management techniques, through the annual samplings of this experiment, and for all parameter of vegetation structure considered, as well as with interactions between managements and vegetation biomass, vegetation height in each study year, and between vegetation height and biomass (Figure 2A-C; Table 1; Tables S3 – S6). On the other hand, rarefied richness of ground-dwellers had few responses to environmental variables in their model. These differences occur only for Conventional management,

through the annual samplings, and for the variance of vegetation biomass (Figure 2D-F; Table 1; Tables S3 – S6).

Vegetation-dwelling beetles responded in the same way than ground dwellers (Figure 3; Table 1; Tables S3 – S6). These beetle responded with differences in abundance for Conventional and Exclusion, vegetation height and biomass, for exclusion in third and last years, and with interactions between Exclusion and both vegetation height and biomass. Insofar, vegetation-dwellers rarefied richness results were less expressive. These differences occur only for Conventional, through the annual samplings, vegetation biomass, and for Exclusion in third year.

### **Beetle composition**

Ground-dwelling beetle families differed in their composition with significantly differences in MANOVA test for management ( $R^2=0.045$ ;  $p=0.014$ ), through the annual samplings ( $R^2=0.05$ ;  $p=0.009$ ), vegetation height ( $R^2=0.026$ ;  $p=0.021$ ), vegetation biomass ( $R^2=0.153$ ;  $p>0.001$ ) and experimental blocks ( $R^2=0.44$ ;  $p>0.001$ ). The RDA model were significant ( $F=3.787$ ;  $p=0.001$ ), with the mostly ground-dwelling beetle families are apparently more related to Exclusion management and vegetation height than others environmental parameters (Figure 4A). In the same way, vegetation-dwellers had familial composition differing significantly in MANOVA test through the annual samplings ( $R^2=0.07$ ;  $p=0.001$ ), vegetation height ( $R^2=0.032$ ;  $p=0.015$ ), vegetation biomass ( $R^2=0.09$ ;  $p>0.001$ ), experimental blocks ( $R^2=0.409$ ;  $p>0.001$ ), but not for managements. The RDA model were significant ( $F=3.251$ ;  $p=0.001$ ), with the mostly vegetation-dwellers apparently mainly related to vegetation height.

### **Habitat selection by beetle families**

Ground-dwelling beetle families responded differently from one another, as well as each one through the annual samplings (Figure 5A; Table 2; Tables S3 – S6). Anthicidae significantly differs in Conventional and in Sustainable, the last year to each other, for both vegetation height and biomass, interactions between vegetation height and both Sustainable and Exclusion, and for the interactions between vegetation height and its variance. Carabidae presents general differences in Sustainable to each other technique, and between techniques through sampling years. Ground-dwelling Chrysomelidae presents differences in Sustainable and in Exclusion, through the annual samplings, for all parameter of vegetation structure except for vegetation biomass,

vegetation height - Exclusion interaction, and for vegetation biomass in the two last years. Ground-dwelling Elateridae differs in both three management techniques, the last year to each other, for vegetation height and its variance, in Exclusion in the last year, in Sustainable in the last two years, vegetation height - Exclusion interaction, vegetation biomass - Sustainable interaction, for vegetation height in last two years and for biomass in last year, and for interaction between vegetation biomass and both height and biomass variances. Ground-dwelling Scarabaeidae differs for both three management techniques, through the annual samplings, for vegetation biomass and variance both of height and biomass, Sustainable in third year and Exclusion in last two years, vegetation height - Sustainable interaction, vegetation biomass – Exclusion interaction, and with differences both in vegetation height and biomass through sampling years. Silvanidae respond only to variance of vegetation height. And Staphylinidae responds with differences in Sustainable and Exclusion, the last year to each other, for all parameter of vegetation structure except for vegetation height, for both Exclusion and Sustainable in last year, vegetation biomass - Exclusion interaction, for both vegetation height and biomass between both Sustainable and exclusion as well as through the annual samplings, and vegetation height - biomass interaction.

Vegetation-dwellers also responded differently from one another, as well as each one through the annual samplings (Figure 5B), but with a tendency for a pattern of a positive response for the vegetation height and negative for the others vegetation parameters individually (Table 2; Tables S3 – S6). Buprestidae differs in Exclusion and the last year to each other. Vegetation-dwellers Chrysomelidae differs in Conventional and in Exclusion, in third year to each other, for all parameters of vegetation except vegetation biomass, in Exclusion through samplings and in Sustainable in third year, for interaction between vegetation biomass and both Exclusion and Sustainable, and with differences in vegetation height through samplings and in vegetation biomass in last year. Curculionidae differs in Exclusion among samplings, through the annual samplings, for all vegetation parameters except biomass variance, interaction between Exclusion and both vegetation height and biomass. Vegetation-dwelling Elateridae differs in Conventional and Exclusion, vegetation height, and in vegetation biomass – Exclusion interaction. Phalacridae did not significantly differ in no one parameter of its model. And lastly, vegetation-dwelling Scarabaeidae differs in Conventional, in third

year to each other, variance of vegetation height, in Exclusion in third year, and in vegetation height in third year.

## **DISCUSSION**

Livestock management techniques employed in this experiment modify beetle communities both ground-dwellers and vegetation-dwellers in natural grasslands of southern Brazil, and reflect the differences in vegetation structure. Our results indicate that differences in vegetation structure according to livestock grazing affect beetle communities independently of the stratum where they live, but inversely according to the environmental stratum in which they live. Moreover, vegetation dwelling beetles seems more sensitive to environmental changes in grassland dynamics than ground-dwellers. To the best of our knowledge, our results for vegetation-dwelling beetles are unique for this specific literature.

### **Beetle diversity**

Our results demonstrate that beetle rarefied richness of morphospecies and specially its abundance follow vegetation structure changes, with an inverted trend for ground- and vegetation-dwellers. However, among ground-dwellers, Sustainable paddocks were more similar to Conventional ones, while vegetation-dwellers were more similar between Sustainable and Exclusion. Grassland dynamics under grazing exclusion can produce rapid effects, with which the associated invertebrate population dynamics will not be synchronized (Morris 2000), leading to changes in community structure. Therefore, Sustainable paddocks comprise the habitat conditions that are preferred by most beetles, regardless of the environment stratum in which they live, providing higher beetle diversity than just one or another management strategy (i.e., Conventional vs. Exclusion). On the other hand, the unexpected lack of a gradually stronger pattern along time in this experiment may be indicating that sufficient time has not yet elapsed to consolidate a change in beetle diversity following environmental changes generated by management techniques. (Fadda et al. 2008; Buse et al. 2015). Dröse et al. (2017), working at the same sites, found differences in ant diversity among treatments only after three years of experiment, with results similar to those observed for beetles in our study. As far as we know, the results of our experiment are unprecedented for natural grassland beetles in the Neotropics, especially on a regional



scale, and seem to agree with other studies of grassland beetles (e.g. Fadda et al. 2008; Garcia-Tejero et al. 2013; Buse et al. 2015).

### **Beetle composition**

At a regional scale, the grassland beetle community composition differed according the livestock management techniques, but specially according the differences on vegetation structure generated by cattle. The habitat selection by ground-dwellers seems to be mainly related with vegetation height, probably preferring higher vegetation, as suggested by its relationship with the livestock exclusion. In turn, vegetation-dwellers responds only for vegetation structure and not for management techniques. This suggests a greater sensitivity to environmental conditions on a fine scale rather than the coarse differences generated by management techniques between farms that may vary both in livestock load and in local environmental conditions. This results corroborates our expectations, although fluctuations in the representativity of beetle catches were occurred during the experiment. Differences in local conditions between sites compared to the scale of our experiment (as in Adler et al. 2001; Clough et al. 2005) and other factors besides those tested here, such as microclimate, could also exert strong influences on natural grassland beetles in southern Brazil. This can indicate that the time elapsed since the exclusion was not enough to lead to great differences between management techniques. Differences in beetle communities with the reduction of grazing pressure are weak or absent during the first years in other cases (Fadda et al. 2008), can reflect especially extreme vegetation conditions (Garcia-Tejero et al. 2013), time-dependent colonization (Buse et al. 2015), or present fluctuations at mid- and long-terms (Evans et al. 2015). But our results suggest that beetle community compositions of both ground and vegetation dwellers selects its habitat already in initial moments of changes in the grassland dynamics.

### **Habitat selection by beetle families**

In our field experiment, grassland beetles in general across studied families, seems prefer taller vegetation but decrease with increasing biomass (even with some families varying in its responses to vegetation structure). This may be indicating that shrub vegetation increase and litter accumulation limits these beetles in the same way as a short vegetation height (as observed in grasslands with higher grazing pressure). Similar results were found for Carabidae in Europe (e.g. Krues & Tschardtke 2002;

Fadda et al. 2008; Garcia-Tejero et al. 2013), which sustain its use as a focal group among ground-dwellers, to make predictions about structural changes in various grasslands, in the same way that Scarabaeidae are notoriously influenced by the availability of mammalian excreta (Nichols et al. 2008). Viegas et al. (in prep.) observed that the secondary decomposer beetles (Viegas, Podgaiski & Mendonça; Chap. II), especially larger sized Scarabaeidae (Viegas, Podgaiski & Mendonça; Chap. III) occur predominantly in paddocks with conventional management. However, some families of vegetation-dwelling beetles are also promising to assess environmental changes. In our experiment, Chrysomelidae, Curculionidae and Elateridae, for instance, demonstrates sensibility to environmental changes that leads its habitat selection. There are not many studies on vegetation-dwelling arthropods in grasslands (e.g. Horváth et al. 2009 for spiders; Körösi et al. 2012 for Hemiptera), and we know of no other research specifically on vegetation-dwelling beetles in grasslands with livestock grazing, especially considering long-term experiments.

### **Final considerations**

A rotation system with livestock load adjustment seems to be a good option for biodiversity conservation in grasslands, since it can help maintain diverse taxa as shown here, as well as trophic groups of ground and vegetation-dwelling beetles (Viegas, Podgaiski & Mendonça; Chap. II), besides providing the conservation of several other invertebrate and vertebrate animals (see Evans et al. 2015). However, higher diversity levels would be achieved with a combination of management techniques, so that vegetation is allowed to ‘rest’ from weeks to decades (van Klink et al. 2014). Scrub patches permeating grasslands seem a good strategy to reconcile ecosystem conservation and forage production (Molinillo et al. 1997). Especially in large farms (and considering connectivity between neighboring farms and paddocks with different managements), different-sized areas could be maintained, combining continuous grazing, areas with rotation management and load adjustment, and area without grazing, either for short (three to four years) or longer periods (seven to ten years). This would provide a great vegetation variation at its dynamics, and would potentially contribute to beetle and other fauna conservation. However, more studies are still necessary to better understand responses to livestock management intensity and frequency, as well as to better distinguish direct and indirect grazing effects. Thus, we recommend the use of adaptive management techniques to establish, for example, spatial proportions allowing

better levels of livestock management and biodiversity conservation. The use of beetles for this purpose seems quite promising, especially considering some families more sensitive to environmental changes.

### **Acknowledgements**

We thank Prof. Luciano Moura for help with beetle family identification and morphospeciation, to Dr. Vanderlei Debastiani for help with statistical analyzes, to Profs. Cristina Stenert, Demetrio Guadagnin, Gerhard Overbeck, Murilo Guimarães and Pedro Ferreira for suggestions on an earlier version of the manuscript. To Prof. Valério Pillar, Dr. Eduardo Vélez and Omara Lange for logistic support during fieldwork. PELD Campos Sulinos is financed by CNPq. Gustavo Viegas acknowledges a PhD CAPES fellowship, Dra. Luciana R. Podgaiski a CAPES PNPd fellowship, and Prof. Milton Mendonça a CNPq scientific productivity scholarship.

### **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.
- Bakker, E. S., Olf, H., Vandenberghe, C., De Maeyer, K., Smit, R., Gleichman, J. M. & Vera, F. W. M. (2004). Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* **41**, 571-582.
- Bardgett, R.D. (2002). Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology*, **105**, 367-374.
- Barratt, B. I. P.; Derraik, J. G. B.; Rufaut, C. G.; Goodman, A. J. & Dickinson, K. J. M. (2003). Morphospecies as a substitute for Coleoptera species identification, and the value of experience in improving accuracy. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **33**(2): 583-590. DOI: 10.1080/03014223.2003.9517746
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I. & Erdos, S. (2007). Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions*, **13**, 196–202. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2006.00309.x
- Behling, H., Jeske-Pieruschka, V., Schüler, L. & Pillar, V.D. (2009). Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 13-25. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bencke, G. A. (2009). Diversidade e conservação da fauna dos Campos do Sul do Brasil. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V. D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.). pp. 101-121. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182-188.
- Bretagnolle, V., Gauffre, B., Meiss, H. & Badenhausser, I. (2011). In: *Grassland productivity and ecosystem services*. (Eds. Lemaire, G., Hodgson, J., & Chabbi, A.). pp. 251-260. CAB Internacional.

- Buse, J. Šlachta, M., Sladeczek, F.X.J., Pung, M., Wagner, T. & Entling, M.H. (2015). Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biological Conservation*, **187**, 112-119. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.011>
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D. & Tschamtker, T. (2005). Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, **32**, 2007-2014.
- Denno, R. F. (1980). Ecotope differentiation in a guild of sap-feeding insects on the salt-marsh grass, *Spartina patens*. *Ecology* **61**, 702-714.
- Dröse, W., Podgajski, L.R., Cavalleri, A., Feitosa, R.M. & Mendonça-Jr., M.S. (2017). Ground-dwelling and vegetation ant fauna in Southern Brazilian grasslands. *Sociobiology* **64** (4), 381-392.
- Dümig, A., Schad, P., Rumpel, C., Dignac, M.-F. & Kögel-Knabner, I. (2008). Araucaria forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by  $^{14}\text{C}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  studies. *Geoderma*, **145**, 158-173.
- Dumont, B. Farruggia, A., Garel, J.-P., Bachelard, P., Boitier, E. & Frain, M. (2009). How does grazing intensity influence the diversity of plants and insects in a species-rich upland grassland on basalt soils? *Grass and Forage Science*, **64**, 92-105
- Evans, D. M., N. Villar, N. A. Littlewood, R. J. Pakeman, S. A. Evans, P. Dennis, J. Skartveit & S. M. Redpath. (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. *Ecosphere*, **6**(3):42. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00316.1>
- Fadda, S., Henry, F., Orgeas, J., Ponel, P., Buisson, E. & Dutoit, T. (2008). Consequences of the cessation of 3000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle assemblages. *Comptes Rendus Biologies*, **331**, 532-546.
- FAO. (2006). Livestock's long shadow: environmental issues and options. United Nations Food and Agriculture Organisation, Available at <http://www.fao.org/docrep/010/a0701e/a0701e00>.
- FAO (2008). Are grasslands under threat? Brief analysis of FAO statistical data on pasture and fodder crops. Available at [http://www.fao.org/uploads/media/grass\\_stats\\_1.pdf](http://www.fao.org/uploads/media/grass_stats_1.pdf).
- Ferrier, S. & Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 393-404.
- Ganho, N. G. & Marinoni, R. C. (2005). A diversidade inventarial de Coleoptera (Insecta) em uma paisagem antropizada do Bioma Araucária. *Revista Brasileira de Entomologia*. **49**: 535-543, <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262005000400014>
- García-Tejero, S., Taboada, A., Tárrega, R. & Salgado, J.M. (2013). Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of north-west Spain. *Biological Conservation*, **161**, 58-66.
- Greenslade, P. J. N. (1985). Pterygote insects and the soil: their diversity, their effects on soils and the problem of species identification. *Quaestiones Entomologicae*, **21**, 571-585.
- Horváth, R., Magura, T., Szinetár, C. & Tóthmérész, B. (2009). Spiders are not less diverse in small and isolated grasslands, but less diverse in overgrazed grasslands: A field study (East Hungary, Nyírség). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **130**, 16-22.
- Körösi, A., Batáry, P., Orosz, A., Rédei, D. & Báldi, A. (2012). Effects of grazing, vegetation structure and landscape complexity on grassland leafhoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha) and true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Hungary. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 57-66.
- Kruess, A. & Tschamtker, T. (2002). Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, **106**, 293-302.

- Lawton, J.H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, **28**, 23-39.
- Lawton, J.H. (1997). The science and non-science of conservation biology. *Oikos*, **79**, 3-5.
- MacFadden, B.J. (2005). Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research*, **64**, 113-124.
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J. & Watt, A.D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 574-582.
- McCann, K. (2007). Protecting biostructure. *Nature*, **446**, 29.
- Marini, L., Fontana, P., Scotton, M., Klimek, S. (2008). Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 361-370.
- Molinillo, M., Lasanta, T. & Garcia-Ruiz, J. (1997). Research: Managing Mountainous Degraded Landscapes After Farmland Abandonment in the Central Spanish Pyrenees. *Environmental Management*, **21**, 587-98.
- Morris, M. G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* **95**, 129-142.
- Nabinger, C., Ferreira, E.T., Freitas, A.K., Carvalho, P.C.d.F. & Sant'Anna, D.M. (2009). Produção animal com base no campo nativo: aplicações de resultados de pesquisa. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 175-198. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Nichols, E.; Spector, S.; Louzada, J.; Larsen, T.; Amezcuita, S. & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, **141**, 1461-1474.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2018). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ostermann, O. P. (1998). The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. *Journal of Applied Ecology* **35**, 968-973.
- Quadros, F.L.F.D., Garagorry, F.C., Carvalho, T.H.N.D., Rocha, M.G.D. & Trindade, J.P.P. (2011). Utilizando a racionalidade de atributos morfogênicos para o pastoreio rotativo: experiência de manejo agroecológico em pastagens naturais do Bioma Pampa. *Cadernos de Agroecologia* **6**: 1-12.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Sluiter, R. & de Jong, S.M. (2007). Spatial patterns of Mediterranean land abandonment and related land cover transitions. *Landscape Ecology*, **22**, 559-576.
- Soussana, J.-F. (2009). Os desafios da ciência das pastagens européias são relevantes para os Campos Sulinos? In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 331-344. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Stork, N.E. (1988). Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **35**, 321-337.

- Tasser, E., Walde, J., Tappeiner, U., Teutsch, A. & Nogglner, W. (2007). Land-use changes and natural reforestation in the Eastern Central Alps. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, **118**, 115–129.
- Tscharntke, T.; Klein, A. M.; Kruess, A.; Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity -ecosystem service management. *Ecology letters*, **8**, 857-874, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., WallisDeVries, M.F.& Olf, H. (2014). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, pp. 000–000. doi: 10.1111/brv.12113
- Verburg, P.H., van de Steeg, J., Veldkamp, A. & Willemen, L. (2009). From land cover change to land function dynamics: a major challenge to improve land characterization. *Journal of Environmental Management*, **90**, 1327–35.
- Viegas, G., Podgaiski, L.R. & Mendonça, M. de S., Jr. em prep. **Responses of beetle trophic groups to livestock management techniques in natural grasslands in Southern Brazil**. Doctoral Thesis in Ecology by Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil (Cap. II).
- Viegas, G., Podgaiski, L.R. & Mendonça, M. de S., Jr. em prep. **Habitat selection, size and allometry in a detritivorous beetle specie responding to livestock management frequency in natural grasslands at southern Brazil**. Doctoral Thesis in Ecology by Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil (Cap. III).
- Viegas, G., Stenert, C., Schulz, U.H. & Maltchik, L. (2014). Dung beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. *Ecological Indicator*, **36**, 703-710. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.036>
- WallisDeVries, M. F. (1998). Large herbivores as key factors for nature conservation. In *Grazing and Conservation Management* (eds M. F. WallisDeVries, J.P. Bakker and S. E. Van Wieren), pp. 1–20. Kluwer, Dordrecht.

## TABLES

Table 1: Relationships of beetle diversity parameters and vegetation structure parameters employed in each model. (+): Positive relationships. (-): Negative relationships. **ns**: not significant. **H**: Vegetation height. **HV**: Variance of vegetation height. **B**: Vegetation biomass. **BV**: Variance of vegetation biomass. **H – B**: Interaction between vegetation height and biomass. **H – HV**: Interaction between Vegetation height and its variance. **B – BV**: Interaction between vegetation biomass and its variance. **B – HV**: Interaction between vegetation biomass and variance of vegetation height. Gaps indicates that this parameter not were included in the model.

<b>Beetle diversity</b>	<b>Strata</b>	<b>H</b>	<b>HV</b>	<b>B</b>	<b>BV</b>	<b>H - B</b>	<b>H - HV</b>	<b>B - BV</b>	<b>B - HV</b>
Abundance	G	(-)	(+)	(-)	(+)	(+)			
Rarefied richness	G	ns		ns	(+)				
Abundance	V	(+)		(-)		ns			
Rarefied richness	V	ns		(+)					

Table 2: Relationships between abundance of beetle families and vegetation structure parameters employed in each model. (+): Positive relationships. (-): Negative relationships. **ns**: not significant. **H**: Vegetation height. **HV**: Variance of vegetation height. **B**: Vegetation biomass. **BV**: Variance of vegetation biomass. **H – B**: Interaction between vegetation height and biomass. **H – HV**: Interaction between Vegetation height and its variance. **B – BV**: Interaction between vegetation biomass and its variance. **B – HV**: Interaction between vegetation biomass and variance of vegetation height. Gaps indicates that this parameter not were included in the model.

<b>Beetle families</b>	<b>Strata</b>	<b>H</b>	<b>HV</b>	<b>B</b>	<b>BV</b>	<b>H - B</b>	<b>H - HV</b>	<b>B - BV</b>	<b>B - HV</b>
Anthicidae	G	(+)	(-)	(-)			(-)		
Carabidae	G	ns		ns					
Chrysomelidae	G	(+)	(+)	(-)					
Elateridae	G	(-)	(-)					(-)	(+)
Scarabaeidae	G	ns	(+)	(-)	(+)		(-)	(-)	
Silvanidae	G	ns	(+)	ns			ns		
Staphylinidae	G	ns	(+)	(-)	(+)	(+)			
Buprestidae	V	ns	ns		ns		ns		
Chrysomelidae	V	(+)	(-)	ns	(-)	(-)			
Curculionidae	V	(+)	(-)	(-)	ns				ns
Elateridae	V	(+)		ns	ns	(-)			
Phalacridae	V	ns	ns	ns					
Scarabaeidae	V	ns	(-)	ns		ns			

## FIGURES

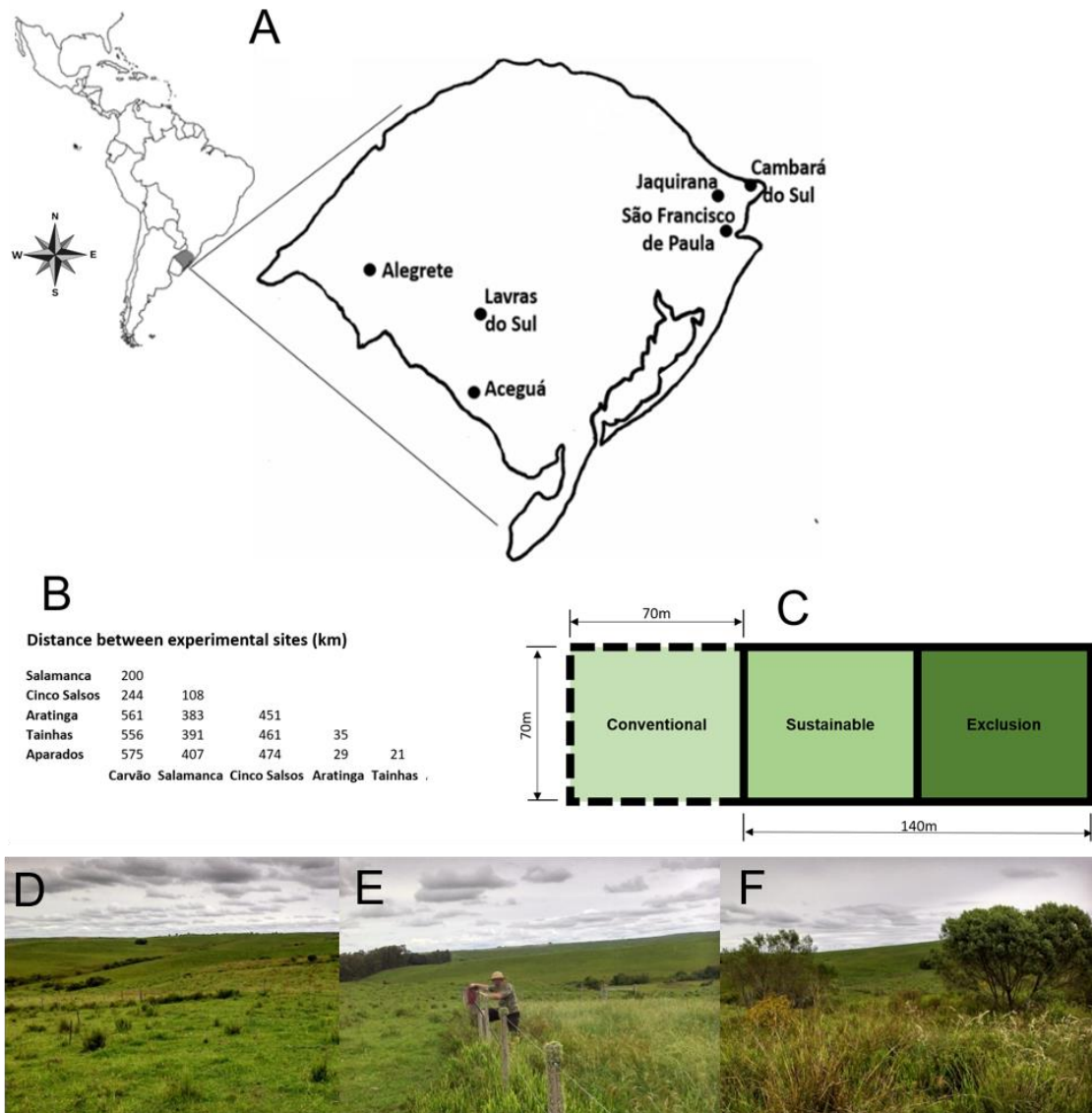


Figure 1: Study site. **A**: Geographic location of the cities where the experimental blocks were set, indicating the Pampa and Atlantic Forest biomes. **B**: Distances, in kilometers, between experimental blocks: Carvão Farm (Alegrete); Salamanca Farm (Lavras do Sul); Cinco Salsos Farm (Aceguá); Aratinga Ecological Station (São Francisco de Paula); Aparados da Serra National Park (Cambará do Sul); Tainhas River State Park (Jaquirana). **C**: Experimental block design as installed in each farm, simulating livestock management techniques studied in this experiment (Conventional, Sustainable, Exclusion). **D-F**: photographic records of the paddocks at Salamanca Farm experimental block, in Lavras do Sul in 2014, illustrating the differences in vegetation structure at the end of this experiment (**D**: Conventional; **E**: Sustainable; **F**: Exclusion).



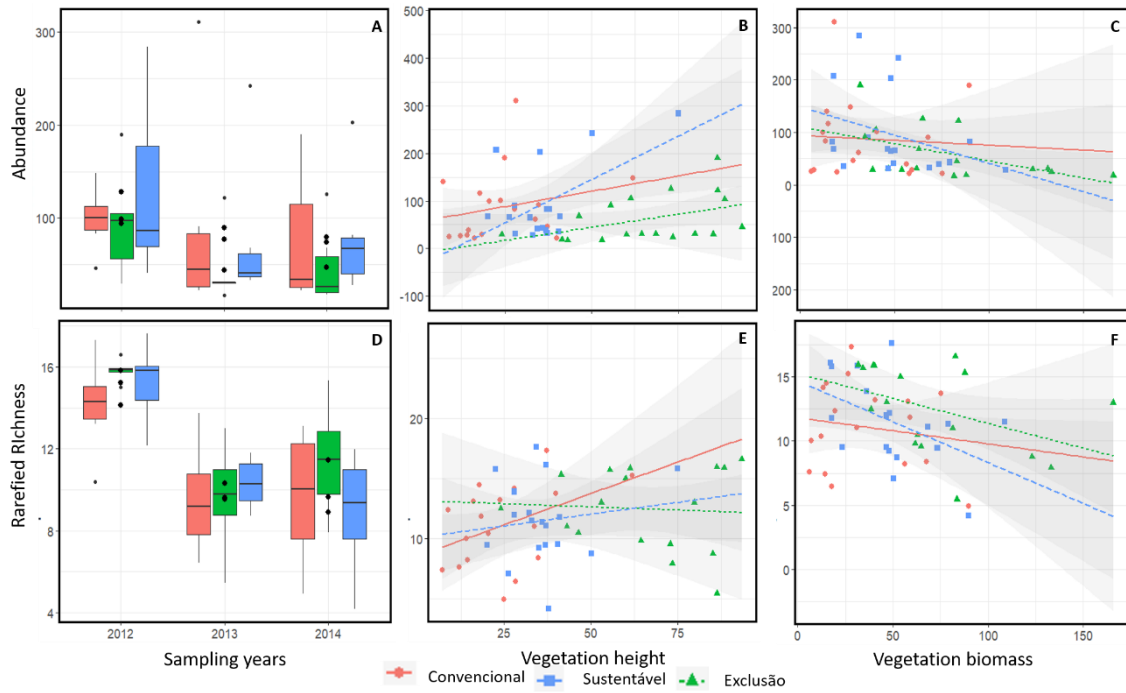


Figure 2: Ground-dwelling beetle diversity among livestock managements (Conventional, Sustainable, Exclusion) over three sampling years (2011-2014), and according to vegetation structure. **A-C**: Abundance. **D-F**: Rarefied richness. **B** and **E**: Vegetation height. **C** and **F**: Vegetation biomass.

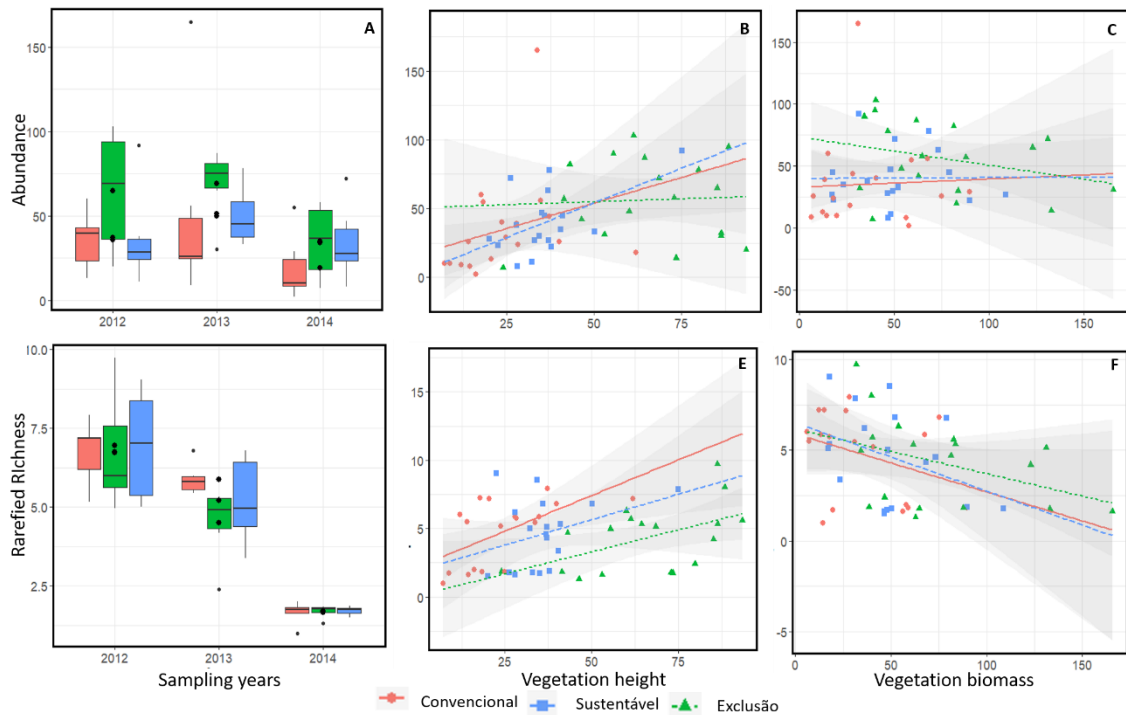


Figure 3: Vegetation-dwelling beetle diversity among livestock managements (Conventional, Sustainable, Exclusion) over three sampling years (2011-2014), and according to vegetation structure. **A-C**: Abundance. **D-F**: Rarefied richness. **B** and **E**: Vegetation height. **C** and **F**: Vegetation biomass.

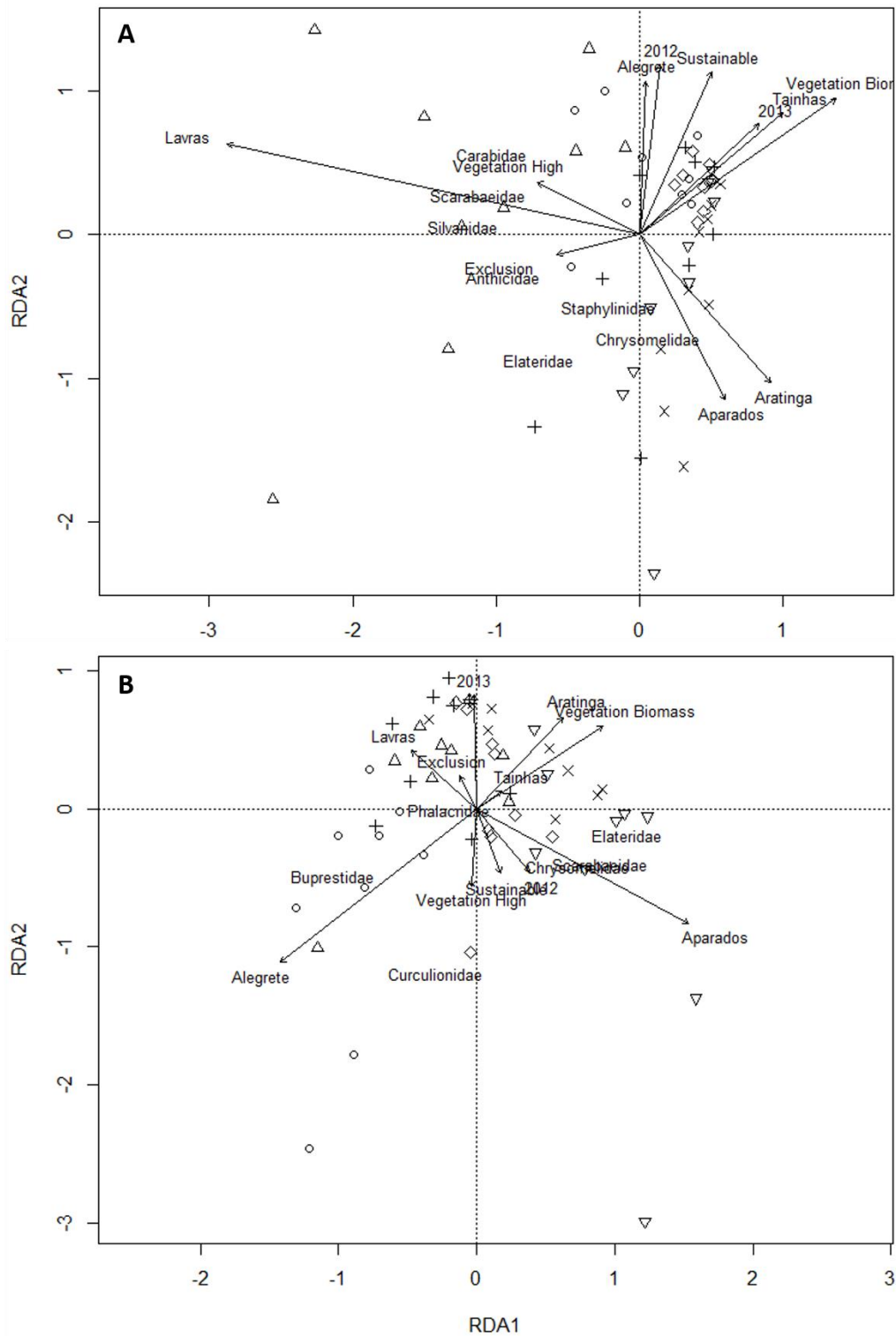


Figure 4: Beetle composition ordination (Redundancy Analyzes - RDA) according to their abundance in families, relative to management and vegetation structure. Sites:  $\Delta$  Carvão Farm;  $\diamond$  Salamanca Farm;  $\circ$  Cinco Salsos Farm;  $\times$  Aratinga E.S.;  $\nabla$  Tainhas R.S.P.;  $+$  Aparados da Serra N.P.

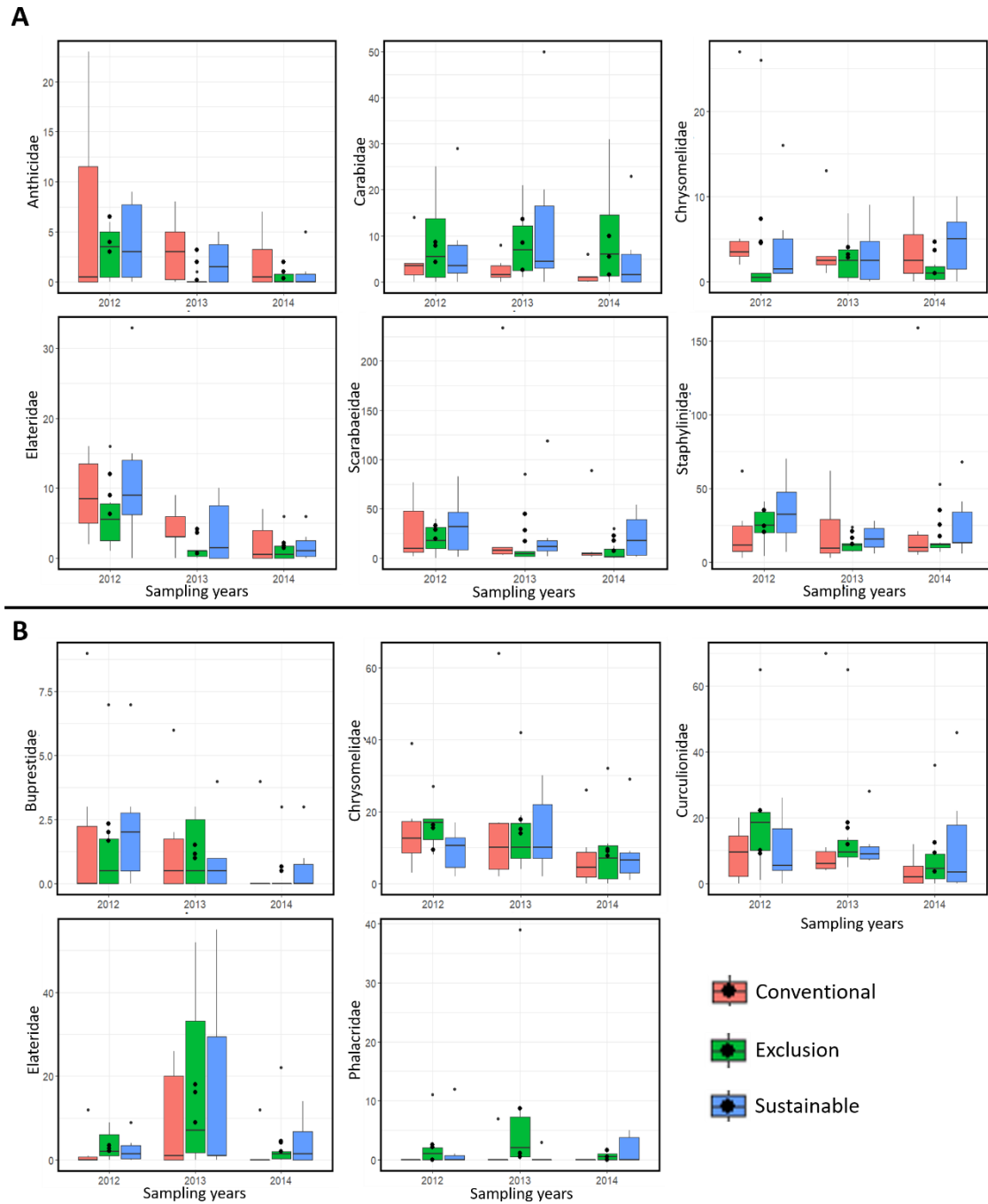


Figure 5: Abundance of beetle families according to livestock management technique in each environmental strata and sampling years. **A:** Ground-dwellers. **B:** Vegetation-dwellers.

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1: Localization, farm's name and elevation for the sea level to the study sites.

Town	Farm's name	Coordinates	Altitude (m)
Alegrete	Carvão	30°04'03.77"S 55°59'29.32"W	188
Lavras do Sul	Salamanca	30°42'03.38"S 53°58'20.68"W	332
Aceguá	Cinco Salsos	31°38'55.55"S 54°09'26.86"W	165
São Francisco de Paula	Aratinga E.S.	29°23'49.42"S 50°14'43.33"W	900
Jaquirana	Tainhas R.S.P.	29°05'46.31"S 50°21'58.28"W	811
Cambará do Sul	Aparados da Serra N.P.	29°08'26.10"S 50°09'21.90"W	927

Table S2: Number of individuals and number of morphospecies of beetle families captured in three years (2012-2014). Managements: **C**: Conventional; **S**: Sustainable; **E**: Exclusion.

Beetle family	2012						2013						2014					
	Individuals			Morphospecies			Individuals			Morphospecies			Individuals			Morphospecies		
	C	S	E	C	S	E	C	S	E	C	S	E	C	S	E	C	S	E
Buprestidae	12	14	10	3	5	4	9	7	7	3	4	3	4	6	3	2	4	1
Cerambycidae	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
Chrysomelidae	137	83	126	30	29	27	131	103	108	28	29	21	68	82	63	15	18	14
Curculionidae	77	80	145	16	16	18	115	75	112	22	19	15	27	78	59	13	11	10
Elateridae	67	88	59	11	9	9	79	119	112	8	6	5	25	36	36	5	7	3
Hydrophilidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
Mordellidae	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	1	0
Phalacridae	1	16	16	1	3	2	9	3	52	2	2	2	0	11	3	0	2	2
Anthicidae	39	25	18	4	6	5	19	12	1	4	3	1	12	7	3	4	3	3
Cantharidae	6	5	10	4	2	2	1	4	3	1	4	3	4	2	2	3	2	2
Carabidae	26	48	52	12	13	8	16	82	51	11	11	12	9	33	60	6	11	12
Coccinellidae	9	21	17	4	5	5	4	9	10	3	3	4	0	1	2	0	1	2
Dytiscidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Histeridae	21	4	7	4	3	3	12	6	0	2	2	0	4	2	1	2	1	1
Lampyridae	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	2	0	10	1	0	2	1
Meloidae	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melyridae	0	0	0	0	0	0	0	1	9	0	1	2	0	2	0	0	1	0
Staphylinidae	125	214	180	24	30	29	126	103	75	22	23	21	212	151	107	17	22	23
Ciidae	1	6	3	1	1	1	5	3	0	1	1	0	0	5	12	0	1	1
Clambidae	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Corylophidae	9	3	12	2	1	1	7	2	0	2	1	0	3	2	4	1	1	1
Eucinetidae	0	0	9	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
Latridiidae	7	14	23	1	1	2	6	6	5	2	1	2	1	7	6	1	2	2
Leiodidae	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Limnichidae	2	1	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Monotomidae	5	15	9	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	1	1
Nitidulidae	42	75	23	4	5	5	0	0	0	0	0	0	39	59	31	2	1	1
Ptilidae	0	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0
Ptinidae	2	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Ptilodactylidae	0	3	9	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
Scarabaeidae	201	211	162	19	21	16	281	182	109	15	18	10	135	149	62	12	8	5
Silvanidae	6	47	33	1	1	1	13	29	1	1	1	1	4	22	3	1	1	1
Tenebrionidae	7	13	18	5	4	4	10	10	15	3	3	5	8	7	29	1	5	4

Table S3: Statistical probability of parameters selected for each studied model. Gaps indicates that this parameter not were included in the model. **ns**: not significant. **\***: Beetle families that were adjusted to eliminate exceeding zeroes (1+n). **M**: Management. **Y**: Year. **H**: Vegetation Height. **HV**: Variance of vegetation height. **B**: Vegetation biomass. **BV**: Variance of vegetation biomass. **M – Y**: Interaction between management and years of the experiment. **M – H**: Interaction between management and vegetation height. **M – B**: Interaction between management and vegetation biomass. **Y – H**: Interaction between years of the experiment and vegetation height. **Y – B**: Interaction between years of the experiment and vegetation biomass. **H – HV**: Interaction between vegetation height and its variance. **B – BV**: Interaction between vegetation biomass and its variance. **B – HV**: Interaction between vegetation biomass and variance of vegetation height.

Beetles	Strata	R <sup>2</sup>	M	Y	H	HV	B	BV	M - Y	M - H	M - B	H - B	Y - H	Y - B	H - HV	B - BV	B - HV	M - S
Abundance	G	0.905	> 0.001	> 0.001	> 0.001	0.006	> 0.001	> 0.001	> 0.001			ns		> 0.001		0.01		> 0.001
Rarefied richness	G	0.794	ns	> 0.001	ns		ns	ns										0.046
Anthicidae*	G	0.873	> 0.001	> 0.001	> 0.001	ns	> 0.001		> 0.001						ns		ns	> 0.001
Carabidae	G	0.958	> 0.001	0.012	> 0.001		> 0.001		> 0.001		ns			> 0.001				> 0.001
Chrysomelidae	G	0.901	0.004	> 0.001	ns	ns	ns			> 0.001				> 0.001				> 0.001
Elateridae	G	0.854	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001		ns	0.003	ns		ns	ns		> 0.001	0.002	> 0.001
Scarabaeidae	G	0.961	> 0.001	> 0.001	> 0.001	ns	> 0.001	ns	> 0.001	> 0.001	> 0.001		> 0.001	> 0.001	ns	> 0.001		> 0.001
Silvanidae*	G	0.948	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001			0.047					> 0.001			> 0.001
Staphylinidae	G	0.911	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001	0.024	> 0.001		> 0.001	> 0.001	> 0.001	0.016				> 0.001
Abundance	V	0.843	> 0.001	> 0.001	0.031		0.045		> 0.001	> 0.001	0.007	> 0.001		> 0.001				> 0.001
Rarefied richness	V	0.937	ns	> 0.001	ns		ns		ns									0.004
Buprestidae*	V	0.825	ns	0.021	ns	> 0.001		0.002		ns					ns			ns
Chrysomelidae	V	0.888	0.017	> 0.001	ns	> 0.001	0.043	> 0.001	> 0.001		0.015	ns	> 0.001	> 0.001				> 0.001
Curculionidae	V	0.882	> 0.001	> 0.001	ns	ns	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001	0.042						0.024	> 0.001
Elateridae*	V	0.954	> 0.001	> 0.001	> 0.001		> 0.001	> 0.001			> 0.001	ns		0.009				> 0.001
Phalacridae*	V	0.908	> 0.001	> 0.001	> 0.001	0.018	> 0.001		> 0.001	0.005								> 0.001
Scarabaeidae*	V	0.931	0.032	0.003	> 0.001	> 0.001	> 0.001		> 0.001			0.003	> 0.001					> 0.001

Table S4: Relationships of beetle communities and single explanatory variables employed in each model. Gaps indicates that this parameter not were included in the model. \*: Beetle families that were adjusted to eliminate exceeding zeroes (1+n). **r**: Relationships estimated to the model. **p**: Statistical probability to the parameters in the model. **ns**: not significant.. **Veg Height**: Vegetation Height. **Var of Heght**: Variance of vegetation height.. **Veg Biom**: Vegetation biomass. **Var of Biom**: Variance of vegetation biomass.

Beetles	Strata	Conventional		Sustainable		Exclusion		2013		2014		Veg Height		Var of Height		Veg Biomass		Var of Biomass	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Abundance	G	3.724	> 0.001	0.996	> 0.001	1.004	> 0.001	-0.991	> 0.001	-1.376	> 0.001	-0.014	> 0.001	1.169	> 0.001	-0.041	> 0.001	2.133	> 0.001
Rarefied richness	G	10.38	> 0.001	-	ns	-	ns	-5.294	> 0.001	-6.726	> 0.001	-	ns	-	ns	-	ns	5.622	0.018
Anthicidae*	G	1.897	0.033	2.972	> 0.001	-	ns	-	ns	-1.072	0.023	0.04	0.011	-	ns	-0.046	0.017	-	-
Carabidae	G	-	ns	1.756	0.006	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	-
Chrysomelidae	G	-	ns	1.269	0.04	-2.741	0.016	-2.198	> 0.001	-1.027	0.029	0.049	> 0.001	2.948	0.028	-0.08	> 0.001	-	-
Elateridae	G	8.63	> 0.001	3.294	0.005	-7.291	0.016	-	ns	-4.221	0.004	-0.067	0.03	-12.075	0.003	-	ns	-	-
Scarabaeidae	G	5.247	> 0.001	1.538	> 0.001	4.148	0.004	-5.837	> 0.001	-4.952	> 0.001	-	ns	1.487	0.044	-0.077	> 0.001	3.117	> 0.001
Silvanidae*	G	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	3.901	0.04	-	ns	-	-
Staphylinidae	G	-	ns	2.22	> 0.001	2.514	> 0.001	-	ns	-0.816	0.025	-	ns	2.881	> 0.001	-0.052	> 0.001	1.605	0.001
Abundance	V	1.848	> 0.001	-	ns	1.323	0.004	-	ns	-	ns	0.043	> 0.001	-	ns	-0.033	> 0.001	-	-
Rarefied richness	V	7.022	> 0.001	-	ns	-	ns	-1.245	0.02	-6.05	> 0.001	-	ns	-	ns	0.027	0.01	-	-
Buprestidae*	V	-	ns	-	ns	2.23	0.043	-	ns	-0.825	0.041	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
Chrysomelidae	V	3.634	> 0.001	-	ns	-2.672	0.001	-1.049	0.026	-	ns	0.049	> 0.001	-1.616	0.044	-	ns	-3.72	> 0.001
Curculionidae	V	-	ns	-	ns	2.488	0.004	1.391	> 0.001	1.367	0.013	0.049	0.002	-3.428	0.004	-0.079	> 0.001	-	ns
Elateridae*	V	-1.671	0.023	-	ns	-2.203	0.042	-	ns	-	ns	0.073	> 0.001	-	ns	-	ns	-	ns
Phalacridae*	V	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
Scarabaeidae*	V	2.361	0.03	-	ns	-	ns	-2.303	0.008	-	ns	-	ns	-3.848	0.005	-	ns	-	-

Table S5: Relationships of beetle communities and interaction of explanatory variables without considering elapsed time in experiment employed in each model. Gaps indicates that this parameter not were included in the model. \*: Beetle families that were adjusted to eliminate exceeding zeroes (1+n). **r**: Relationships estimated to the model. **p**: Statistical probability to the parameters. **ns**: not significant. **Excl**: Exclusion. **Sust**: Sustainable. **Height**: Vegetation Height. **Var H**: Variance of vegetation height.. **Biom**: Vegetation biomass. **Var B**: Variance of vegetation biomass.

Beetles	Strata	Excl - Height		Sust - Height		Excl - Biom		Sust - Biom		Height - Biom		Height - Var H		Biom - Var B		Biom - Var H	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Abundance	G									0.001	> 0.001			-0.033	> 0.001		
Rarefied richness	G																
Anthicidae*	G	-0.034	0.049	-0.049	0.022							-0.112	0.008				
Carabidae	G					-	ns	-	ns								
Chrysomelidae	G	0.048	0.013	-	ns												
Elateridae	G	0.144	> 0.001	-	ns	-	ns	-0.085	0.003					-0.072	0.041	0.211	0.009
Scarabaeidae	G	-	ns	-0.057	0.003	0.033	0.042	-	ns			-0.163	> 0.001	-0.069	> 0.001		
Silvanidae*	G	-	ns	-	ns							-	ns				
Staphylinidae	G					-0.029	0.023	-	ns	0.001	> 0.001						
Abundance	V	-0.018	0.033	-	ns	0.032	> 0.001	-	> 0.001	-	> 0.001						
Rarefied richness	V																
Buprestidae*	V	-	ns	-	ns							-	ns				
Chrysomelidae	V					0.117	> 0.001	0.053	> 0.001	-0.001	> 0.001						
Curculionidae	V	-0.044	0.01	-	ns	0.046	> 0.001	-	ns							-	ns
Elateridae*	V					0.051	0.001	-	ns	-0.001	0.008						
Phalacridae*	V	-	ns	-	ns												
Scarabaeidae*	V									-	ns						

Table S6: Relationships of beetle communities and interaction of explanatory variables employed and the time elapsed in experiment. Gaps indicates that this parameter not were included in the model. \*: Beetle families that were adjusted to eliminate exceeding zeroes (1+n). **r**: Relationships estimated to the model. **p**: Statistical probability to the parameters. **ns**: not significant. **Excl**: Exclusion. **Sust**: Sustainable. **Height**: Vegetation Height. **Var H**: Variance of vegetation height.. **Biom**: Vegetation biomass. **Var B**: Variance of vegetation biomass.

Beetles	Strata	Excl - 2013		Sust - 2013		Excl - 2014		Sust - 2014		2013 - Height		2014 - Height		2013 - Biom		2014 - Biom	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Abundance	G	-1.557	> 0.001	-0.385	> 0.001	-1.47	> 0.001	-0.722	> 0.001					0.023	> 0.001	0.038	> 0.001
Rarefied richness	G																
Anthicidae*	G																
Carabidae	G	-1.143	0.021	0.993	0.023	1.603	0.006	1.761	0.002					-	ns	-	ns
Chrysomelidae	G													0.066	> 0.001	0.061	> 0.001
Elateridae	G	-	ns	1.972	0.007	11.339	> 0.001	6.217	> 0.001	-0.078	0.012	-0.198	0.008	-	ns	0.083	0.025
Scarabaeidae	G	-9.162	> 0.001	-2.144	> 0.001	-4.952	> 0.001	-	ns	0.173	> 0.001	0.09	> 0.001	0.058	> 0.001	0.091	> 0.001
Silvanidae*	G																
Staphylinidae	G	-	ns	-	ns	-2.457	> 0.001	-1.508	> 0.001	0.045	> 0.001	-	ns	0.024	> 0.001	0.024	> 0.001
Abundance	V	-1.08	> 0.001	-	ns	-1.109	0.001	-	ns					0.021	> 0.001	0.012	0.003
Rarefied richness	V	-2.114	0.008	-	ns	-	ns	-	ns								
Buprestidae*	V																
Chrysomelidae	V	-4.585	> 0.001	-1.062	0.012	-5.091	> 0.001	-	ns	0.052	> 0.001	0.119	> 0.001	-	ns	-0.038	> 0.001
Curculionidae	V	-1.122	> 0.001	-	ns	-1.167	0.047	-	ns								
Elateridae*	V													-	ns	-	ns
Phalacridae*	V	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns								
Scarabaeidae*	V	-2.367	0.005	-	ns	-	ns	-	ns	0.067	0.005						



## Capítulo II

**Responses of beetle trophic groups to livestock management techniques in natural grasslands in Southern Brazil.**

Gustavo Viegas, Luciana Regina Podgaiski & Milton de Souza Mendonça, Jr.

Manuscrito será submetido à revista *Journal of Applied Ecology*.

## **Responses of beetle trophic groups to livestock management techniques in natural grasslands in Southern Brazil.**

Gustavo Viegas, Luciana Regina Podgaiski & Milton de Souza Mendonça, Jr.

### **RESUMO**

O manejo de grandes herbívoros tem sido aplicado para preservar a paisagem original de campos, onde teoricamente o gado preenche as funções ecológicas de herbívoros nativos extintos. Além disso, o manejo de gado hoje é uma das principais atividades econômicas. Devido à forte relação entre a vegetação e a diversidade de artrópodes, estes animais estão ligados a várias funções ecossistêmicas. Os besouros são sensíveis às variações ambientais, e devem refletir os efeitos da intensidade de pastejo. Nosso objetivo foi verificar se a diversidade dos grupos tróficos principais de besouros refletem mudanças na estrutura da vegetação geradas por diferentes pressões de pastejo. Realizamos amostragens anuais de 2012 a 2014, em sítios experimentais em propriedades rurais com manejo extensivo de gado. Em cada sítio, estabelecemos três piquetes simulando tipos de manejo (Convencional; Sustentável; Exclusão). Amostramos a fauna de besouros sobre o solo e sobre a vegetação. Os besouros foram classificados em grupos tróficos conforme o hábito alimentar predominante da família. Capturamos 6.762 besouros; 8 famílias foram classificadas como besouros herbívoros, 10 como predadores, e 15 como detritívoros. Os besouros no solo apresentaram diferenças na proporção de seus grupos tróficos, com diferenças para a biomassa da vegetação, através das amostragens anuais e também entre os blocos experimentais. Já a composição dos besouros na vegetação apresentou diferenças para a variância da biomassa da vegetação. Os besouros no solo preferem as condições ambientais encontradas no Convencional e Sustentável, com preferência pelo segundo. Os residentes da vegetação parecem selecionar preferencialmente habitats com as condições ambientais encontradas na Exclusão e de forma intermediária no Sustentável. O manejo sustentável é capaz de conservar grande parte das espécies de besouros. Contudo, manejar campos naturais exclusivamente com uma técnica não permite conservar igualmente os grupos tróficos de besouros campestres. Assim, nossos resultados indicam a necessidade de alguma atenção por parte dos manejadores quanto às técnicas empregadas em criações extensivas de gado.

**Keywords:** habitat selection; beetle trophic groups; natural grassland; livestock management

### **INTRODUÇÃO**

Os campos naturais são considerados um dos tipos de habitats mais ricos entre os ecossistemas terrestres (Wilson et al. 2012). Porém, também são os mais alterados, e historicamente tiveram suas biotas substituídas por espécies comerciais (Morris 2000). Seu desaparecimento, além do impacto sobre a fauna e flora, também pode levar a um declínio na prestação de serviços ecossistêmicos que oferecem, como das funções benéficas para a qualidade da água subterrânea ou sequestro de gases de efeito estufa (Bretagnolle et al. 2011). O manejo de grandes herbívoros tem sido aplicado para

preservar a paisagem original de campos em muitos lugares (Ostermann 1998), onde teoricamente o gado preenche as funções ecológicas de herbívoros nativos extintos (Bakker et al. 2004). A dinâmica natural desses ecossistemas em geral é associada a distúrbios em níveis baixos a moderados, especialmente o pastejo (Milchunas et al. 1988), que estabiliza sua dinâmica impedindo o estabelecimento de vegetação arbustiva, o que em alguns casos subsequentemente pode levar a formações florestais (Sluiter & de Jong 2007; Verburg et al. 2009). Por outro lado, a sobrelotação do gado tende a exercer impactos na estrutura da vegetação (Hirst et al. 2003; Reid & Hochuli 2007) e fauna associada (e.g. Bullock et al. 2011; van Klink et al. 2014). Além disso, o manejo de gado hoje é uma das principais atividades econômicas (FAO 2002). Assim, encontrar um equilíbrio entre produção forrageira e a conservação da biodiversidade é o grande desafio para o desenvolvimento de sistemas sustentáveis de pastejo (WallisDeVries et al. 2007). Manejar o gado em campos naturais com sistema rotativo e ajuste da carga do gado tende a refletir positivamente na manutenção da biodiversidade e serviços ecossistêmicos (Morris 2000; van Klink et al. 2014; Fedrigo et al. 2017), como por exemplo maior sequestro de carbono em plantas e no solo comparado aos campos com alta pressão de pastejo (Smith et al. 2014), e assim pode ser uma alternativa aos sistemas de manejo contínuos do gado.

Devido à diversidade de artrópodes, estes animais estão ligados a várias funções ecossistêmicas, e uma redução em sua biodiversidade deve resultar em redução das funções ecológicas ou danos nos processos ecossistêmicos (Wolters 2001). Um incremento na estrutura da vegetação cria microambientes heterogêneos e estratificados, suportando comunidades mais complexas (Morris 2000; Borges & Brown 2001). Isso tende a provocar um incremento na diversidade de predadores, pois oferecem maior e mais variada fonte de presas, refúgio e microclima favorável (Langellotto & Denno 2004; Attwood et al. 2008). Da mesma forma, plantas maiores abrigam entomofauna herbívora mais rica do que plantas menores (Tscharntke 1997). Por outro lado, invertebrados em geral tendem a reduzir sua diversidade com o aumento da pressão pastoril (e.g. Kruess & Tscharntke 2002; Knop et al. 2005). A simplificação da estrutura da vegetação reduz a disponibilidade de recursos, especialmente para herbívoros (Denno 1994), bem como fornecem menos proteção contra predadores (Reid & Hochuli 2007). Além disso, como as principais fontes alimentares de decompositores secundários nos campos naturais são húmus vegetal ou a comunidade microbiana

associada, seguido de fezes de grandes mamíferos e outros (Crotty et al. 2014), deve haver uma redução na diversidade desse grupo refletida especialmente em sua riqueza de espécies.

Entre os insetos, os besouros (Coleoptera) são bastante sensíveis às variações ambientais (Lawton 1997; Viegas et al., 2014) e mudanças no uso da terra (Rainio & Niemelä 2003), de forma que devem refletir os efeitos da intensidade de pastejo (Batáry et al. 2007). Esses animais representam um dos grupos mais biodiversos, presentes em quase todos os ecossistemas terrestres, realizando diversos papéis funcionais, especialmente relacionados aos grupos tróficos a que pertencem, como por exemplo predação de pragas agrícolas (Rainio & Niemelä 2003; Gardiner et al. 2009) e larvas de moscas (Muona & Rutanen 1994), dispersão de sementes, remoção de esterco e carniça da superfície do solo, e aeração e bioturbação do solo (veja Nichols et al. 2008 para uma revisão). A atribuição dos hábitos alimentares de besouros é geralmente feita com base nos hábitos predominante da família ou subfamília a que pertencem (e.g. Hunt et al. 2007; Barton et al. 2011). Esta abordagem permite generalizações e comparações rápidas de estrutura da comunidade, como entre áreas distantes (Fountain-Jones et al. 2015), de forma que espécies distintas que exploram recursos semelhantes realizam os mesmos processos ecossistêmicos em áreas distintas.

Nosso objetivo foi verificar se a diversidade dos grupos tróficos principais de besouros selecionam seus habitats a partir das diferenças ambientais conforme a pressão de pastejo do gado em campos naturais nos Campos Sulinos, sul do Brasil. As mudanças na estrutura da vegetação geradas pelo gado devem levar a diferenças na composição de besouros conforme a técnica de manejo nos três grupos tróficos considerados. Para herbívoros, vegetação de maior estrutura deve representar maior e mais variada fonte de recursos, e assim haveria mais abundância e riqueza com menor pressão pastoril. De forma similar, os predadores devem apresentar um incremento em ambientes com menor pressão pastoril, que teoricamente fornecem mais esconderijos e sustentam maior disponibilidade de invertebrados como presas. Mas para decompositores secundários, a diminuição do pastejo deve levar a um maior acúmulo de liteira no solo, ao passo que deve também haver uma redução na disponibilidade de excretas. Como consequência ocorre uma redução na qualidade do recurso, o que deve limitar a fauna àqueles mais generalistas e também aos mais especializados no recurso vegetal, com efeito percebido especialmente na redução da riqueza deste grupo. Por fim,

essas diferenças devem ser mais nítidas a medida que decorre o tempo desde a implantação das técnicas de manejo do gado.

## **MÉTODOS**

### **Área de estudo**

O presente experimento de campo faz parte do projeto Rede de Sítios de Pesquisa Ecológica de Longa Duração nos Campos dos Biomas Pampa e Mata Atlântica (PELD Campos Sulinos). Os Campos Sulinos são áreas campestres naturais no Sul do Neotrópico, especialmente no Sul do Brasil e áreas adjacentes no Uruguai e Argentina (Dümig et al. 2008; Behling et al. 2009), que eram habitados por grandes herbívoros hoje extintos (MacFadden 2005). Foram estabelecidos em 2010, seis blocos experimentais distribuídos em escala regional, em fazendas de criação extensiva de gado no Sul do Brasil. Em nosso experimento, realizamos amostragens anuais entre 2012 a 2014, entre o final da primavera e o início do verão. O bloco experimental em cada sítio era constituído de três piquetes de aproximadamente meio hectare (70m X 70m), e simulando um tipo de manejo de gado. O manejo Convencional tem o pastejo contínuo do gado e representa o tradicionalmente empregado na região. O manejo rotativo com ajuste de carga do gado, que aqui chamamos de ‘Sustentável’, considerou um período de repouso para o restabelecimento da vegetação, e com pastejo periódico supervisionado para manter em torno de 30% da vegetação passados quatro dias. Por fim, os piquetes com Exclusão do pastejo do gado não tiveram mais a presença do gado desde o estabelecimento do bloco experimental. Por fim, utilizamos a estrutura da vegetação para representar as diferenças entre os ambientes com diferentes pressões de pastejo. Os parâmetros da vegetação utilizados foram as médias e variâncias para a altura e biomassa obtidos em cada piquete. Para detalhes sobre as áreas, as técnicas de manejo e obtenção da estrutura da vegetação, veja Viegas, Podgaiski & Mendonça (CAP. I).

### **Amostragem de besouros**

Obtivemos amostragens da fauna de besouros residentes do solo e da vegetação. Os besouros residentes do solo foram capturados com armadilhas de queda (oito por piquete) que ficavam ativas por sete dias consecutivos. Os besouros residentes na vegetação, por sua vez, eram capturados em dois eventos em cada ano de amostragem, com um intervalo de sete dias entre cada evento. Esses besouros foram capturados com

rede entomológica de varredura e esforço amostral de quatro transecções com trinta golpes acompanhando um caminhar a passos largos (para detalhes sobre as técnicas de captura dos besouros, veja Viegas, Podgaiski & Mendonça, CAP. I).

### **Grupos tróficos principais**

Todos os besouros adultos capturados foram identificados em suas famílias e classificados em morfoespécies, e então agrupados conforme o hábito alimentar predominante de sua família em herbívoros, predadores e decompositores secundários (detritívoros). Para esta classificação, utilizando guia de hábitos alimentares para a fauna local de besouros (Marinoni et al. 2001). Como a maioria dos besouros conserva os hábitos alimentares de sua fase larval (Marinoni et al. 2001), consideramos os hábitos descritos para larvas, exceto quando há descrição diferenciada para adultos.

### **Análise dos dados**

Nós analisamos separadamente os besouros capturados no solo e na vegetação, e considerando as técnicas de manejo em cada sítio como um bloco. Nós analisamos as diferenças nas comunidades de besouros comparando entre as técnicas de manejo simuladas nesse experimento (Convencional, Sustentável, Exclusão), e considerando a estrutura da vegetação como um representante das mudanças ambientais entre os piquetes com diferentes manejos ao longo do tempo desde o início do experimento (dois, três e quatro anos). Para isso, nós usamos as médias e variâncias da altura e da biomassa da vegetação.

Nós analisamos a composição através da proporção da ocorrência dos grupos tróficos de besouros em cada piquete, comparando entre as técnicas de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão), a estrutura da vegetação (altura e biomassa para os residentes do solo, e também suas variâncias para os residentes da vegetação) ao longo dos três anos de amostragens. As diferenças na composição foram analisadas através do teste MANOVA, com 9.999 permutações matriciais para validar a significância do modelo. As relações de similaridade na composição dos grupos tróficos de besouros foram ilustradas utilizando Análise de Redundância (RDA).

Por fim, as diferenças na abundância e riqueza de morfoespécies dos grupos tróficos de besouros em cada estrato do ambiente foram analisadas usando Modelos Lineares Generalizados (GLM). Os modelos foram individualmente ajustados em

relação às simulações de manejos e estrutura da vegetação ao longo do experimento, bem como considerando interações entre variáveis preditivas com sentido ecológico. Utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC) para selecionar os modelos que melhor refletem a seleção do habitat pelos grupos tróficos de besouros campestres. Todas as análises foram conduzidas utilizando o programa estatístico “R”, versão 3.5.1 (R Development Core Team 2018), e para as análises de composição nós usamos o pacote “vegan” versão 2.5-2 (Oksanen et al. 2018).

## **RESULTADOS**

A Tabela 1 mostra o total de besouros em seus grupos tróficos (herbívoros; predadores; decompositores secundários), conforme o estrato de vida (solo; vegetação) para cada técnica de manejo e amostragem anual. Capturamos 6.762 besouros nos três anos deste experimento, distribuídos em 33 famílias e 409 morfoespécies (Tabela S1). 8 famílias foram classificadas como herbívoros, 10 como predadores, e 15 como decompositores secundários. Entre os herbívoros, as famílias mais representativas foram Chrysomelidae, Curculionidae e Elateridae, entre os predadores, foram Staphylinidae, Carabidae e Anthicidae, e entre os decompositores secundários, foram Scarabaeidae, Nitidulidae e Silvanidae.

### **Composição nos grupos tróficos**

Os besouros no solo apresentaram diferenças na proporção de seus grupos tróficos, com diferenças significativas pelo teste MANOVA para a biomassa da vegetação ( $R^2=0.214$ ;  $p>0.001$ ), através das amostragens anuais ( $R^2=0.052$ ;  $p=0.032$ ) e também entre os blocos experimentais ( $R^2=0.431$ ;  $p>0.001$ ). O modelo da RDA mostrou-se significativo para as diferenças nos grupos tróficos dos besouros do solo ( $F=5.895$ ;  $p=0.001$ ). Aparentemente, os predadores foram relacionados a uma vegetação com maior biomassa ao final do experimento, enquanto os herbívoros e os detritívoros parecem se beneficiar principalmente de ambiente com maior diversidade estrutural (Figura 1A).

Já a composição dos grupos tróficos de besouros na vegetação apresentou diferenças significativas através do teste MANOVA apenas para a variância da biomassa da vegetação ( $R^2=0.068$ ;  $p=0.016$ ) e para os blocos experimentais ( $R^2=0.431$ ;  $p=0.016$ ). O modelo da RDA mostrou-se significativo para as diferenças nos grupos tróficos dos besouros da vegetação ( $F=1.955$ ;  $p=0.013$ ). Os predadores na vegetação

parecem estar relacionados principalmente com o aumento da variância da biomassa na Exclusão ao final do experimento, ao passo que os herbívoros demonstram uma relação um pouco mais distantes a esses mesmos parâmetros no terceiro ano, e os detritívoros se mostraram mais relacionados ao Sustentável (Figura 1B).

### **Seleção de hábitat pelos grupos tróficos de besouros**

As diferenças entre as simulações de manejo ao longo do experimento para a abundância e riqueza de cada grupo trófico considerado nesse estudo, estão ilustradas nas Figuras 2 para os besouros no solo, e 4 para os besouros na vegetação. Já as Figuras 3 (para besouros no solo) e 5 (para besouros na vegetação) apresentam suas principais relações com a estrutura da vegetação. Veja também as Tabelas S2, S3, S4 e S5 nos materiais suplementares, para os modelos selecionados e suas significâncias estatística.

No geral, a seleção de hábitat por besouros do solo pode ser observada de forma similar para a abundância e para a riqueza, mas de forma mais conspícua para a primeira. Os besouros no solo aparentemente preferem as condições ambientais encontradas no Convencional e Sustentável, com preferência pelo segundo conforme demonstra sua relação positiva com a estrutura da vegetação (embora as respostas para as variâncias da altura e da biomassa da vegetação difiram entre os grupos – Tabela S2). Os herbívoros diferiram significativamente no Convencional e no Sustentável ao longo das amostragens anuais, mas aumentaram com o aumento da vegetação. Os predadores responderam com diferenças entre as três técnicas de manejo, conforme a estrutura da vegetação, com as amostragens no último ano diferindo das demais, e com interação da biomassa da vegetação tanto com a Exclusão como com o Sustentável. E os detritívoros apresentaram diferenças para a abundância entre os manejos, a estrutura da vegetação, ao longo do experimento, enquanto sua riqueza diferiu apenas no Convencional e ao longo do experimento.

Da mesma forma que para os besouros no solo, os besouros na vegetação responderam melhor com sua abundância do que com a riqueza. Mas inverso aos primeiros, os residentes da vegetação parecem selecionar preferencialmente hábitats com as condições ambientais encontradas na Exclusão e de forma intermediária no Sustentável, enquanto o Convencional tem a menor representatividade nas capturas. Os herbívoros diferiram no Convencional para os demais, conforme a estrutura da vegetação e também ao longo do experimento. Os predadores responderam apenas a



estrutura da vegetação e com diferenças especialmente ao final do experimento (principalmente com sua abundância), selecionando hábitat com maior vegetação e menor variações na cobertura. Por fim, os detritívoros diferem entre o Convencional e a Exclusão, selecionando hábitats com maior biomassa da vegetação e maiores variações em sua altura.

## **DISCUSSÃO**

Os besouros em campos com manejo de gado nos Campos Sulinos, parecem selecionar o habitat conforme a pressão de pastejo exercida. Essa seleção fica principalmente evidenciada ao observar sua relação com a estrutura da vegetação, especialmente para a composição. Mas a análise dos padrões de diversidade mostrou diferenças mais marcantes entre os ambientes com diferentes simulações de manejos. Contudo, cada grupo trófico entre os estratos do ambiente apresentou sua própria peculiaridade para a seleção do hábitat.

### **Composição nos grupos tróficos**

A composição dos besouros em seus grupos tróficos em ambos os estratos do ambiente, apresentou diferenças em relação a estrutura da vegetação (e também ao longo do tempo entre os residentes do solo), mas não diretamente conforme as técnicas de manejo. Os residentes do solo demonstraram relação com a biomassa da vegetação, enquanto os residentes da relva responderam à sua variância. A relação com a vegetação foi mais evidente entre os predadores nos dois estratos, demonstrando a sensibilidade desse grupo em determinar sua composição conforme a estrutura do ambiente, enquanto os outros grupos demonstraram relações mais flexíveis com a estrutura do ambiente, e maiores variações para a seleção de hábitat entre residentes do solo e da vegetação. Isso indica que a frequência do pastejo não é tão importante quanto a taxa de estocagem para a composição dos besouros em seus grupos tróficos (menor densidade de gado deve possibilitar o estabelecimento de vegetação mais farta).

Contudo, a classificação em grupos alimentares mais amplos pode obscurecer as nuances nas características funcionais entre as espécies, e essa abordagem pode não esclarecer totalmente a dinâmica da comunidade em algumas situações (Grimbacher & Stork 2007; Blaum et al. 2011). A escala de nossos blocos experimentais e as diferenças entre as taxas de estocagens entre os as fazendas em que os blocos foram instalados (além das grandes distâncias entre as fazendas) deve ter obscurecido as respostas da

composição de besouros conforme as técnicas de manejo. Além disso, o Sustentável e a Exclusão são manchas de hábitat diferenciado em uma paisagem com manejo predominante de pastejo contínuo do gado, e a fauna que é encontrada nesses piquetes representa muito mais aquela que prefere ambientes com maior estrutura da vegetação, do que uma fauna restrita a estas condições.

### **Seleção de hábitat pelos grupos tróficos de besouros**

Os besouros nos três grupos tróficos selecionaram seus ambientes, aparentemente respondendo as diferenças na estrutura da vegetação entre as técnicas de manejo consolidadas ao longo do tempo. Isso aponta para uma forte sensibilidade dos grupos tróficos de besouros nos Campos Sulinos, mesmo considerados em níveis tróficos mais amplos (como em nosso experimento) quanto as mudanças ambientais geradas pelas práticas de manejo. Já se detectou que o aumento da pressão de pastejo leva a uma redução na abundância de artrópodes da vegetação (Dennis et al. 2008; Littlewood et al. 2012), em especial herbívoros e predadores (Evans et al. 2015). Besouros herbívoros parecem se beneficiar mais de diversidade da paisagem do que os predadores (Vanbergen et al. 2010). Por outro lado, espécies com uma forte preferência por habitats abertos, especialmente entre os decompositores secundários, particularmente sofrem com o abandono do manejo tradicional de pastejo (Nilsson et al. 2008). Alguns estudos apontam que predadores do solo são pouco influenciados pela presença de grandes pastadores (e.g. Söderström et al. 2001; Batáry et al. 2007), enquanto outros estudos indicam uma relação positiva a frequência do pastejo (WallisDeVries et al. 2007; Garcia-Tejero et al. 2013). Nossos resultados apontam que os predadores no solo têm certa afinidade com ambientes pastejados pelo gado, mas são limitados por vegetação mais rala. Em contrapartida, invertebrados predadores residentes da vegetação tendem a aumentar em áreas com distúrbios baixos e moderados (Landis et al. 2000; Attwood et al. 2008). Assim, esses besouros devem aumentar com a diversidade da paisagem e o grau de conectividade entre manchas de hábitat (Gardiner et al. 2009).

Além disso, é interessante observar que há uma tendência invertida para a seleção do hábitat entre os residentes do solo e da vegetação. Enquanto os residentes do solo parecem ter uma relação negativa com as condições ambientais que se formam com a Exclusão do gado, os residentes da vegetação parecem ter uma relação positiva com essas mesmas condições. Mas um consenso entre os besouros nos dois estratos parece

ser encontrado em selecionar as condições de hábitat que se formam com o repouso periódico da vegetação e forrageio controlado, levando a uma diversidade geral de besouros maior nos piquetes que recebem esse manejo (Viegas, Podgaiski & Mendonça, CAP. I). Tem sido argumentado que a baixa pressão do gado contribui para a conservação da biodiversidade em diversos níveis tróficos (plantas, invertebrados, aves campestres, pequenos mamíferos e predadores de topo) a curto e longo prazo (Evans et al. 2015). Práticas de manejo como repouso da vegetação e/ou rotação do pastejo (como testado em nosso experimento), que promovem a heterogeneidade ambiental (Soussana 2009) e sustentam maior diversidade de plantas (Fedrigo et al. 2017) quando comparado com o manejo Convencional ou a Exclusão do gado, também sustentam assembleias de invertebrados mais diversas e funcionais (Landis et al. 2000; Benton et al. 2003; Reid & Hochuli 2007).

Apesar disso, manejar campos naturais exclusivamente com uma técnica, mesmo que ‘aparentemente sustentável’, não permite conservar igualmente os grupos tróficos principais de besouros campestres. Por exemplo, em nosso experimento, os grupos tróficos de besouros em ambos os estratos demonstraram peculiaridades próprias quanto as preferências nas variações da estrutura da vegetação. Entre os residentes do solo, tanto os predadores quanto os detritívoros tiveram relação positiva para as variâncias da altura e da biomassa da vegetação, demonstrando preferência por ambientes mais heterogêneos, enquanto os herbívoros não foram influenciados por esses parâmetros. Por outro lado, os herbívoros na vegetação tiveram relações negativas para as variâncias de altura e biomassa da vegetação, demonstrando preferência por vegetação homogênea em sua estrutura. Já os predadores tiveram relação negativa com a variância da altura e positiva para a variância da biomassa, sugerindo que diferenças nos atributos da vegetação influenciam positivamente esses besouros enquanto preferem vegetação mais homogênea em sua altura. E os detritívoros tiveram relação positiva extremamente forte para a variância da altura, apontando para uma preferência por ambientes extremamente variados. Viegas, Podgaiski & Mendonça (CAP. III) observaram detritívoros generalistas residentes do solo maiores e mais robustos onde o pastejo é contínuo. Buse et al. (2015) descobriram que as espécies de besouros necrófagos ameaçadas de extinção se beneficiam mais de pastagens de maior altura, enquanto o número geral de espécies aumentou acentuadamente com a continuidade do pastejo. Além disso,

besouros coprófagos respondem positivamente ao pastejo e são uma parte vital do ecossistema em lidar com esterco (Hanski & Cambefort 1991; Nichols et al. 2008).

### **Considerações finais**

O pastejo rotativo tem demonstrado ser bem-sucedido para a conservação de artrópodes (Farruggia et al. 2012), embora ainda necessite de pesquisas adicionais em muitos ecossistemas (van Klink et al. 2014). Ao nosso conhecimento, não há estudos, especialmente em escala regional, sobre os efeitos de diferentes técnicas de manejo de gado com grupos tróficos de besouros em campos naturais no sul dos Neotrópicos. Dessa forma, nossos resultados são inéditos, e indicam a necessidade de alguma atenção por parte dos manejadores quanto às técnicas empregadas em criações extensivas de gado. É provável que cada taxa de estocagem produza um padrão diferente de biodiversidade, um efeito que sustenta a promoção da heterogeneidade de manejo de habitats em campos naturais (Benton et al. 2003; Dumont et al. 2009). Assim, manejar o gado com diferentes técnicas mesclando o pastejo contínuo e sistemas rotativos com ajuste de carga, bem como mantendo alguns piquetes por alguns anos sem pastejo do gado, potencialmente contribuiria para a conservação, não só de besouros, mas de seus serviços ecossistêmicos e possivelmente de toda a fauna associada aos campos naturais (Viegas, Podgaiski & Mendonça - CAP. I).

### **REFERÊNCIAS**

- Attwood, S.J., Maron, M., House, A.P.N. & Zammit, C. (2008). Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 585–599.
- Bakker, E.S., Olf, H., Vandenberghe, C., De Maeyer, K., Smit, R., Gleichman, J.M. & Vera, F.W.M. (2004). Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 571–582.
- Barton, P.S., Gibb, H., Manning, A.D., Lindenmayer, D.B. & Cunningham, S.A. (2011). Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, **102**, 301-310.
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I. & Erdos, S. (2007). Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions*, **13**, 196–202. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2006.00309.x
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182–188.
- Behling, H., Jeske-Pieruschka, V., Schüler, L. & Pillar, V.D. (2009). Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 13-25. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- Blaum, N., Mosner, E., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2011). How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 2333–2345.
- Bretagnolle, V., Gauffre, B., Meiss, H. & Badenhausser, I. (2011). In: *Grassland productivity and ecosystem services*. (Eds. Lemaire, G., Hodgson, J., & Chabbi, A.). pp. 251-260. CAB Internacional.
- Borges, P.A.V. & Brown V.K. (2001). Phytophagous insects and web-building spiders in relation to pasture vegetation complexity. *Ecography*, **24**, 68–82.
- Bullock, J.M., Jefferson, R.G., Blackstock, T.H., Pakeman, R.J., Emmett, B.A., Pywell, R.J., Grime, J.P., Silvertown, J. (2011). *Semi-natural grasslands*. In: Technical Report: The UK National Ecosystem Assessment (Eds. Cambridge, UK, UNEP-WCMC), pp162-195.
- Buse, J., Šlachta, M., Sladeczek, F.X.J., Pung, M., Wagner, T. & Entling, M.H. (2015). Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biological Conservation*, **187**, 112–119. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.011>
- Crotty, F.V., Blackshaw, R.P., Adl, S.M., Inger, R. & Murray, F.J. (2014). Divergence of feeding channels within the soil food web determined by ecosystem type. *Ecology and Evolution*, **4** (1), 1–13.
- Dennis, P., Skartveit, J., McCracken, D.I., Pakeman, R.J., Beaton, K., Kunaver, A. & Evans, D.M. (2008). The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 279–287.
- Denno R.F. (1994). Influence of habitat structure on the abundance and diversity of planthoppers. In: *Planthoppers: Their Ecology and Management* (eds R. F. Denno & T. J. Perfect) pp. 140–59. Chapman & Hall, London, NewYork.
- Dümig, A., Schad, P., Rumpel, C., Dignac, M.-F. & Kögel-Knabner, I. (2008) Araucaria forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by <sup>14</sup>C and <sup>δ13</sup>C studies. *Geoderma*, **145**, 158-173.
- Dumont, B. Farruggia, A., Garel, J.-P., Bachelard, P., Boitier, E. & Frain, M. (2009). How does grazing intensity influence the diversity of plants and insects in a species-rich upland grassland on basalt soils? *Grass and Forage Science*, **64**, 92–105
- Evans, D.M., Villar, N., Littlewood, N.A., Pakeman, R.J., Evans, S.A., Dennis, P., Skartveit, J. & Redpath, S.M. (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. *Ecosphere*, **6**(3):42. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00316.1>
- FAO (Food and Agriculture Organization) (2002). World agriculture: towards 2015/2030: summary report. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Farruggia, A., Dumont, B., Scohier, A., Leroy, T., Pradel, P. & Garel, J.-P. (2012). An alternative rotational stocking management designed to favour butterflies in permanent grasslands. *Grass and Forage Science*, **67**, 136–149.
- Fedrigo, J.K., Ataide, P.F., Filho, J.A., Oliveira, L.V., Jaurena, M., Laca, E.A., Overbeck, G.E. & Nabinger, C. (2017). Temporary grazing exclusion promotes rapid recovery of species richness and productivity in a long-term overgrazed Campos grassland. *Restoration Ecology*. 1-9. doi: 10.1111/rec.12635
- Fountain-Jones, N.M., Baker, S.C. & Jordan, G.J. (2015). Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology*, **40**, 1-13.
- García-Tejero, S., Taboada, A., Tárrega, R. & Salgado, J.M. (2013). Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of north-west Spain. *Biological Conservation*, **161**, 58–66.

- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E. & Heimpel, G.E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, **19** (1), 143–154.
- Grimbacher, P.S. & Stork, N.E. (2007). Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology*, **32**, 77–85.
- Hammer, Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01).
- Hanski, I. & Cambefort, I. (1991). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, NJ. 520 p.
- Hirst, R.A., Pywell, R.F., Marrs, R.H. & Putwain, P.D. (2003). The resistance of a chalk grassland to disturbance. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 368–379.
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O.S., Wild, R., Hammond, P.M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gomez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L. & Vogler, A.P. (2007). A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, **318**, 1913–1916.
- Knop, E., Kleijn, D., Herzog, F. & Schmid, B. (2005). Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 120–127.
- Kruess, A. & Tschardt, T. (2002). Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, **106**, 293–302.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, **45**, 175–201.
- Langellotto, G.A. & Denno, R.F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a metaanalytical synthesis. *Oecologia*, **139**, 1–10.
- Lawton, J.H. (1997). The science and non-science of conservation biology. *Oikos*, **79**, 3-5.
- Littlewood, N. A., Pakeman, R. J. & Pozsgai, G. (2012). Grazing impacts on Auchenorrhyncha diversity and abundance on a Scottish upland estate. *Insect Conservation and Diversity* **5**, 67–74.
- MacFadden, B.J. (2005). Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research*, **64**, 113-124.
- Marinoni, R.C., Ganho, N.G. Monné, M.L. & Mermudes, J.R.M. (2001). *Hábitos Alimentares em Coleoptera (Insecta)*. Holos Ed. 60p.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1988). A generalized model of effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, **132** (1), 87-106.
- Morris, M.G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, **95**, 129–142.
- Muona, J. & Rutanen, I. (1994). The short-term impact of fire on the beetle fauna in boreal coniferous forest. *Annales Zoologici Fennici*, **31**, 109–121.
- Nichols, E.; Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S. & Favila, M.E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, **141**, 1461-1474.
- Nilsson, S.G., Franzen, M. & Jonsson, E. (2008). Long-term land-use changes and extinction of specialised butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, **1**, 197–207.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R, O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H.

- (2018). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ostermann, O.P. (1998). The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 968–973.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rainio, J. & Niemelä, J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 487–506.
- Reid, A.M. & Hochuli, D.F. (2007). Grassland invertebrate assemblages in managed landscapes: Effect of host plant and microhabitat architecture. *Austral Ecology*, **32**, 708–718.
- Sluiter, R. & de Jong, S.M. (2007). Spatial patterns of Mediterranean land abandonment and related land cover transitions. *Landscape Ecology*, **22**, 559–576.
- Smith, S.W., Vandenberghe, C., Hastings, A., Johnson, D., Pakeman, R., Wal, R. & Woodin, S.J. (2014). Optimizing carbon storage within a spatially heterogeneous upland grassland through sheep grazing management. *Ecosystems*, **17**, 418–429.
- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K. & Glimskar, A. (2001). Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1839–1863.
- Soussana, J.-F. (2009). Os desafios da ciência das pastagens européias são relevantes para os Campos Sulinos? In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 331-344. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Tscharntke, T. (1997). Vertebrate effects on plant-invertebrate food webs. In *Multitrophic Interactions in Terrestrial Ecosystems* (eds K. Gange and V. K. Brown), pp. 277–297. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D.J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J.L., Serrano, A., Aguiar, C., Gandchamp, A.-C., Stofer, S., Szél, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J. & Watt, A.D. (2010). Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology*, **35**, 226–235.
- van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., WallisDeVries, M.F. & Olf, H. (2014). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, pp. 000–000. doi: 10.1111/brv.12113
- Verburg, P.H., van de Steeg, J., Veldkamp, A. & Willemsen, L. (2009). From land cover change to land function dynamics: a major challenge to improve land characterization. *Journal of Environmental Management*, **90**, 1327–1335.
- Viegas, G., Podgaiski, L.R. & Mendonça, M. de S., Jr. em prep. **Beetles can be used to guide sustainable livestock management in natural grasslands**. Doctoral Thesis in Ecology by Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil (Cap. I).
- Viegas, G., Podgaiski, L.R. & Mendonça, M. de S., Jr. em prep. **Habitat selection, size and allometry in a detritivorous beetle specie responding to livestock management frequency in natural grasslands at southern Brazil**. Doctoral Thesis in Ecology by Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil (Cap. III).
- Viegas, G.; Stenert, C.; Schulz, U.H. & Maltchik, L. (2014). Dung beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. *Ecological Indicator*, **36**, 703-710. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.036>

- WallisDeVries, M.F., Parkinson, A.E., Dulphy, J.P., Sayer, M. & Diana, E. (2007). Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass and Forage Science*, **62**,185-197.
- Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J. & Paertel, M. (2012). Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 796–802.
- Wolters, V. (2001). Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology*, **37**, 221–227.



## TABELAS

Tabela 1: Total de besouros em seus grupos tróficos (herbívoros; predadores; decompositores secundários), conforme o estrato do ambiente (solo; vegetação), tipo de manejo (Convencional; Sustentável; Exclusão) e tempo de implantação das técnicas de manejo de gado.

Year of Experiment	Trophic Group	Conventional		Sustainable		Exclusion	
		ground	Vegetation	ground	Vegetation	ground	Vegetation
2012	Herbivora	122	173	121	160	79	280
	Predator	213	17	292	26	259	26
	Detritivora	259	24	356	35	226	82
2013	Herbivora	65	278	46	264	22	371
	Predator	175	7	203	17	126	29
	Detritivora	299	21	212	18	114	14
2014	Herbivora	52	95	48	207	32	172
	Predator	253	3	222	16	214	8
	Detritivora	452	30	375	30	236	87

Tabela 2: Relações da abundância e riqueza de besouros em seus grupos tróficos e estrato do ambiente entre os parâmetros da estrutura da vegetação empregadas em cada modelo. (+): Relação positiva. (-): Relação negativa. ns: não-significativo. **H**: Altura da vegetação. **HV**: Variância da altura da vegetação. **B**: Biomassa da vegetação. **BV**: Variância da biomassa da vegetação. **H – B**: Interação entre a altura e a biomassa da vegetação. **H – HV**: Interação entre a altura da vegetação e sua variância. **B – BV**: Interação entre a biomassa da vegetação e sua variância. **B – HV**: Interação entre a biomassa da vegetação e a variância da altura da vegetação. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo.

Beetle diversity	Strata	H	HV	B	BV	H - B	H - HV	B - BV	B - HV
Herbivora Abundance	G	(+)	ns	(-)		(+)			
Herbivora Richness	G	ns	ns	(-)	ns	ns			ns
Predator Abundance	G	(-)	(+)	(-)	(+)	(+)			
Predator Richness	G	ns	ns	(-)	(-)			(+)	
Detritivora Abundance	G	(-)	(+)	(-)	(+)		(-)		
Detritivora Richness	G	ns		ns					
Herbivora Abundance	V	(+)	(-)	(-)	(-)		(+)		(+)
Herbivora Richness	V	(+)		(-)					
Predator Abundance	V	ns	(-)	(+)	(+)			(-)	
Predator Richness	V	ns		(+)			(+)		(-)
Detritivora Abundance	V	(+)	(+)	(+)	ns	(-)		ns	(-)
Detritivora Abundance	V	ns	(+)	(+)					

## FIGURAS

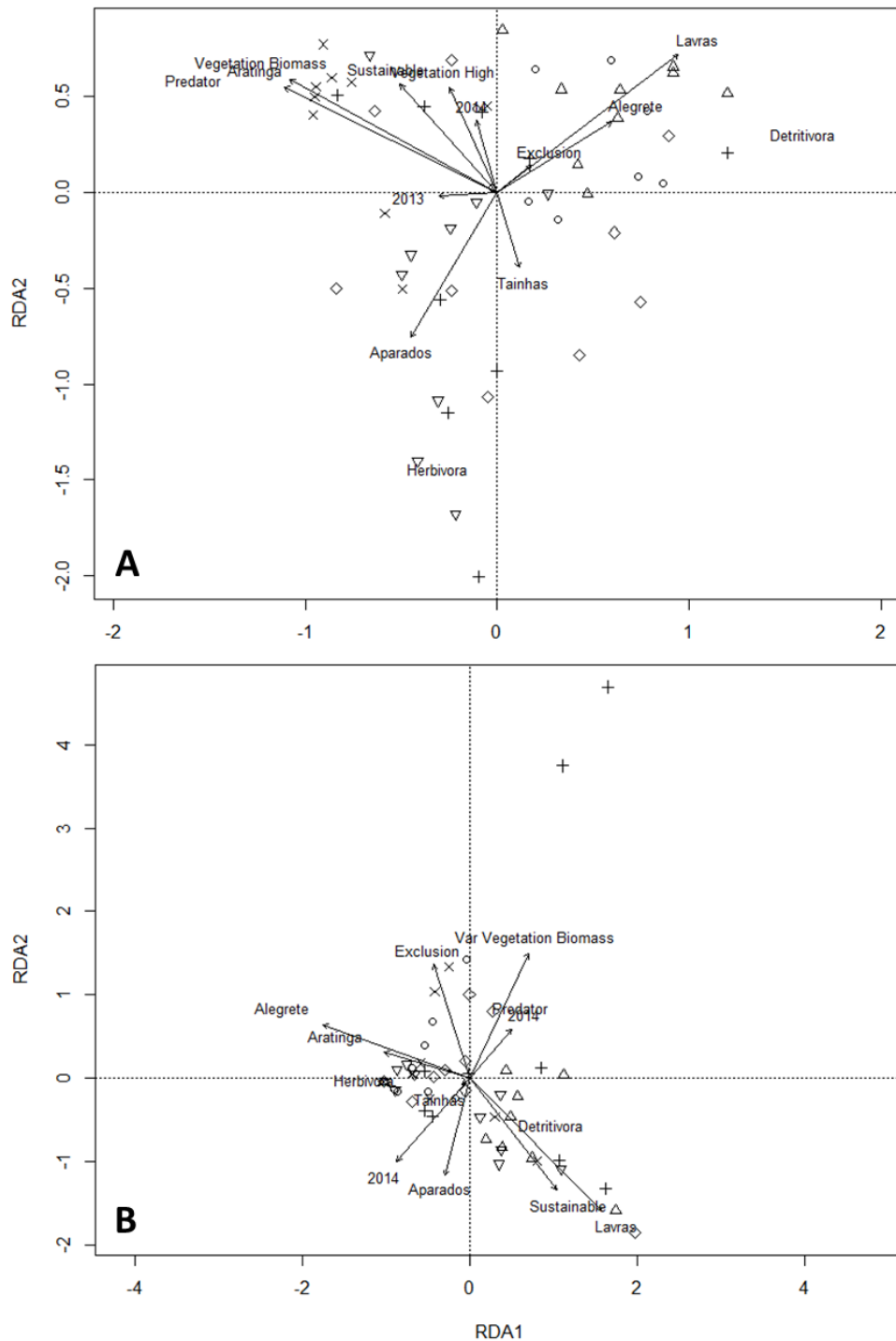


Figura 1: Composição da proporção dos grupos tróficos de besouros de acordo com o tipo de manejo e a estrutura da vegetação. **A:** Residentes do solo. **B:** Residentes da vegetação. **Sítios:**  $\Delta$  Fazenda Carvão;  $\diamond$  Fazenda Salamanca;  $\circ$  Fazenda Cinco Salsos;  $\times$  Estação Ecológica de Aratinga (São Francisco de Paula);  $\nabla$  Parque Estadual do Rio Tainhas;  $+$  Parque Nacional Aparados da Serra.

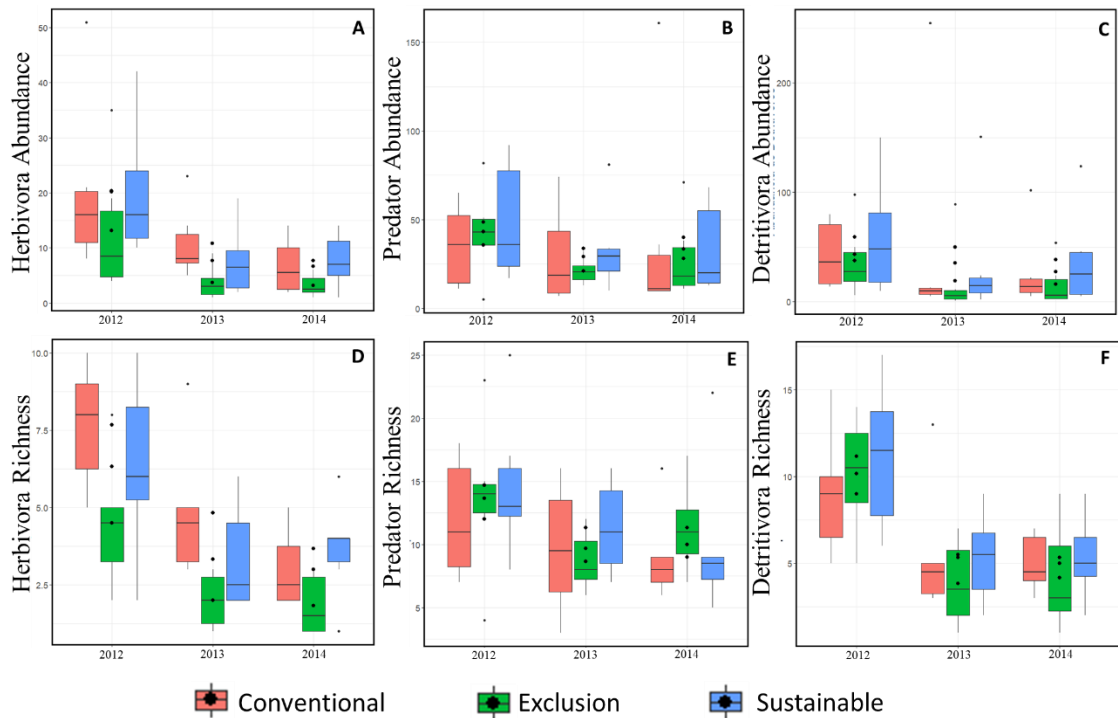


Figura 2: Diversidade dos besouros residentes do solo entre as simulações de manejo de gado (Convencional, Sustentável, Exclusão) em três anos de experimento (2012-2014). **A-C:** Abundância. **D-F:** Riqueza. **A e D:** Herbívoros. **B e E:** Predadores. **C e F:** Detritívoros.

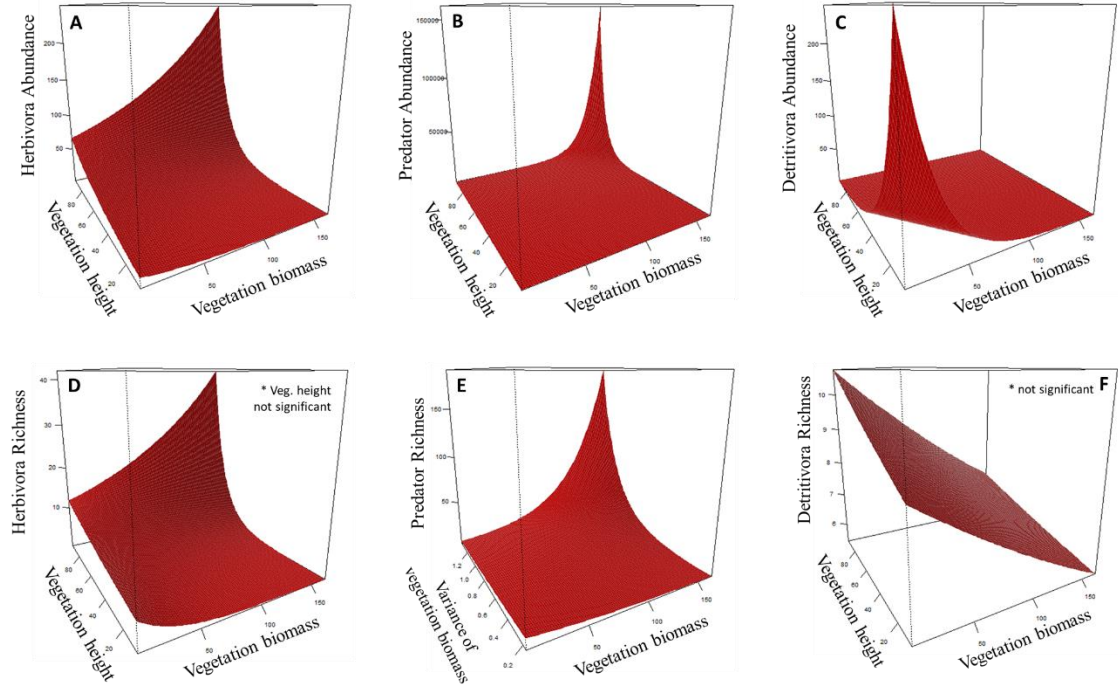


Figura 3: Diversidade dos besouros residentes do solo conforme as duas medidas da estrutura da vegetação mais importante em cada modelo (altura, biomassa, variância da altura, variância da biomassa) em três anos de experimento (2012-2014). **A-C:** Abundância. **D-F:** Riqueza. **A e D:** Herbívoros. **B e E:** Predadores. **C e F:** Detritívoros.

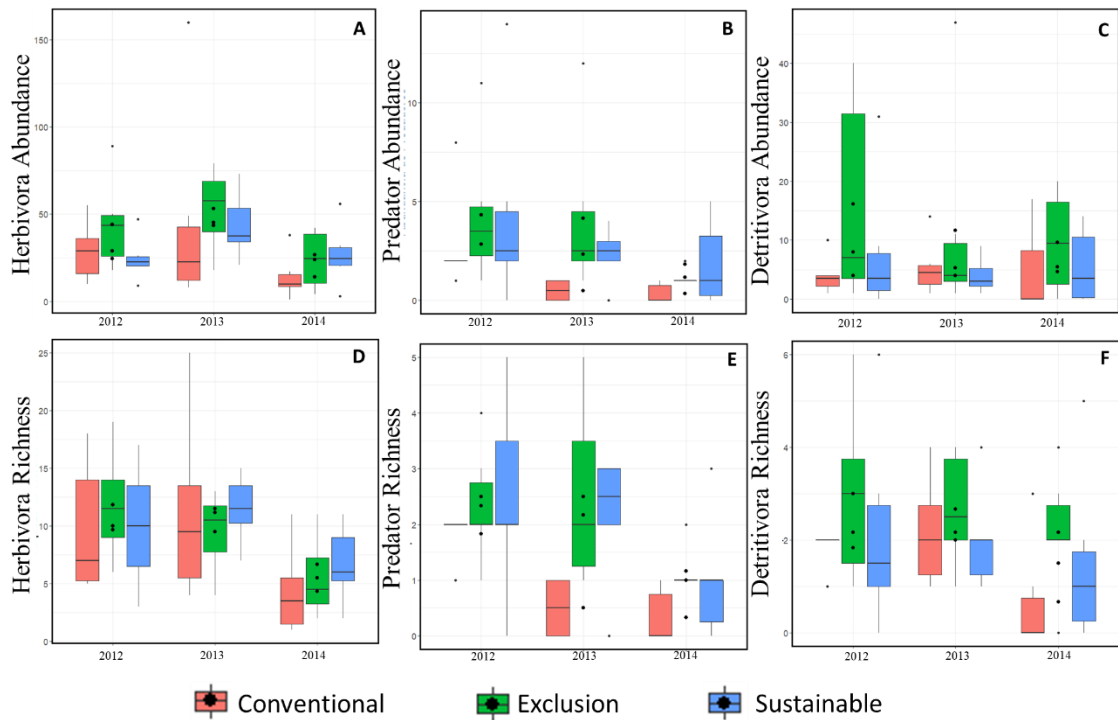


Figura 4: Diversidade dos besouros residentes da vegetação entre as simulações de manejo de gado (Convencional, Sustentável, Exclusão) em três anos de experimento (2012-2014). **A-C**: Abundância. **D-F**: Riqueza. **A e D**: Herbívoros. **B e E**: Predadores. **C e F**: Detritívoros.

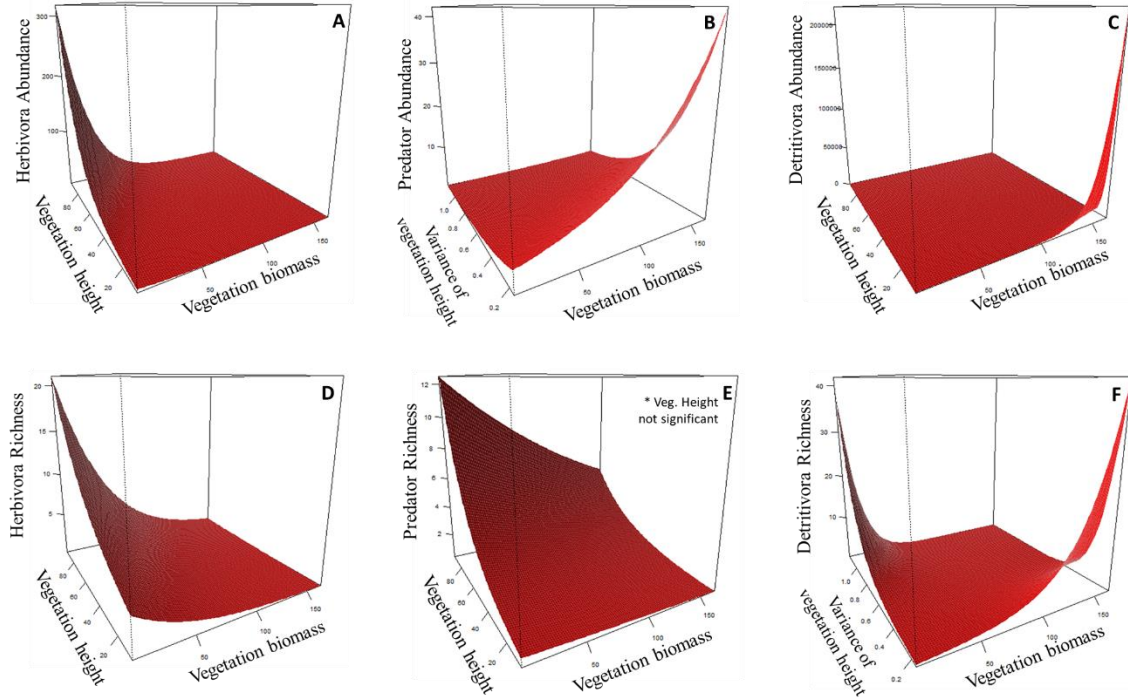


Figura 5: Diversidade dos besouros residentes da vegetação conforme as duas medidas da estrutura da vegetação mais importante em cada modelo (altura, biomassa, variância da altura, variância da biomassa) em três anos de experimento (2012-2014). **A-C**: Abundância. **D-F**: Riqueza. **A e D**: Herbívoros. **B e E**: Predadores. **C e F**: Detritívoros.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Número de indivíduos e número de morfoespécies de besouros capturados em três anos de experimento (2012-2014) e sua classificação em famílias e grupos tróficos. Manejos: **C**: Convencional; **S**: Sustentável; **E**: Exclusão.

Trophic Group	Beetle family	2012						2013						2014					
		Individuals			Morphospecies			Individuals			Morphospecies			Individuals			Morphospecies		
		C	S	E	C	S	E	C	S	E	C	S	E	C	S	E	C	S	E
<b>Herbivora</b>	Buprestidae	12	14	10	3	5	4	9	7	7	3	4	3	4	6	3	2	4	1
	Cerambycidae	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
	Chrysomelidae	137	83	126	30	29	27	131	103	108	28	29	21	68	82	63	15	18	14
	Curculionidae	77	80	145	16	16	18	115	75	112	22	19	15	27	78	59	13	11	10
	Elateridae	67	88	59	11	9	9	79	119	112	8	6	5	25	36	36	5	7	3
	Hydrophilidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
	Mordellidae	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	1	0
Phalacridae	1	16	16	1	3	2	9	3	52	2	2	2	0	11	3	0	2	2	
<b>Predator</b>	Anthicidae	39	25	18	4	6	5	19	12	1	4	3	1	12	7	3	4	3	3
	Cantharidae	6	5	10	4	2	2	1	4	3	1	4	3	4	2	2	3	2	2
	Carabidae	26	48	52	12	13	8	16	82	51	11	11	12	9	33	60	6	11	12
	Coccinellidae	9	21	17	4	5	5	4	9	10	3	3	4	0	1	2	0	1	2
	Dytiscidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
	Histeridae	21	4	7	4	3	3	12	6	0	2	2	0	4	2	1	2	1	1
	Lampyridae	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	2	0	10	1	0	2	1
	Meloidae	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Melyridae	0	0	0	0	0	0	0	1	9	0	1	2	0	2	0	0	1	0
	Staphylinidae	125	214	180	24	30	29	126	103	75	22	23	21	212	151	107	17	22	23
	<b>Detritivora</b>	Ciidae	1	6	3	1	1	1	5	3	0	1	1	0	5	12	0	1	1
Clambidae		0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	
Corylophidae		9	3	12	2	1	1	7	2	0	2	1	0	3	2	4	1	1	
Eucinetidae		0	0	9	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	
Latridiidae		7	14	23	1	1	2	6	6	5	2	1	2	1	7	6	1	2	
Leiodidae		1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Limnichidae		2	1	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Monotomidae		5	15	9	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	1	
Nitidulidae		42	75	23	4	5	5	0	0	0	0	0	0	39	59	31	2	1	
Ptilidae		0	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	
Ptinidae		2	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	
Ptilodactylidae		0	3	9	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	
Scarabaeidae		201	211	162	19	21	16	281	182	109	15	18	10	135	149	62	12	8	
Silvanidae		6	47	33	1	1	1	13	29	1	1	1	1	4	22	3	1	1	
Tenebrionidae	7	13	18	5	4	4	10	10	15	3	3	5	8	7	29	1	5		

Table S2: Probabilidade estatística dos parâmetros selecionados para cada modelo estudado. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **ns**: não significativo. **M**: Manejo. **Y**: Ano. **H**: Altura da vegetação. **HV**: Variância da altura da vegetação. **B**: Biomassa da vegetação. **BV**: Variância da biomassa da vegetação. **M – Y**: Interação entre manejo e ano. **M – H**: Interação entre manejo e a altura da vegetação. **M – B**: Interação entre o manejo e a biomassa da vegetação. **Y – H**: Interação entre o tempo e a altura da vegetação. **Y – B**: Interação entre o tempo e a biomassa da vegetação. **H – HV**: Interação entre a altura da vegetação e sua variância. **B – BV**: Interação entre a biomassa da vegetação e sua variância. **B – HV**: Interação entre a biomassa da vegetação e a variância da altura da vegetação.

Beetle	Strata	R <sup>2</sup>	M	Y	H	HV	B	BV	M - Y	M - H	M - B	H - B	Y - H	Y - B	H - HV	B - BV	B - HV	M - S
Herbivora Abundance	G	0.888	>0.001	>0.001	0.004	0.003	0.002					ns						>0.001
Herbivora Richness	G	0.855	>0.001	>0.001	ns	ns	ns	ns			ns	ns	ns	0.037			ns	0.003
Predator Abundance	G	0.884	>0.001	>0.001	>0.001	>0.001	ns	0.016	>0.001		>0.001	>0.001	>0.001	>0.001				>0.001
Predator Richness	G	0.867	ns	>0.001	>0.001	0.021	>0.001	ns						ns		>0.001		>0.001
Detritivora Abundance	G	0.947	>0.001	>0.001	>0.001	0.039	>0.001	0.044	>0.001				>0.001	>0.001	>0.001			>0.001
Detritivora Richness	G	0.858	ns	>0.001	0.031		>0.001											ns
Herbivora Abundance	V	0.901	>0.001	>0.001	ns	>0.001	ns	>0.001	>0.001		>0.001		ns	>0.001	>0.001	ns		>0.001
Herbivora Richness	V	0.779	ns	>0.001	ns		ns						ns	0.004				>0.001
Predator Abundance	V	0.764	>0.001	>0.001	ns	ns	ns	>0.001								0.045		>0.001
Predator Richness	V	0.671	>0.001	>0.001	ns		ns			ns					ns		ns	ns
Detritivora Abundance	V	0.866	>0.001	0.006	>0.001	>0.001	0.012	ns	ns		ns	>0.001	0.002			ns	0.001	>0.001
Detritivora Abundance	V	0.709	0.01	0.014	0.003	ns	ns					0.023					ns	>0.001

Table S3: Relações dos grupos tróficos de besouros as variáveis explanatórias empregadas em cada modelo. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **r**: Relações estimadas para o modelo. **p**: Probabilidade estatística para o parâmetro no modelo. **ns**: não significativo. **Veg Height**: Altura da vegetação. **Var of Height**: Variância da altura da vegetação. **Veg Biom**: Biomassa da vegetação. **Var of Biom**: Variância da biomassa da vegetação.

Beetles	Strata	Conventional		Sustainable		Exclusion		2013		2014		Veg Height		Var of Height		Veg Biomass		Var of Biomass	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Herbivora Abundance	G	2.168	>0.001	0.654	0.01	-	ns	-0.722	>0.001	-	ns	0.018	0.018	-	ns	-0.029	>0.001		
Herbivora Richness	G	1.99	0.027	0.996	0.015	-	ns	-	ns	-1.127	0.01	-	ns	-	ns	-0.06	0.028	-	ns
Predator Abundance	G	2.075	>0.001	2.412	>0.001	2.761	>0.001	-	ns	-1.305	>0.001	-0.026	0.001	1.406	0.004	-0.034	>0.001	0.947	0.011
Predator Richness	G	2.466	>0.001	0.748	0.001	0.646	0.021	-0.557	0.005	-	ns	-	ns	-	ns	-0.02	0.015	-1.032	0.039
Detritivora Abundance	G	4.849	>0.001	0.426	>0.001	2.631	>0.001	-4.526	>0.001	-4.448	>0.001	-0.011	0.036	2.51	>0.001	-0.044	>0.001	0.739	0.021
Detritivora Richness	G	2.122	>0.001	-	ns	-	ns	-0.663	>0.001	-0.607	0.015	-	ns	-	ns	-	ns		
Herbivora Abundance	V	2.98	>0.001	-	ns	-	ns	1.066	>0.001	1.036	0.009	0.023	>0.001	-2.856	>0.001	-0.07	>0.001	-0.766	0.04
Herbivora Richness	V	1.389	>0.001	0.962	0.01	-	ns	-	ns	-0.939	0.004	0.019	0.001	-	ns	-0.023	0.017		
Predator Abundance	V	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-1.409	0.022	-	ns	-3.667	0.026	0.033	0.008		
Predator Richness	V	-	ns	-	ns	-	ns	-0.8	0.035	-	ns	-	ns	-	ns	0.058	0.019		
Detritivora Abundance	V	-7.893	>0.001	-	ns	2.046	0.03	-8.08	>0.001	-	ns	0.119	>0.001	12.814	>0.001	0.353	>0.001	-	ns
Detritivora Abundance	V	-3.009	0.028	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	5.378	0.012	0.06	0.03		

Table S4: Relações dos grupos tróficos de besouros e as interações das variáveis explanatórias sem considerar o tempo decorrido. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **r**: Relações estimadas para o modelo. **p**: Probabilidade estatística para o parâmetro no modelo. **ns**: não significativo. **Veg Height**: Altura da vegetação. **Var of Height**: Variância da altura da vegetação. **Veg Biom**: Biomassa da vegetação. **Var of Biom**: Variância da biomassa da vegetação.

Beetles	Strata	Excl - Height		Sust - Height		Excl - Biom		Sust - Biom		Height - Biom		Height - Var H		Biom - Var B		Biom - Var H	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Herbivora Abundance	G									0.001	0.008						
Herbivora Richness	G					-	ns	-	ns	-	ns					-	ns
Predator Abundance	G					-0.046	>0.001	-0.03	>0.001	0.001	>0.001						
Predator Richness	G													0.033	0.001		
Detritivora Abundance	G											-0.125	>0.001				
Detritivora Richness	G																
Herbivora Abundance	V					0.039	>0.001	-	ns			0.062	0.002			0.05	0.009
Herbivora Richness	V																
Predator Abundance	V													-0.042	0.017		
Predator Richness	V	-	ns	-	ns							0.158	0.024			-0.149	0.026
Detritivora Abundance	V					0.111	>0.001	0.058	0.003	-0.005	>0.001			-	ns	-0.517	>0.001
Detritivora Abundance	V																



Table S5: Relações dos grupos tróficos de besouros e as interações das variáveis explanatórias ao longo do experimento. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **r**: Relações estimadas para o modelo. **p**: Probabilidade estatística para o parâmetro no modelo. **ns**: não significativo. **Veg Height**: Altura da vegetação. **Var of Height**: Variância da altura da vegetação. **Veg Biom**: Biomassa da vegetação. **Var of Biom**: Variância da biomassa da vegetação.

Beetles	Strata	Excl - 2013		Sust - 2013		Excl - 2014		Sust - 2014		2013 - Height		2014 - Height		2013 - Biom		2014 - Biom	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Herbivora Abundance	G																
Herbivora Richness	G									-	ns	-	ns	0.025	0.014	0.025	0.027
Predator Abundance	G	-	ns	0.575	0.018	-	ns	-	ns	-0.036	>0.001	-	ns	0.021	>0.001	0.024	>0.001
Predator Richness	G													-	ns	-	ns
Detritivora Abundance	G	-4.964	>0.001	-1.025	>0.001	-2.884	>0.001	-	ns	0.117	>0.001	0.07	>0.001	0.024	>0.001	0.045	>0.001
Detritivora Richness	G																
Herbivora Abundance	V	-	ns	-	ns	-1.046	0.026	-	ns	-0.036	>0.001	-	ns	0.028	>0.001	-	ns
Herbivora Richness	V									-0.019	0.004	-	ns	0.024	0.002	0.027	0.003
Predator Abundance	V																
Predator Richness	V																
Detritivora Abundance	V	-9.4	>0.001	-3.398	>0.001	-5.175	>0.001	-2.063	0.006	0.275	>0.001	0.129	>0.001				
Detritivora Abundance	V																

### Capítulo III

**Habitat selection, size and allometry in a detritivorous beetle specie responding to livestock management frequency in natural grasslands at southern Brazil.**

Gustavo Viegas, Luciana Regina Podgaiski & Milton de Souza Mendonça, Jr.

Manuscrito será submetido à revista *Functional Ecology*.

## **Habitat selection, size and allometry in a detritivorous beetle specie responding to livestock management frequency in natural grasslands at southern Brazil.**

Gustavo Viegas, Luciana Regina Podgaiski & Milton de Souza Mendonça, Jr.

### **RESUMO**

Restrições ambientais podem gerar *trade-offs* entre atributos individuais. Em contrapartida, indivíduos melhores adaptados ao ambiente ou com maior capacidade competitiva, excluem os competitivamente inferiores. Atributos de espécies localmente abundantes determinam a taxa e magnitude dos processos ecossistêmicos. Talvez a atividade funcional mais relevante desempenhada pelos besouros em campos com gado seja a de decompositores secundários. *Heterogomphus paulson* (Scarabaeidae) é bastante comum em campos naturais ao Sul dos Neotrópicos, onde o pastejo de grandes herbívoros é o principal modificador do ambiente. Realizamos um experimento de campo em escala regional durante quatro anos, e testamos se indivíduos de *H. paulson* respondem com a seleção de hábitat e com seus atributos morfológicos, às mudanças ambientais geradas por diferentes frequências de pastejo do gado. Medimos o volume corporal e calculamos a razão entre os volumes abdômen-corpo e a razão entre o comprimento da tíbia posterior-corpo em todos os besouros capturados, e comparamos entre os ambientes com diferentes manejos (Convencional, Sustentável, Exclusão) e a estrutura de sua vegetação (altura e biomassa) no tempo. *H. paulson* respondeu às mudanças ambientais geradas pelo gado. O Convencional parece fornecer as condições de hábitat preferenciais para esses besouros, a Exclusão cria ambiente alternativo, e o Sustentável parece ter as piores condições. O volume corporal foi maior no Convencional, aparentemente respondendo à vegetação. O tamanho do abdômen foi maior no Exclusão na metade final do experimento, coincidindo com a maior vegetação nesse período. E o comprimento da perna diferiu entre os ambientes e conforme a vegetação, mas de forma diferente entre machos e fêmeas. Talvez o tamanho das pernas seja de importância secundária para estes besouros, e sua seleção esteja condicionada à coocorrência com atributos mais importantes, como por exemplo o tamanho corporal ou o tamanho do abdômen.

**Keywords:** Habitat selection; morphological traits; size; allometry; natural grasslands.

### **INTRODUÇÃO**

Processos ecológicos representam as condições que associam os indivíduos à forma como estes interagem com outros indivíduos e com seu ambiente (Wainwright 1996). Desse modo, populações se ajustam às condições ambientais conforme sua variabilidade individual (Uchmanski 2000). Nem todos os organismos serão capazes de se estabelecer e persistir com sucesso frente a qualquer condição ambiental. O ambiente, então, atua como uma força seletiva, que permite a persistência daqueles indivíduos com atributos que lhes favoreçam sobreviver nas condições particulares desse ambiente (Violle et al. 2007). Além disso, dificuldades na obtenção de recursos e outras restrições ambientais, podem gerar *trade-offs* entre atributos individuais dos besouros (Boggs

2009), especialmente aqueles relacionados com o tamanho, sobrevivência e reprodução (veja Roff 2002 para uma revisão), ou em variações alométricas das estruturas do corpo (Boggs 2009). Essas variações alométricas podem facilitar ou restringir a presença de um indivíduo em determinados ambientes (Boggs 2009; Barton et al. 2011; Fountain-Jones et al. 2015). Em contrapartida, indivíduos melhores adaptados às condições ambientais ou com maior capacidade competitiva, acabam por excluir os competitivamente inferiores (Hardin 1960). A consequência mais relevante das variações morfológicas nos indivíduos de uma população é que os atributos particulares de espécies localmente abundantes determinam a taxa e magnitude dos processos ecossistêmicos (Lavorel & Garnier 2002), de forma que as propriedades ecossistêmicas dependem de atributos individuais de acordo com a abundância local das espécies envolvidas nos processos em questão (Violle et al. 2007).

Entre as atividades funcionalmente relevantes desempenhadas pelos besouros em ecossistemas campestres, talvez a mais importante seja a de decompositores secundários realizada por espécies com hábitos alimentares detritívoros. Esses besouros contribuem com a decomposição secundária da matéria orgânica, facilitando a mineralização de nutrientes e sua reincorporação no solo (Nichols et al. 2008). Os besouros decompositores são representados predominantemente pela família Scarabaeidae, da qual as espécies de *Heterogomphus* (Burmeister 1847) (Dynastinae: Oryctini) são bastante conhecidos por sua tendência de serem atraídas pela luz à noite. Apesar da abundância ocasional de algumas espécies do gênero, pouco se sabe sobre sua biologia (Ratcliffe 2006). Os adultos são noturnos, aparentemente se alimentam de detritos orgânicos no solo (Ratcliffe 2003), e a periodicidade das explosões populacionais sugere bivoltinismo no ciclo de vida. Existem 47 espécies conhecidas (Endrödi 1985; Dechambre 1986; 1998), entre as quais *H. paulson* (Perty 1830) é bastante comum em campos naturais ao Sul dos Neotrópicos, onde provavelmente desempenham um papel importante como decompositores secundários. Esses campos tem os grandes herbívoros como principais agentes de modificações da estrutura do ambiente (Olf et al. 2002; van Klink et al. 2014), embora os grandes pastadores nativos tenham se extinguido na região (MacFadden 2005) e este papel seja hoje desempenhado principalmente pelo manejo de gado introduzido (Ostermann 1998). O pastejo retarda a dinâmica campestre em sua progressão de campos ralos para schrublands, ao passo que

alta intensidade de pastejo gera impactos negativos na estrutura da vegetação (Hirst et al. 2003) e fauna associada (van Klink et al. 2014; Evans et al. 2015).

O estresse induzido pelo ambiente é uma realidade constante na natureza. Aliado a isso, o resultado de competição, como acasalamento, coleta de recursos, e sobrevivência sob condições de ambiente alternativo, podem levar a seleção diferenciada de atributos individuais, e mudanças evolutivas com o passar do tempo (veja Whitman & Agrawal 2009). No entanto, há poucos estudos que demonstraram como a estrutura do habitat de pequena escala afeta os atributos morfológicos de besouros (e.g. Barton et al. 2011). Ao nosso conhecimento, não há estudos sobre respostas morfológicas individuais, especialmente de besouros em campos ao Sul dos Neotrópicos. Nós então realizamos um experimento de campo em escala regional durante quatro anos, em fazendas de manejo de gado no Sul do Brasil. Nesse experimento, nós testamos se indivíduos dos besouros *H. paulson* selecionam seu habitat, bem como se respondem com seus atributos morfológicos às mudanças ambientais geradas pelo gado conforme a frequência do pastejo. Excretas atrativas são efêmeras, e besouros maiores removem maior quantidade de excretas do que besouros menores (Nichols et al. 2008). Assim, esperamos encontrar besouros maiores onde o pastejo do gado é contínuo e há uma contínua e disponibilidade de excretas do gado, reduzindo o tamanho corporal com a redução da frequência do pastejo. Por outro lado, a liteira que se acumula com o tempo sem pastejo disponibiliza um recurso alternativo, menos nutritivo para estes decompositores secundários. Isso deve implicar em maior abdômen em indivíduos que se utilizem desse recurso. Além disso, ambientes mais complexos impõem dificuldades naturais à locomoção dos indivíduos, de forma que aqueles com pernas maiores devem ser favorecidos (Barton et al. 2011; Fountain-Jones et al. 2015). Dessa forma, também esperamos encontrar besouros com pernas maiores com a redução da frequência do pastejo.

## **MÉTODOS**

### **Área de estudo e captura dos besouros**

Esse experimento de campo é um entre os desenvolvidos no projeto Rede de Sítios de Pesquisa Ecológica de Longa Duração nos Campos dos Biomas Pampa e Mata Atlântica (PELD Campos Sulinos). Os Campos Sulinos representam áreas naturais de campos na região Sul do Brasil e áreas adjacentes no Uruguai e Argentina (Dümig et al.

2008; Behling et al. 2009), que coevoluíram com grandes herbívoros hoje extintos (MacFadden 2005). O PELD Campos Sulinos foi desenvolvido em escala regional no Sul do Brasil, iniciado em 2010 com a instalação de seis blocos experimentais em fazendas de manejo extensivo de gado.

Estes blocos experimentais simulavam técnicas de manejo do gado em três piquetes de aproximadamente meio hectare (70m X 70m). O manejo Convencional tem o pastejo contínuo do gado. O manejo rotativo com ajuste de carga do gado, que chamamos de ‘Sustentável’, é caracterizado por um período de repouso da vegetação, e pastejo controlado permitindo o consumo de 70% da vegetação em quatro dias. E a Exclusão do gado não foram mais pastejados desde seu estabelecimento. Para caracterizar as diferenças entre os ambientes amostramos a estrutura da vegetação. Veja Viegas, Podgaiski & Mendonça (CAP. I) para detalhes da metodologia. Contudo, no presente trabalho, utilizamos as capturas de besouros *Heterogomphs* obtidas com armadilhas de queda entre 2011 e 2014, além da inclusão das amostragens conduzidas em um novo sítio em 2014, localizado no município de Vacaria (28°11’8.39”S 51°1’56.37”W, 944m de altitude).

### **Medidas morfológicas**

Obtivemos as medidas lineares das estruturas do corpo em todos os besouros adultos identificados como *H. paulson*, com o auxílio de uma lente ocular escalonada com aumento de 10X em estereomicroscópio ótico, e todas as medidas realizadas com o menor aumento do equipamento. Para obter cada medida, o besouro foi posicionado de forma que os pontos de início e fim da estrutura ficassem em mesma elevação considerando o plano horizontal. As estruturas medidas, em vista dorsal foram o comprimento da cabeça, o comprimento e largura do pronoto, o comprimento e a largura do élitro (abdômen coberto pelo élitro), em vista lateral foram a espessura na altura do protórax, e a espessura na altura do metatórax (que representa a espessura da parte posterior do corpo), e em vista ventral foram o comprimento e a largura do abdômen, e o comprimento da tíbia posterior (Tabela S1).

Consideramos o comprimento do corpo como a soma das medidas longitudinais do dorso (cabeça, pronoto e élitro). O volume aproximado do corpo foi calculado como a multiplicação do comprimento total do corpo pela média entre as espessuras do protórax e do metatórax, e pela média entre as larguras do pronoto e do élitro. O volume

aproximado do abdômen foi calculado como a multiplicação entre o comprimento e a largura do abdômen, e pela espessura no metatórax. Para facilitar a compreensão, convertemos as medidas de volume para mililitros (ml). Por fim, calculamos a razão entre o volume do abdômen e o volume do corpo, e também a razão entre o comprimento da tíbia posterior e o comprimento do corpo. O resultado desse cálculo elimina a influência do tamanho do corpo sobre o atributo, permitindo comparar a relação do atributo ao corpo entre indivíduos com disparidade de tamanho. Quanto maior o valor da razão, maior o atributo em relação ao tamanho do indivíduo.

### **Análise dos dados**

Nós analisamos separadamente os besouros *H. paulson* machos e fêmeas devido ao dimorfismo sexual conspícuo, e considerando as técnicas de manejo em cada sítio como um bloco. Analisamos as diferenças na seleção do hábitat pelas populações destes besouros comparando entre as simulações de manejos (Convencional, Sustentável, Exclusão), e considerando a estrutura da vegetação (média e variância da altura e da biomassa da vegetação) como um representante das mudanças ambientais ao longo do experimento (2011-2014).

Nós analisamos a distribuição dos atributos morfológicos destes besouros (volume corporal, razão volume do abdômen-corpo, razão comprimento da tíbia posterior-corpo) em um espaço multifuncional, comparando as simulações de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão), e a estrutura da vegetação ao longo do experimento. Essas diferenças foram analisadas através do teste MANOVA, com 9.999 permutações matriciais para validar a significância do modelo, e as relações de similaridade foram ilustradas utilizando Análise de Redundância (RDA).

Por fim, analisamos as diferenças na abundância de besouros *H. paulson* e na proporção de seus atributos morfológicos, através de Modelos Lineares Generalizados (GLM). Os modelos foram ajustados individualmente quanto as simulações de manejos e estrutura da vegetação ao longo do experimento, bem como considerando interações ecologicamente justificadas. Utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC) para a seleção inicial dos modelos. Todas as análises foram conduzidas utilizando o programa estatístico 'R', versão 3.5.1 (R Development Core Team 2018), e para as análises de composição nós usamos o pacote "vegan" versão 2.5-2 (Oksanen et al. 2018).

## RESULTADOS

Medimos 1.396 besouros *H. paulson* capturados nos quatro anos deste experimento. A Tabela 1 apresenta os resultados gerais da distribuição de machos e fêmeas conforme os tratamentos entre os blocos experimentais em que estes besouros ocorreram. O maior comprimento corporal constatado foi de 31.43 mm entre os machos e 31.15 mm entre as fêmeas, enquanto que o menor comprimento foi de 19.14 mm entre os machos e 20.71 mm entre as fêmeas. Por outro lado, o maior volume corporal registrado foi de 12.63 ml entre os machos e 10.38 ml entre as fêmeas, enquanto que o menor volume foi de 3.39 ml entre os machos e 3.57 ml entre as fêmeas. Devido à forte correlação observada entre o comprimento e o volume corporal ( $r=0.881$ ), optamos em expressar as diferenças corporais através do seu volume. As Tabelas S2 à S5, nos materiais suplementares, apresentam os resultados estatísticos para os modelos empregados nas análises.

### Seleção de hábitat

Os besouros machos apresentaram diferenças na proporção de seus atributos morfológicos, com diferenças significativas pelo teste MANOVA para os tratamentos ( $R^2=0.05$ ;  $p=0.012$ ), ao longo do tempo ( $R^2=0.145$ ;  $p=0.002$ ), a biomassa da vegetação ( $R^2=0.022$ ;  $p=0.019$ ), a interação entre os tratamentos e o tempo ( $R^2=0.13$ ;  $p=0.011$ ) e entre os blocos experimentais ( $R^2=0.354$ ;  $p=0.004$ ). O modelo da RDA foi significativo ( $F=4.116$ ;  $p<0.001$ ). Aparentemente, o volume corporal dos machos foi principalmente influenciado pela exclusão do gado, especialmente no início do experimento. O volume do abdômen em relação ao corpo parece ter sofrido maior influência da biomassa da vegetação, especialmente no Sustentável ao final do experimento. E o comprimento da tíbia posterior em relação ao corpo parece ter sido principalmente influenciada pela altura da vegetação no terceiro ano do experimento (Figura 1A). Já as fêmeas apresentaram diferenças na proporção de seus atributos morfológicos, com diferenças significativas pelo teste MANOVA ao longo do tempo ( $R^2=0.074$ ;  $p=0.026$ ), a interação entre os tratamentos e o tempo ( $R^2=0.207$ ;  $p=0.011$ ), a interação entre os tratamentos com a altura ( $R^2=0.22$ ;  $p=0.002$ ) e com a biomassa da vegetação ( $R^2=0.051$ ;  $p=0.034$ ), e entre os blocos experimentais ( $R^2=0.409$ ;  $p=0.007$ ). O modelo da RDA foi significativo ( $F=4.48$ ;  $p<0.001$ ). Aparentemente, o volume corporal das fêmeas pareceu mais estreitamente relacionado com a razão comprimento tíbia-corpo, que parecem ter sido principalmente influenciados pela Exclusão, especialmente no terceiro ano. Por outro



lado, a razão volume abdômen-corpo parece ter sido principalmente influenciado pela biomassa da vegetação, especialmente ao final do experimento (Figura 1B).

A abundância dos machos diferiu no Sustentável e na Exclusão, entre as amostragens anuais e para a estrutura da vegetação (com exceção da variância da biomassa). Houveram diferenças entre os tratamentos em cada amostragem, sendo que, com exceção do primeiro ano em que a abundância de machos foi maior no Sustentável, nos anos seguintes foi maior no Convencional (Figura 2A). As fêmeas por sua vez responderam à seleção do hábitat com sua abundância no mesmo sentido que os machos, mas com respostas menos marcadas. As fêmeas responderam com diferenças entre os três tratamentos, entre as amostragens anuais, bem como para a altura da vegetação e sua variância. Mas diferenças significativas entre os tratamentos em uma mesma amostragem ocorreram apenas no último ano (Figura 2B). Assim, as fêmeas pareceram responder melhor à interação entre os tratamentos e tanto a altura quanto a biomassa da vegetação do que simplesmente os tratamentos de simulação de manejos de gado.

### **Atributos morfológicos**

O volume corporal dos machos diferiu entre os tratamentos, ao longo do tempo, conforme a estrutura da vegetação, e também com interação entre os tratamentos e a estrutura da vegetação. Esses besouros tiveram uma tendência de serem maiores no Convencional comparado as outras simulações de manejo, especialmente ao final do experimento (Figura 3A). As fêmeas por sua vez, responderam fracamente com seu tamanho corporal à seleção do hábitat, diferindo significativamente apenas no Convencional e para altura da vegetação. As fêmeas também foram maiores no Convencional especialmente nos dois últimos anos, e aparentemente reduziram de tamanho com o aumento da altura da vegetação (Figura 3B).

O tamanho do abdômen em relação ao tamanho corporal dos machos diferiu na Exclusão, para a altura da vegetação e sua variância, no Sustentável no segundo, terceiro e no último ano, e no Convencional no último ano. Nos primeiros anos, houve uma tendência de menor abdômen nos machos capturados no Sustentável, com poucas diferenças entre os outros tratamentos. Mas nos últimos anos, houve uma tendência de machos com abdomens maiores na exclusão. Essa resposta parece acompanhar uma redução do volume do abdômen com o aumento da altura da vegetação entre os machos

capturados no Sustentável, enquanto nos outros tratamentos parece haver um leve aumento de volume acompanhando a altura da vegetação (Figura 4A). Já as fêmeas apresentaram diferenças em cada tratamento e também para a interação com a biomassa da vegetação na Exclusão e no sustentável. Semelhante aos machos, o abdômen das fêmeas foi menor no Sustentável em comparação aos outros tratamentos que apresentaram poucas diferenças entre si. Mas ao contrário dos machos, houve uma tendência para fêmeas com abdômen menor na exclusão ao final do experimento (Figura 4B).

O comprimento da tibia posterior em relação ao comprimento do corpo dos machos diferiu no Convencional e no Sustentável, para a altura da vegetação, e para o Sustentável em cada amostragem. Houve uma tendência de machos com tibias posteriores menores no Sustentável, aumentando de tamanho com o aumento da vegetação especialmente na Exclusão (Figura 5A). De forma mais conspícua do que os machos (e com algumas diferenças entre os sexos), o comprimento da tibia posterior das fêmeas diferiu entre os tratamentos, no tempo, conforme a biomassa da vegetação, e conforme a altura da vegetação na Exclusão. Houve uma tendência de fêmeas com tibias maiores se alternando no experimento entre o Sustentável e a Exclusão, e também uma tendência observada entre as fêmeas no Convencional de reduzirem o tamanho de suas tibias com o aumento da biomassa da vegetação (Figura 5B).

## **DISCUSSÕES**

Os besouros *H. paulson* responderam às mudanças ambientais geradas pelo gado, tanto através da sua preferência de hábitat como através de seus atributos morfológicos. Essas respostas também parecem mais conspícuas ao decorrer do experimento, por vezes salientando um padrão e em outras alternando para um padrão diferente do inicial. Tais resultados corroboram nossas expectativas, embora com padrões gerais mais fortemente observado em machos do que fêmeas. Provavelmente os atributos dos besouros estejam sob muitas fontes de seleção, mas estes influenciariam machos e fêmeas diferentemente (e.g. Fox & Czesak 2006).

### **Seleção do hábitat**

Os besouros nitidamente preferem as condições de hábitat que se formam com a presença contínua do gado às outras simulações de manejo, especialmente à medida que se acentuam as diferenças ambientais com o tempo. Por outro lado, a ausência

prolongada de pastejo parece criar condições de ambiente alternativo, enquanto que a presença intermitente do gado no Sustentável parece oferecer as piores condições entre os ambientes estudados. A menor frequência do gado reduz a disponibilidade de excretas frescas (mais atrativas), que aliado à praticamente ausente vegetação morta (Soussana 2009), pode reduzir a disponibilidade de recursos (van Klink et al. 2014). Além disso, esses besouros são oriundos de uma paisagem manejada predominantemente com pastejo contínuo. Assim, as características observadas nesses besouros representam o que foi selecionado de um pool previamente ‘filtrado’ por um ambiente constantemente ocupado pelo gado.

### **Atributos morfológicos**

O tamanho do corpo dos besouros *H. paulson* refletiu suas preferências ambientais para a presença contínua do gado. Os besouros foram maiores no Convencional e diminuíram de tamanho em uma aparente resposta ao aumento da estrutura da vegetação. O tamanho do corpo tem influências, por exemplo, no espaço disponível para os órgãos reprodutivos dos machos, com efeito na fecundidade das fêmeas com quem acasalam. Isso se deve, ao menos em parte, à quantidade de material ejaculado (Moya-Laranõ & Fox 2006), que em conjunto com variações em atributos reprodutivos nas fêmeas, pode colocar um limite superior para a reprodução (veja Boggs 2009 para uma revisão) e levar a mudanças na população (Whitman & Agrawal 2009). O tamanho corporal também pode ser importante para o fitness do indivíduo. Por exemplo, formigas são mais lentas forrageando em hábitat mais rugoso do que em hábitat simplificado (Gibb & Parr 2010), e espécies menores tendem a encontrar recursos mais facilmente em habitats rugosos do que espécies maiores (Sarty et al. 2006). Besouros decompositores secundários maiores ocorrem com o aumento da disponibilidade de recurso (e.g. Gossner et al. 2013), e Scarabaeidae maiores e mais robustos parecem preferir campos abertos (Barton et al. 2011). Assim, a presença constante do gado cria condições ambientais que devem ser mais atrativas para besouros maiores competitivamente superiores.

Mas enquanto os maiores besouros ocorreram no piquete continuamente pastejado, os machos tiveram abdômen maior no piquete sem pastejo, especialmente na metade final do experimento. Esse resultado refletiu a dinâmica campestre que permitiu o aumento vegetação com o passar do tempo sem pastejo. Entretanto, as fêmeas parecem ter o tamanho do abdômen mais relacionados com o maior volume corporal

observado nos ambientes preferenciais. O tamanho do abdômen parece ser um atributo distintivo e importante para o uso do hábitat em besouro de diversas espécies (Barton et al. 2011; Fountain-Jones et al. 2015). Essa estrutura é a única passível de mudança de volume após a consolidação da fase adulta dos insetos e pode refletir, por exemplo, condições alimentares ou de armazenamento de líquido. Gafanhotos com estômagos maiores, por exemplo, foram observados em ambiente com baixa qualidade de alimento (Yang & Joern 1994). Talvez os maiores abdomens nos piquetes sem pastejo esteja refletindo a dieta destes besouros. Nos ambientes sem pastejo, a disponibilidade de excretas de vertebrados é desprezível em oposição à disponibilidade de vegetação em decomposição. Por outro lado, a potencialmente farta disponibilidade de excretas onde a presença do gado é constante comparado ao maior tamanho dos indivíduos e aos seus abdomens relativamente menores, é indício de que as excretas do gado são um importante recurso para estes besouros, e potencialmente de mais fácil digestão comparado ao recurso vegetal. Essa variação no tipo de alimento pode ter reflexos em *trade-offs* entre o consumo energético e a alocação de recursos em diversos tipos de atributos (e.g. Roff 2002; Fischer et al. 2006).

Machos e fêmeas apresentaram respostas diferentes do tamanho das pernas para as mudanças ambientais. Enquanto os machos tiveram pernas menores no Sustentável e aumentaram de tamanho com o aumento da vegetação na Exclusão, as fêmeas com tíbias maiores se alternaram entre o Sustentável e a Exclusão. O tamanho da perna parece importante em determinar a ocorrência desses besouros conforme a frequência do gado, embora as respostas tenham diferido entre machos e fêmeas, sendo mais marcadas no segundo. As diferenças nesse atributo consideradas em conjunto com os outros, em especial ao tamanho do corpo, pode ser um reflexo de que os besouros melhores adaptados conseguem se estabelecer melhor nos ambientes com maior disponibilidade de recurso (mesmo que em ambiente alternativo), ao passo que aqueles competitivamente inferiores devem encontrar menor competição em ambientes com frequência intermitente do gado (Sustentável). Ao nível de comunidade, Barton et al. (2011) observaram que besouros com pernas mais longas ocorreram predominantemente em habitats rugosos. Pernas mais longas em relação ao tamanho do corpo aumentam o comprimento do passo e a velocidade de caminhada (Krasnov et al. 1996), o que pode facilitar o forrageamento, escape de predadores, e colonização do hábitat (Krasnov et al. 1996; Barton et al. 2011; Fountain-Jones et al. 2015). Contudo,

talvez o tamanho das pernas seja um atributo de importância secundária em comparação com outros, como por exemplo o tamanho corporal ou do abdômen, tornando a seleção do tamanho das pernas condicionada à coocorrência com tais atributos mais importantes.

## **Conclusões**

Demonstramos com nosso experimento, que besouros *H. paulson* respondem morfológicamente às mudanças no hábitat geradas pelo gado, e que seu hábitat preferencial se reflete especialmente no tamanho dos indivíduos. Essas diferenças em seus atributos morfológicos entre ambientes parecem refletir o resultado da competição intraespecífica, bem como do uso de recursos alimentares e de sua capacidade de locomoção. Além disso, nossos resultados parecem elencar a ordem em que esses processos ecológicos influenciam este besouro. Contudo, permanecem diversas lacunas no conhecimento de como variações ambientais influenciam a fauna em campos manejadas com gado (van Klink et al. 2014), em especial quanto aos atributos de besouros (Fountain-Jones et al. 2015). Pesquisas futuras poderiam estudar mais a fundo as respostas em atributos entre machos e fêmeas, que provavelmente têm origem na competição sexual. Outros estudos poderiam manipular a disponibilidade de recurso entre os ambientes e mensurar a real importância da competição frente à filtragem ambiental.

## **Agradecimentos**

Nós agradecemos ao Ms. Rodrigo M. Moraes pela ajuda na identificação taxonômica, ao Dr. Vanderlei Debastiani pela ajuda com as análises estatísticas, aos Profs. Cristina Stenert, Gerhard Overbeck e Pedro Ferreira pelas sugestões em uma versão anterior do manuscrito, ao Prof. Valério Pillar, Dr. Eduardo Vélez e Omara Lange pelo suporte logístico durante os trabalhos de campo. PELD Campos Sulinos é financiado pelo CNPq. Gustavo Viegas agradece a bolsa CAPES de Doutorado, Dra. Luciana R. Podgaiski a bolsa CAPES PNPd, e o Prof. Milton Mendonça a bolsa CNPq de produtividade científica.

## **REFERÊNCIAS**

- Barton, P.S., Gibb, H.; Manning, A.D., Lindenmayer, D.B. & Cunningham, S.A. (2011). Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, **102**, 301-310.

- Behling, H., Jeske-Pieruschka, V., Schüler, L. & Pillar, V.D. (2009). Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 13-25. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Boggs, C.L. (2009). Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology*, **23**, 27–37.
- Dechambre, R.-P. (1998). Deux nouvelles especes d' *Heterogomphus* BURMEISTER, 1847 (Coleoptera, Dynastidae). *Revue Française d'Entomologie* (N. S.), **20**: 41-44.
- Dechambre, R.-P. (1986). *Heterogomphus carayoni*, une nouvelle espèce de coléoptère Dynastidae. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), **22**: 306-307.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Endrödi, S. (1985). *The Dynastinae of the World*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht. 800 pp., 46 plates.
- Evans, D.M., Villar, N., Littlewood, N.A., Pakeman, R.J., Evans, S.A., Dennis, P., Skartveit, J. & Redpath, S.M. (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. *Ecosphere*, **6** (3), 42. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00316.1>
- Fischer, K., Bot, A.N.M., Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. (2006). Do mothers producing large offspring have to sacrifice fecundity? *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 380–391.
- Fountain-Jones, N.M., Baker, S.C. & Jordan, G.J. (2015). Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology*, **40**, 1-13.
- Fox, C.W. & Czesak, M.E. (2006). Selection on body size and sexual size dimorphism differs between host species in a seed-feeding beetle. *Journal Compilation – European Society for Evolutionary Biology*, 1167–1174. [doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01092.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01092.x)
- Gibb, H. & Parr, C. (2010). How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia*, **164**, 1061-1073.
- Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W. & Müller, J. (2013). Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, **27**, 605–614.
- Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle. *Science*, **131**, 1292-1297.
- Hirst, R.A., Pywell, R.F., Marrs, R.H. & Putwain, P.D. (2003). The resistance of a chalk grassland to disturbance. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 368–379.
- Krasnov, B., Ward, D. & Shenbrot, G. (1996). Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments*, **34**, 477–489.
- Moya-Laranõ, J. & Fox, C.W. (2006). Ejaculate size, second male size, and moderate polyandry increase female fecundity in a seed beetle. *Behavioral Ecology*, 910-946, [doi:10.1093/beheco/arl029](https://doi.org/10.1093/beheco/arl029)
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S. & Favila, M.E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, **141**, 1461-1474.
- Olf, H., Ritchie, M.E. & Prins, H.H.T. (2002). Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature*, **415**, 901–904.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H.

- (2018). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ostermann, O.P. (1998). The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 968–973.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ratcliffe, B.C. (2006). *Heterogomphus effeminatus*, an unusual new species of rhinoceros beetle from French Guiana (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Oryctini). *Acta zoologica cracoviensia*, **49B** (1-2): 9-12.
- Ratcliffe, B.C. (2003). The Dynastine Scarab Beetles of Costa Rica and Panama (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **16**, 1-506.
- Roff, D.A. (2002). *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Sarty, M., Abbott, K.L. & Lester, P.J. (2006). Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia*, **149**, 465–473.
- Soussana, J.-F. (2009). Os desafios da ciência das pastagens européias são relevantes para os Campos Sulinos? In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 331-344. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Uchmanski, J. (2000). Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos*, **90**, 539-548.
- van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., WallisDeVries, M.F. & Olf, H. (2014). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, pp. 000–000. doi: 10.1111/brv.12113
- Viegas, G. Podgaiski, L.R. & Mendonça, M. de S., Jr. em prep. **Beetles can be used to guide sustainable livestock management in natural grasslands**. Doctoral Thesis in Ecology by Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil (Cap. I).
- 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.
- Wainwright P.C. (1996). Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology*, **77**, 1336–1343.
- Whitman, D.W. & Agrawal, A.A. (2009). *What is phenotypic plasticity and Why is it important?* pp. 1-63. In: D.W. Whitman & T.N. Ananthakrishnan (eds.). *Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences*. Science Publishers, Enfield, NH. 894p., <http://dx.doi.org/10.1201/b10201-2>
- Yang, Y. & Joern, A. (1994). Gut size changes in relation to variable food quality and body size in grasshoppers. *Functional Ecology*, **8**, 36–45.

## TABELAS

Tabela 1: Besouros *H. paulson* capturados em piquetes com frequências diferentes da presença do gado durante quatro anos de experimento de campo. **Conv.:** Convencional. **Sust.:** Sustentável. **Excl.:** Exclusão. **♂:** Machos. **♀:** Fêmeas.

Study sites	2011						2012						2013						2014					
	Conv.		Sust.		Excl.		Conv.		Sust.		Excl.		Conv.		Sust.		Excl.		Conv.		Sust.		Excl.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Alegrete								2	2	4	2	4		5	10	1	1		2	17	9	2	6	
Lavras	49	82	60	152	83	125	23	10	7	17	9	15	86	103	25	63	32	50	41	37	21	33	16	14
Aratinga					2														1	1				
Tainhas	3	1	2		7	2	18	25	6	14	5	10		1	1	2				24	17		1	
Aparados											4	2			1		1							
Vacaria																				2	5	7	11	



## FIGURAS

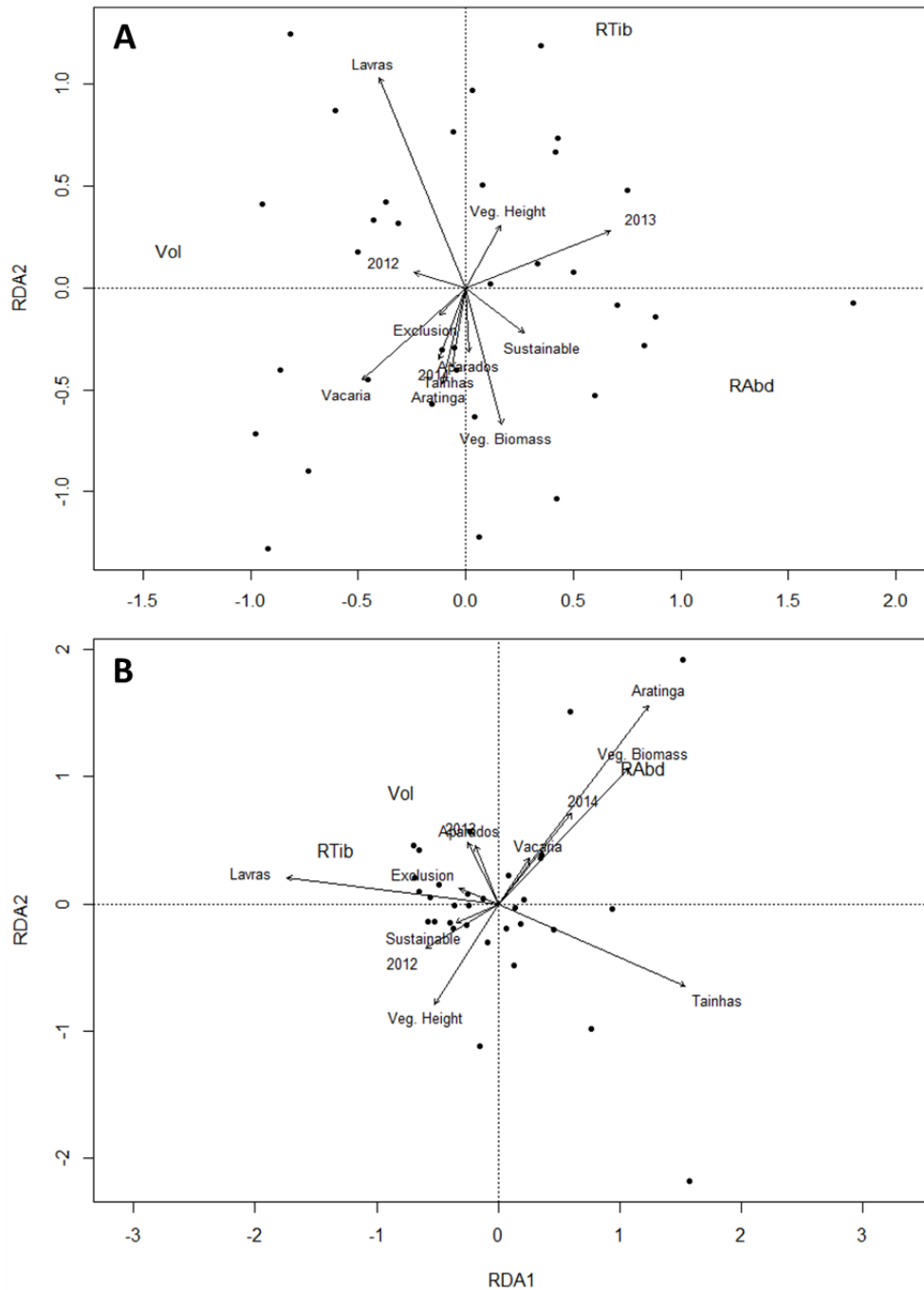


Figura 1: Distribuição dos atributos morfológicos dos besouros *H. paulson* conforme os tipos de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão) e a estrutura da vegetação ao longo dos quatro anos deste experimento (2011-2014), entre os sítios experimentais onde estes besouros foram capturados. **Atributos:** **Vol:** Volume corporal (ml); **RAbd:** Razão entre o volume corporal e o volume do abdômen; **RTib:** Razão entre o comprimento da Tíbia posterior e o comprimento do corpo. **Ambientais:** **Veg. Height:** Altura da vegetação (cm); **Veg. Biomass:** Biomassa (g).

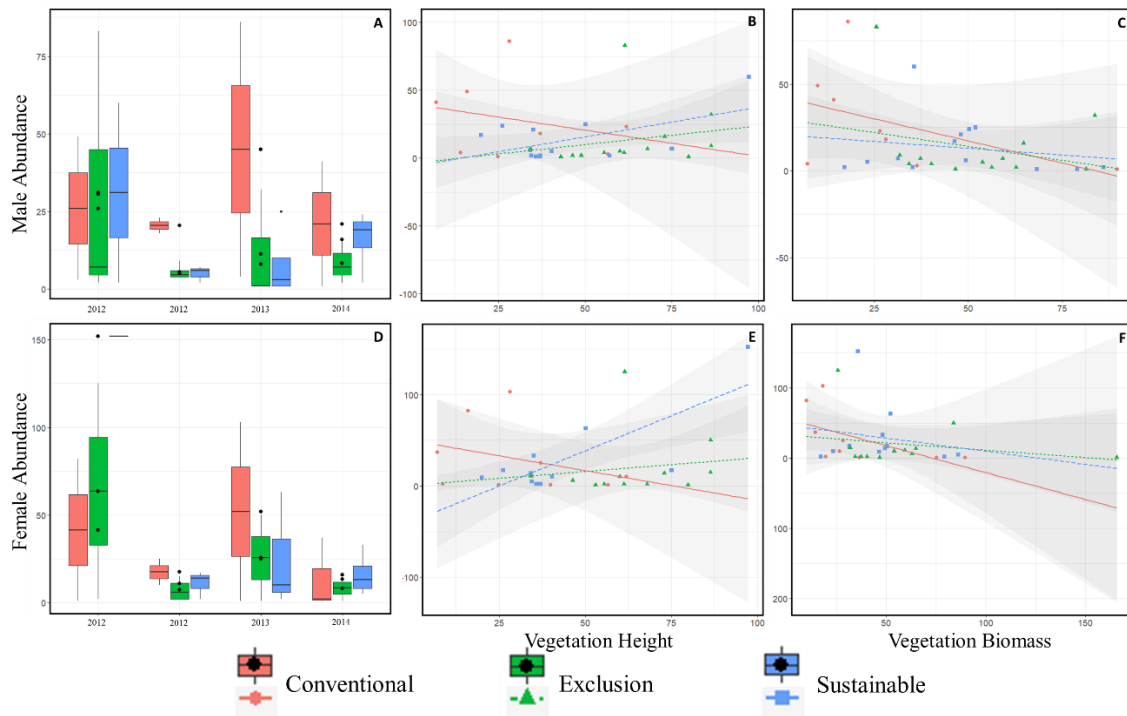


Figura 2: Abundância dos besouros *H. paulson* conforme as simulações de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão) e a estrutura da vegetação (altura e biomassa) ao longo dos quatro anos deste experimento (2011-2014). **A-C**: Machos. **D-F**: Fêmeas. **A e D**: Conforme as simulações das técnicas de manejo de gado. **B e E**: Conforme a altura da vegetação. **C e F**: conforme a biomassa da vegetação.

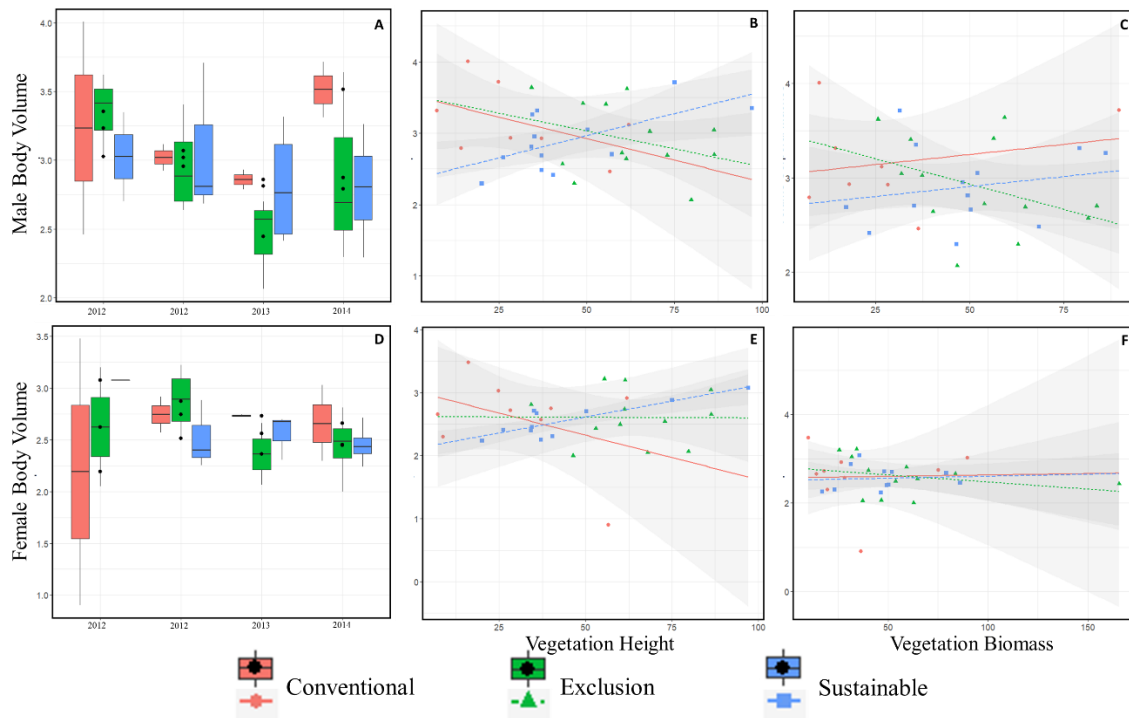


Figura 3: Diferenças do volume corporal de besouros *H. paulson* conforme as simulações de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão) e a estrutura da vegetação (altura e biomassa) ao longo dos quatro anos deste experimento (2011-2014). **A-C:** Machos. **D-F:** Fêmeas. **A e D:** Conforme as simulações das técnicas de manejo de gado. **B e E:** Conforme a altura da vegetação. **C e F:** conforme a biomassa da vegetação.

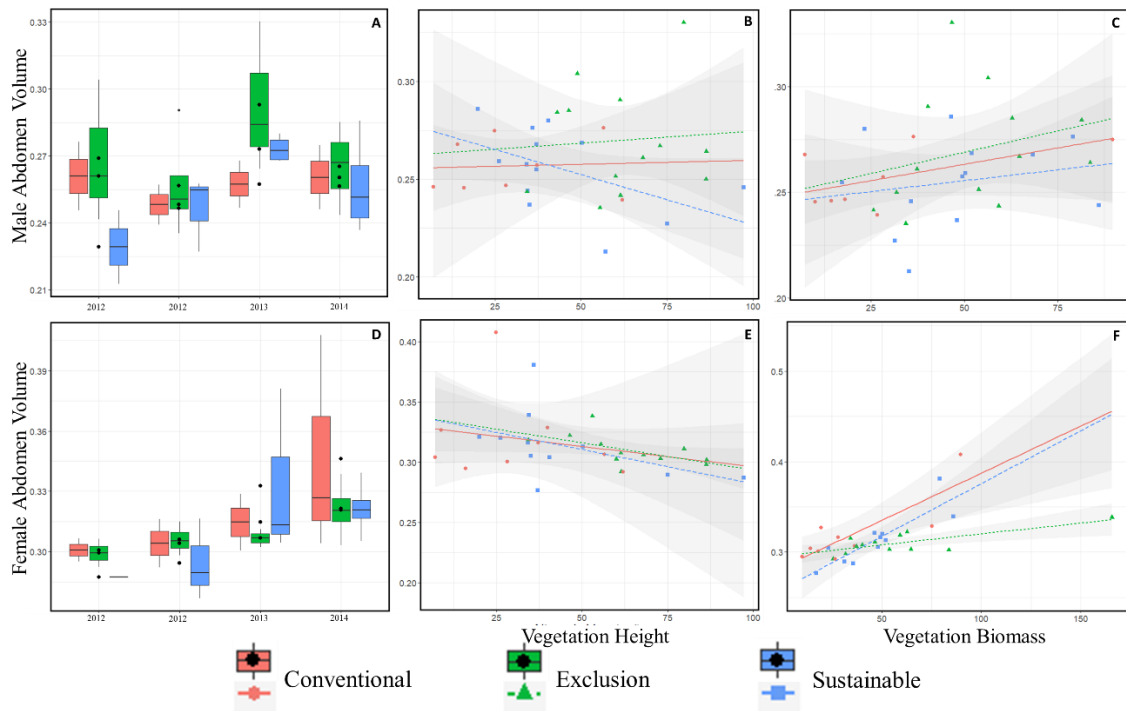


Figura 4: Diferenças na razão entre o volume do abdômen e o volume corporal de besouros *H. paulson* conforme as simulações de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão) e a estrutura da vegetação (altura e biomassa) ao longo dos quatro anos deste experimento (2011-2014). **A-C**: Machos. **D-F**: Fêmeas. **A e D**: Conforme as simulações das técnicas de manejo de gado. **B e E**: Conforme a altura da vegetação. **C e F**: conforme a biomassa da vegetação.

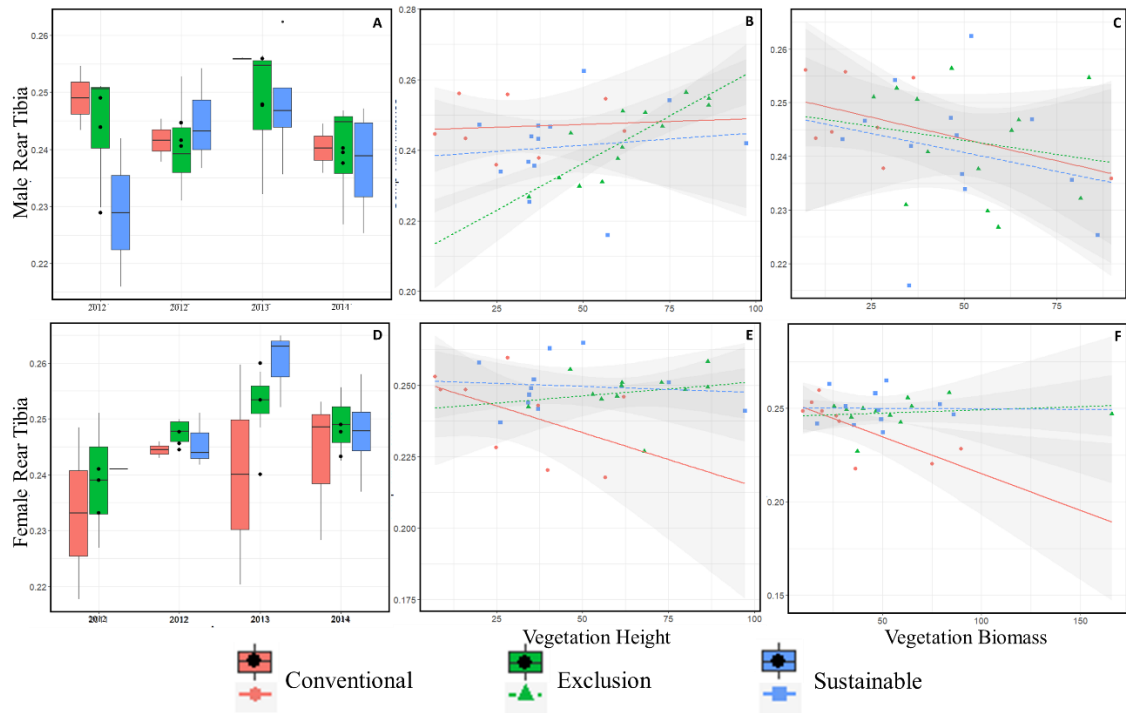


Figura 5: Diferenças da razão entre o comprimento da tíbia posterior e o comprimento do corpo de besouros *H. paulson* conforme as simulações de manejo (Convencional, Sustentável, Exclusão) e a estrutura da vegetação (altura e biomassa) ao longo dos quatro anos deste experimento (2011-2014). **A-C**: Machos. **D-F**: Fêmeas. **A e D**: Conforme as simulações das técnicas de manejo de gado. **B e E**: Conforme a altura da vegetação. **C e F**: conforme a biomassa da vegetação.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Relação das estruturas lineares medidas nos indivíduos de *H. paulson* e a descrição de como foram medidas as distâncias.

<b>Measures</b>	<b>Description</b>
Head length	from suture with pronotum to clipeo
Pronotum length	from suture with head to suture with elytra
Pronotum width	from right margin to left margin of pronotum
Protorax depth	from center of pronotum to insertion of front thighs
Metatorax depth	from center of pronotum to insertion of rear thighs
Elytra length	from suture with the pronotum to distal elytra point
Elytra width	from right margin to left margin of elytra
Abdomen length	from rear thighs insertion to pygidium
Abdomen width	from right margin to left margin of abdomen
Rear Tibia length	from joint with femur to the joint with tarsus

Tabela S2: Probabilidade estatística dos parâmetros selecionados para cada modelo estudado. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **ns**: não significativo. **T**: Tratamento. **Y**: Ano. **H**: Altura da vegetação. **HV**: Variância da altura da vegetação. **B**: Biomassa da vegetação. **T – Y**: Interação entre os tratamentos e as amostragens anuais. **T – H**: Interação entre os tratamentos e a altura da vegetação. **T – B**: Interação entre os tratamentos e a biomassa da vegetação. **B – HV**: Interação entre a biomassa da vegetação e a variância da altura da vegetação. **T- S**: Interação entre os sítios e os blocos experimentais. A variância da biomassa da vegetação, ou sua interação com outros parâmetros, não foi incluída em nenhum modelo, assim como as interações entre a vegetação e as amostragens anuais.

<i>Heterogomphus</i>	Sex	R <sup>2</sup>	T	Y	H	HV	B	T - Y	T - H	T - B	B - HV	T - S
Abundance	M	0.985	> 0.001	> 0.001	> 0.001	0.014	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001		> 0.001
Abundance	F	0.996	> 0.001	> 0.001	0.021	ns	> 0.001	> 0.001	> 0.001	> 0.001		> 0.001
Body volume	M	0.973	0.002		ns	0.004	ns		> 0.001	> 0.001		> 0.001
Body volume	F	0.775	ns	ns	ns		ns		0.037	ns		ns
Abdomen-Body ratio	M	0.971	0.029		ns	0.014	0.023	ns	0.037			0.026
Abdomen-Body ratio	F	0.974	0.026	> 0.001	0.044	> 0.001				> 0.001		> 0.001
Tibia-Body ratio	M	0.95	ns		0.002		0.02	0.001				ns
Tibia-Body ratio	F	0.968	> 0.001	> 0.001	ns		> 0.001		0.013	> 0.001	0.045	0.003

Tabela S3: Relações dos besouros *H. paulson* e as variáveis explanatórias empregadas em cada modelo. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **r**: Relações estimadas para o modelo. **p**: Probabilidade estatística para o parâmetro no modelo. **ns**: não significativo. **Veg Height**: Altura da vegetação. **Var of Height**: Variância da altura da vegetação. **Veg Biom**: Biomassa da vegetação.

<i>Heterogomphus</i>	Sex	Conventional		Sustainable		Exclusion		2012		2013		2014		Veg Height		Var of Height		Veg Biomass	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Abundance	M	-30.302	> 0.001	8.723	> 0.001	27.261	> 0.001	3.257	> 0.001	3.837	> 0.001	10.262	> 0.001	0.174	0.008	20.216	> 0.001	-	ns
Abundance	F	-30.302	> 0.001	8.723	> 0.001	27.261	> 0.001	3.257	> 0.001	3.837	> 0.001	10.262	> 0.001	0.174	0.008	20.216	> 0.001	-	ns
Body volume	M	2.483	0.001	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-0.025	0.033			-	ns
Body volume	F	2.483	0.001	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-0.025	0.033			-	ns
Abdomen-Body ratio	M	-	ns	-	ns	0.302	0.024							0.004	0.016	0.356	0.014	-	ns
Abdomen-Body ratio	F	0.36	> 0.001	-0.079	> 0.001	-0.03	0.04	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns		
Tibia-Body ratio	M	0.243	> 0.001	-0.032	0.016	-	ns							0.001	0.027			-	ns
Tibia-Body ratio	F	0.243	> 0.001	-0.0231	0.01	0.0217	0.047	0.014	> 0.001	0.021	> 0.001	0.01	0.027	-	ns			-0.001	> 0.001



Tabela S4: Relações dos besouros *H. paulson* e as interações das variáveis explanatórias sem considerar o tempo decorrido. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **M:** Machos. **F:** Fêmeas. **r:** Relações estimadas para o modelo. **p:** Probabilidade estatística para o parâmetro no modelo. **ns:** não significativo. **Excl:** Exclusão. **Sust:** Sustentável. **Height:** Altura da vegetação. **Var H:** Variância da altura da vegetação. **Biom:** Biomassa da vegetação

<i>Heterogomphus</i>	Sex	Excl - Height		Sust - Height		Excl - Biom		Sust - Biom		Biom - Var H	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Abundance	M	-0.25	> 0.001	0.071	0.021	0.06	0.048	-	ns		
Abundance	F	-0.25	> 0.001	0.071	0.021	0.06	0.049	-	ns		
Body volume	M	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns		
Body volume	F	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns		
Abdomen-Body ratio	M	-	ns	-	ns						
Abdomen-Body ratio	F					0.001	0.018	0.001	> 0.001		
Tibia-Body ratio	M										
Tibia-Body ratio	F	-0.001	0.022	-	ns	0.001	> 0.001	0.001	> 0.001	-	ns

Tabela S5: Relações dos besouros *H. paulson* e as interações das variáveis explanatórias ao longo do experimento. Lacunas indicam que aquele parâmetro não foi incluído no modelo. **r**: Relações estimadas para o modelo. **p**: Probabilidade estatística para o parâmetro no modelo. **ns**: não significativo. **Conv**: Convencional. **Excl**: Exclusão. **Sust**: Sustentável.

<i>Heterogomphus</i>	Sex	Conv - 2012		Excl - 2012		Sust - 2012		Conv - 2013		Excl - 2013		Sust - 2013		Conv - 2014		Excl - 2014		Sust - 2014	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Abundance	M			-	ns	-	ns			-	ns	-	ns			-12.093	> 0.001	-3.816	> 0.001
Abundance	F			-	ns	-	ns			-	ns	-	ns			-12.093	> 0.001	-3.816	> 0.001
Body volume	M																		
Body volume	F																		
Abdomen-Body ratio	M	-	ns	-	ns	0.115	0.011	-	ns	-	ns	0.118	0.007	0.199	0.017	-	ns	0.141	0.012
Abdomen-Body ratio	F																		
Tibia-Body ratio	M	-	ns	-	ns	0.022	0.003	-	ns	-	ns	0.027	0.002	-	ns	-	ns	0.025	0.007
Tibia-Body ratio	F																		

## CONCLUSÕES

Nosso entendimento de como as comunidades de invertebrados em campos Neotropicais respondem ao pastejo do gado ainda é bastante escasso. Assim, a presente Tese revela resultados inéditos para cada uma das abordagens empregadas, especialmente considerando a escala regional do delineamento experimental. A diversidade de besouros mostrou um padrão geral de relação positiva com o pastejo entre os residentes do solo e negativo entre os residentes da vegetação (Capítulo I). Entre os grupos tróficos, os herbívoros (especialmente os residentes da vegetação: Capítulo II) são bastante sensíveis ao pastejo do gado, e declinam com o pastejo contínuo, enquanto que os predadores residentes da vegetação parecem responder positivamente a uma vegetação mais arbustiva do que de gramíneas (Capítulo II). Além disso, parece que os besouros potencialmente também respondem com seus atributos morfológicos a frequência com que ocorre o pastejo do gado (ao menos na população de besouros detritívoros estudada no Capítulo III).

Contudo, os efeitos do pastejo sobre a estrutura da vegetação variam entre escalas espaciais (Adler et al. 2001). Isso complica as medições de campo e pode obscurecer alguns efeitos do pastejo sobre artrópodes (van Klink et al. 2014). Assim, limitações no desenho amostral surgem ao desenvolver estudos em escala regional (como os trabalhos dessa Tese). A logística para conduzir estudos com grandes distâncias entre as áreas, acarreta em custos elevados e o desprendimento de muito tempo em deslocamento para as atividades de campo. Isso gera dificuldades em estabelecer um maior número amostral como em trabalhos de escala local. Um menor número amostral, aliado a uma variação natural nas comunidades entre lugares distantes, pode refletir em menor sustentação estatística quando comparado com estudos locais. Mas, devido a magnitude de escala dos estudos desta Tese, os padrões aqui demonstrados podem ser usados para orientar práticas de manejo em campos naturais, especialmente ao sul do Neotrópico. Assim, nossos resultados devem ser corroborados por estudos em escala local, como os desenvolvidos em sistemas de manejo adaptativo.

A relação custo-benefício fundamental entre a conservação dos campos naturais e o manejo de gado é a tensão da produção animal com a manutenção da biodiversidade e seus serviços ecossistêmicos (Morris 2000; Bullock et al. 2011). No extremo sul do Brasil, por exemplo, onde se localizam as áreas de estudo dos trabalhos desta Tese, a

extensão de campos naturais protegidos em unidades de conservação é irrisória (em torno de 0,3% dos campos naturais: Overbeck et al. 2007). Em contraste, a conversão de campos para a agricultura e silvicultura já ultrapassou a metade de sua cobertura original (Cordeiro & Hasenack 2009). Dessa forma, a maior parte dos remanescentes dos campos naturais estão em propriedades rurais que manejam o gado com ‘pasto nativo’, e sua conservação depende majoritariamente das técnicas de manejo pastoril empregado nessas propriedades.

Assim, encontrar um equilíbrio entre produção forrageira e a conservação da biodiversidade é o grande desafio para o desenvolvimento de sistemas sustentáveis de pastejo (WallisDeVries et al. 2007). Baixa pressão de pastejo parece uma boa opção para beneficiar a conservação da biodiversidade, pois proporciona simultaneamente preservar um grande número de invertebrados, pequenos mamíferos, aves que nidificam no solo e predadores carnívoros (Evans et al. 2015). O padrão geral observado nos trabalhos dessa Tese indica que o manejo rotativo com ajuste de carga do gado proporciona conservar grande parte da diversidade de besouros campestres. Contudo, manejar campos naturais exclusivamente com uma técnica, mesmo que aparentemente sustentável, não permite conservar igualmente os besouros campestres, com prejuízo em especial aos predadores residentes da vegetação (Capítulo II) e detritívoros generalistas residentes do solo (Capítulo III). Para os últimos, o manejo rotativo parece oferecer as piores condições de hábitat, e o manejo contínuo as melhores. Assim, apenas com um mosaico de condições e estrutura da vegetação seria possível manter a diversidade de besouros mais próximos de seu potencial.

Entretanto, permanecem diversas lacunas no conhecimento de como mudanças ambientais influenciam artrópodes em campos manejadas com gado (van Klink et al. 2014). Dessa forma novos estudos ainda são necessários para entendermos melhor os efeitos do gado sobre a fauna, bem como para melhor distinguirmos seus efeitos diretos e indiretos. Mas como os besouros representam uma ordem muito ampla e variada (ecológica e em diversidade), o uso de algumas famílias específicas mais representativas e sabidamente mais sensíveis devem fornecer resultados mais robustos do que o estudo da comunidade de besouros como um todo (Capítulo I). Trabalhos futuros em escala regional poderiam, por exemplo, estudar questões de conectividade, bem como de tamanho das áreas com diferentes pressões pastoris. Estudos dessa natureza poderiam verificar a escala em que os padrões aqui demonstrados são pertinentes. Outros

trabalhos, usando blocos experimentais como os aqui empregados, poderiam manipular a disponibilidade de recurso entre os ambientes e assim mensurar a real importância da competição frente à filtragem ambiental, ou ainda usar grades de exclusão para vertebrados e então mensurar a remoção de excretas de gado por coprófagos. Contudo, esse tipo de experimento exigiria maior número de atividades de campo e permanência prolongada nas áreas de estudo, e por isso dificilmente poderia ser conduzido em uma escala regional.

Para os estudos apresentados nessa Tese, teria sido interessante a obtenção das médias mensais de chuvas e temperatura para os blocos experimentais. Isso teria permitido verificar a influência de invernos e verões mais rigorosos nas flutuações dos besouros e da estrutura da vegetação. Um complicador dos estudos dessa Tese foi a adição de novos blocos experimentais com tempos diferentes de manejo em relação aos sítios ativos desde o início do experimento. Isso permitiu aumentar o número amostral, ao passo que aumentou o ruído quanto as diferenças entre as amostragens anuais e impediu a análise direta ao longo do tempo. Motivo pelo qual excluímos das análises as amostragens realizadas em 2011 e também do bloco amostral de Vacaria, com amostragens iniciadas em 2014. Em vez da adição de novos sítios, teria sido interessante que houvesse réplicas dos blocos experimentais em cada sítio ou em áreas adjacentes. Isso possibilitaria uma análise temporal direta, bem como possivelmente melhoraria a sustentação estatística dos resultados, reforçando os padrões locais ao comparar com os regionais. Outro ajuste que ajudaria a melhor analisar os resultados seria a sistematização da coleta de dados em um quadrante central no piquete e com medição da estrutura da vegetação e da liteira pontualmente (i.e. ao lado da armadilha de queda; a cada 5m do transecto da coleta com rede de varredura). Isso permitiria eliminar o ruído de amostrar próximo à borda do piquete, e permitiria melhor relacionar a fauna com a vegetação.

Por fim, os resultados aqui apresentados mostram que é possível conciliar o manejo de gado em campos naturais com a conservação da biodiversidade desses ecossistemas, desde que respeitadas suas peculiaridades. Os besouros encontrados nesses campos, no geral preferem vegetação relativamente alta, mas decrescem com o aumento da biomassa vegetal. Supostamente isso indica que áreas com um certo repouso após o pastejo, com gramíneas em crescimento, são preferidas principalmente por residentes do solo, tanto em relação aos chamados “campos sujos” com alguma

presença de arbustos, quanto aos campos ralos recém pastejados. Por outro lado, os grupos tróficos de besouros apresentam características particulares para sua seleção do hábitat, sendo os herbívoros bastante sensíveis as técnicas aplicadas, os detritívoros com peculiaridades em cada estrato, e os predadores parecem fortemente relacionados com um aumento acentuado na biomassa. Dessa forma, a aplicação concomitante de diversas técnicas de manejo que se alternem entre os ambientes ao longo prazo, seria mais adequada para a conservação desses campos naturais e sua biodiversidade do que uma ou outra técnica (Capítulos I e II), sem prejudicar a fauna de decompositores do solo, que são positivamente influenciados pela presença do gado (e.g. Buse et al. 2015; esta Tese: Capítulo III) e parte vital dos ecossistemas por removerem excretas, carniças, e outros materiais em decomposição (Nichols et al. 2008), contribuindo assim para manter a sanidade ambiental.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler, P.B., Raff, D.A. & Lauenroth, W.K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, **128**, 465–479.
- Barratt, B.I.P., Derraik, J.G.B., Rufaut, C.G., Goodman, A.J. & Dickinson, K.J.M. (2003). Morphospecies as a substitute for Coleoptera species identification, and the value of experience in improving accuracy. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **33** (2), 583-590. DOI: 10.1080/03014223.2003.9517746.
- Barton, P.S., Gibb, H., Manning, A.D., Lindenmayer, D.B. & Cunningham, S.A. (2011). Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, **102**, 301-310.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182–188.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, **91**, 782-792.
- Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, **100**, 223-231.
- Bretagnolle, V., Gauffre, B., Meiss, H. & Badenhausser, I. (2011). In: *Grassland productivity and ecosystem services*. (Eds. Lemaire, G., Hodgson, J., & Chabbi, A.). pp. 251-260. CAB Internacional.
- Bullock, J.M., Jefferson, R.G., Blackstock, T.H., Pakeman, R.J., Emmett, B.A., Pywell, R.J., Grime, J.P., Silvertown, J. (2011). **Semi-natural grasslands**. In: Technical Report: The UK National Ecosystem Assessment (Eds. Cambridge, UK, UNEP-WCMC), pp162-195.
- Buse, J., Šlachta, M., Sladeczek, F.X.J., Pung, M., Wagner, T. & Entling, M.H. (2015). Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biological Conservation*, **187**, 112–119. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.011>
- Carvalho, P.C.F. & Batello, C. (2009). Access to land, livestock production and ecosystem conservation in the Brazilian Campos biome: The natural grasslands dilemma. *Livestock Science*. **120**, 158–162.
- Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, **328**, 1388-1391.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343-66.
- Cordeiro, J.L.P. & Hasenack, H. (2009). Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade* (Eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A.), pp. 285-299. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380, <http://dx.doi.org/10.1071/BT02124>.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerl, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465-1471.
- de Bello, F., Leps, J. & Sebastià, M.T. (2005). Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 824-833.
- DenBoer, P.J. (1977). **Dispersal power and survival carabids in a cultivated countryside**. Miscellaneous papers. Landbouw Hogeschool Wageningen 14, p. 192.

- Dias, C.F. (2015). Respostas das assembleias de aranhas ao manejo pastoril nos campos sulinos: Uma abordagem Funcional e Taxonômica. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre, RS.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS*, **104** (52), 20684–20689.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Dröse, W., Podgaiski, L.R., Cavalleri, A., Feitosa, R.M. & Mendonça-Jr., M.S. (2017). Ground-dwelling and vegetation ant fauna in Southern Brazilian grasslands. *Sociobiology*, **64** (4), 381–392.
- Dyer, L.A., Singer, M.S., Lill, J.T., Stireman, J.O., Gentry, G.L., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., Greeney, H.F., Wagner, D.L., Morais, H.C., Diniz, I.R., Kursar, T.A. & Coley, P.D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, **448**, 696–699.
- Evans, D.M., Villar, N., Littlewood, N.A., Pakeman, R.J., Evans, S.A., Dennis, P., Skartveit, J. & Redpath, S.M. (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. *Ecosphere*, **6** (3): 42. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00316.1>
- Fadda, S., Henry, F., Orgeas, J., Ponel, P., Buisson, E. & Dutoit, T. (2008). Consequences of the cessation of 3000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle assemblages. *Comptes Rendus Biologies*, **331**, 532–546.
- FAO (Food and Agriculture Organization). (2008). Are grasslands under threat? Brief analysis of FAO statistical data on pasture and fodder crops. Available at [http://www.fao.org/uploads/media/grass\\_stats\\_1.pdf](http://www.fao.org/uploads/media/grass_stats_1.pdf).
- \_\_\_\_\_. (2006). Livestock's long shadow: environmental issues and options. United Nations Food and Agriculture Organisation, Available at <http://www.fao.org/docrep/010/a0701e/a0701e00>.
- \_\_\_\_\_. (2002) World agriculture: towards 2015/2030: summary report. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Fedrigo, J.K., Ataíde, P.F., Filho, J.A., Oliveira, L.V., Jaurena, M., Laca, E.A., Overbeck, G.E. & Nabinger, C. (2017). Temporary grazing exclusion promotes rapid recovery of species richness and productivity in a long-term overgrazed Campos grassland. *Restoration Ecology*. 1–9. doi: 10.1111/rec.12635
- Ferrando, C.P.R., Podgaiski, L.R., Costa, M.K.M. & Mendonça, MDS, Jr. (2016). Taxonomic and Functional Resilience of Grasshoppers (Orthoptera, Caelifera) to Fire in South Brazilian Grasslands. *Neotropical Entomology*, **45**, 374–381.
- Fountain-Jones, N.M., Baker, S.C. & Jordan, G.J. (2015). Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology*, **40**, 1–13.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F. & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, **142**, 238–243.
- Ganho, N.G. & Marinoni, R.C. (2005). A diversidade inventarial de Coleoptera (Insecta) em uma paisagem antropizada do Bioma Araucária. *Revista Brasileira de Entomologia*, **49**, 535–543, <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262005000400014>.
- García-Tejero, S., Taboada, A., Tárrega, R. & Salgado, J.M. (2013). Land use changes and ground dwelling beetle conservation in extensive grazing dehesa systems of north-west Spain. *Biological Conservation*, **161**, 58–66.
- Gaston, K.J. (1991). The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, **5**, 283–296.



- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255-260.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902-910.
- Hedde, M., Van Oort, F. & Lamy, I. (2012). Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. *Environmental Pollution*, **164**, 59-65.
- Herrero, M., Thornton, P.K., Gerber, P. & Reid, R.S. (2009). Livestock, livelihoods and the environment: understanding the trade-offs. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **1**, 111-120.
- Hubbell, S.P. (2001). **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, New Jersey.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J. & Lau, S.L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**, 554-557.
- Hutcheson, J. & Jones, D. (1999). Spatial variability of insect communities in a homogenous system: measuring biodiversity using Malaise trapped beetles in a *Pinus radiata* plantation in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, **118**, 93-105.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia of why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145-159.
- Hutchinson, G.E. (1957). Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. *Concluding remarks*, **22**, 415-427.
- Inchausti, P. & Bretagnolle, V. (2005). Predicting short-term extinction risk for the declining Little Bustard (*Tetrax tetrax*) in intensive agricultural habitats. *Biological Conservation*, **122**, 375-384.
- Julliard, R., Jiguet, F. & Couvet, D. (2004). Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, **10**, 148-154.
- Johnson, D.J., Beaulieu, W.T., Bever, J.D. & Clay, K. (2012). Conspecific negative density dependence and forest diversity. *Science*, **336**, 904-907.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- Klimek, S., Kemmermann, A.R.G., Hofmann, M. & Isselstein, J. (2006). Plant species richness and composition in managed grasslands: the relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation*, **134**, 559-570.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, **29**, 592-599.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B. & Siriwardena, G.M. (1999). The second silent spring? *Nature*, **400**, 611-612.
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F. & Sanjayan, M.A. (1993). Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, **7**, 796-808.
- Kruess, A. & Tschardtke, T. (2002). Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, **106**, 293-302.
- 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.
- Lawton, J.H. (1997). The science and non-science of conservation biology. *Oikos*, **79**, 3-5.

- Lindorth, C.H. (1992). **Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. 111. A zoogeographical study.** Intercept, Andover, Massachusetts, USA.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804–808.
- Marini, L., Fontana, P., Scotton, M., Klimek, S. (2008) Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 361–370.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1999). Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 621-630.
- Morris, M.G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, **95**, 129–142.
- Nichols, E.; Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S. & Favila, M.E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, **141**, 1461-1474.
- Ormerod, S.J., Marshall, E.J.P., Kerby, G. & Rushton, S.P. (2003). Meeting the ecological challenges of agricultural change: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 939-946.
- 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.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecological Letters*, **9**, 741-758.
- Parr, L., Andersen, A.N., Chastagno, C. & Duffaud, C. (2007). Savanna fires increase rates and distances of seed dispersal by ants. *Oecologia*, **151**, 33-41, <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-006-0570-5>
- Pillar, V.D., Duarte, L.S., Sosinski, E.E. & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 334-348.
- Pinheiro, M., Abrão, B.E., Harter-Marques, B. & Miotto, S.T.S. (2008). Floral resources used by insects in a grassland community in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, **31** (3), 469-489.
- Podgaiski, L.R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça, M.S. & Pillar, V.P. (2013). Spider Trait Assembly Patterns and Resilience under Fire-Induced Vegetation Change in South Brazilian Grasslands. *Plos One*, **8** (3), 1-11.
- Podgaiski, L.R., Mendonça, M.S. & Pillar, V.D. (2011). O uso de Atributos Funcionais de Invertebrados Terrestres na Ecologia: o que, como e por quê? *Oecologia Australis*, **15** (4), 835-853.
- Porter, W.P. & Kearney, M. (2009). Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19666-19672.
- Ricklefs, R. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1-15.
- Robinson, R. & Sutherland, W. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 157–176.
- Southwood, T.R.E. Brown, V.K. & Reader, P.M. (1979). The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, **12**, 327–348.

- Stork, N.E. (1988). Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **35**, 321-337.
- Tscharntke, T.; Klein, A. M.; Kruess, A.; Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity -ecosystem service management. *Ecology letters*, **8**, 857-874, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241–244.
- van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., WallisDeVries, M.F.& Olff, H. (2014). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, pp. 000–000. doi: 10.1111/brv.12113
- Viegas, G., Stenert, C., Schulz, U.H. & Maltchik, L. (2014). Dung beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. *Ecological Indicator*, **36**: 703-710. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.036>
- 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.
- Wainwright, P.C. (1996). Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology*, **77**, 1336-1343.
- WallisDeVries, M.F., Parkinson, A.E., Dulphy, J.P., Sayer, M. & Diana, E. (2007) Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass and Forage Science*, **62**,185-197.
- WallisDeVries, M.F. (1998). Large herbivores as key factors for nature conservation. In *Grazing and Conservation Management* (eds M. F. WallisDeVries, J.P. Bakker and S. E. Van Wieren), pp. 1–20. Kluwer, Dordrecht.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Wiens, J. & Donoghue, M. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 639-44.