



Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)
Instituto de Biociências (IB)
Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PPGECOL)



Tese de doutorado

Organização funcional de assembléias de invertebrados terrestres e processos ecológicos sob efeito do distúrbio por fogo nos Campos Sulinos



Luciana Regina Podgaiski

Porto Alegre

Defesa pública: 1º de julho de 2013

Organização funcional de assembléias de invertebrados terrestres e processos ecológicos sob efeito do distúrbio por fogo nos Campos Sulinos

Autora: Luciana Regina Podgaiski

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte das exigências para obtenção do título de Doutora em Ciências – ênfase em Ecologia.

Orientador: Dr. Milton de Souza Mendonça Jr.

Co-orientador: Dr. Valério De Patta Pillar

Orientadora no período doutorado sanduíche
Université Joseph Fourier: Dr. Sandra Lavorel

Comissão Avaliadora

Dr. Sandra Maria Hartz (Ecologia, UFRGS)

Dr. Helena P. Romanowski (Biologia Animal, UFRGS)

Dr. Cristiano A. Iserhard (Intituto de Biologia, UFPEL)

Porto Alegre

Defesa pública: 1º de julho de 2013

**The most general goal of science is
to generate understanding**

Pickett et al. 1994

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas foram essenciais durante todo o desenvolvimento desta tese.

Primeiramente, eu gostaria de agradecer aos orientadores Milton Mendonça e Valério Pillar por todo suporte e confiança depositada em mim ao longo destes quatro anos... (*que não serão só quatro*). Especialmente ao Valério, agradeço pela contínua motivação, e ao financiamento do projeto que forneceu recursos e condições ao desenvolvimento de todo o trabalho;

A Claire R. Ferrando e Camila S. Goldas por terem aceitado o desafio de me auxiliar arduamente em campo e em laboratório, em todas as etapas do projeto, sempre bem dispostas e prontas para novos aprendizados. Sou imensamente grata a vocês, e desejo, do fundo do coração, que vocês sejam muito felizes e tenham muito sucesso!

A todas as pessoas que contribuíram e auxiliaram com os experimentos em campo e/ou laboratório, incluindo demais estagiários, colegas de laboratório, do PPG Ecologia, de outros departamentos, e até pessoas externas da UFRGS: Muito Obrigada!

A André Luis Casara pelo desenho e projeto das *bait-lamina*, assim como pela ajuda em campo, e em diversas etapas da elaboração da tese. Também pela compreensão em períodos de expedição de campo, e especialmente, durante o período do doutorado sanduíche no exterior;

A CAPES pela concessão da bolsa de doutorado sanduíche no exterior;

Agradeço aos pesquisadores Sandra Lavorel (CNRS, França), Marco Moretti e Sebastian Ibanez (WSL, Suíça) por terem me recebido em suas instituições, e pelas colaborações concebidas;

A Marie Pascal, Cindy Arnoldi, Maud Mouchet e Kim Pla, da Universidade Joseph Fourier, Grenoble, pela ajuda em diversas situações, amizade e companhia na França;

Aos colegas Fernando Joner e Adriano Cavalleri pelas parcerias realizadas;

Aos aos colegas de doutorado (em especial ao Rafael Machado, Marcus Carlucci, Vinicius Bastazini, Bethânia Azambuja, Pedro Maria Ferreira e Graziela Casas) e aos integrantes do Laboratório de Ecologia de Interações (em especial ao Tiago Toma, Rodrigo Milton, Adriano Cavalleri, Camila Goldas, Camila Dias e Claire Ferrando) por conversas inspiradoras, idéias, incentivo e colaborações;

A EMBRAPA Pecuária Sul pelo auxílio financeiro na confecção das técnicas experimentais para avaliação da decomposição: *bait-lamina* e litter bags;

A Estação Agrônômica da UFRGS pela disponibilização da área experimental;

A Carolina Blanco e Maximiliano pela ajuda no dia do experimento com fogo.

Ao Ricardo Ott pelo empréstimo do trado para a abertura inicial dos pitfalls no experimento da Estação Agronômica da UFRGS;

Aos coordenadores do grupo DBDGS, *Dimensions of Biodiversity Distributed Graduate Seminar*, pela oportunidade ímpar de interações com outras equipes internacionais trabalhando com biodiversidade, aprimoramento do segundo capítulo da tese, e suporte na participação e apresentação de trabalho no ESA, *Ecological Society of America Meeting* 2012, em Portland, EUA em agosto 2012;

Aos pesquisadores Gerhard Overbeck, Sandra Müller e Leandro Duarte, membros da minha banca de qualificação, pelos comentários e sugestões dados no último capítulo da tese;

A Pró-Reitoria de Pós-Graduação da UFRGS (PROPG) pela concessão de auxílio financeiro, pelo edital 001/2011 Missão Científica de Curta Duração, para participação do "*Ant Course*" em Portal, Arizona, USA em agosto de 2011. Assim como aos organizadores do curso Brian Fisher (California Academy of Sciences) e Stefan Cover (Museum of Comparative Zoology, Harvard) pela anuência na taxa de inscrição do curso;

Ao PPG Ecologia UFRGS, ao Dr. Paulo Souza, a Dr. Paula Araujo e ao André Luis Casara pelo suporte oferecido na minha participação no curso "*The use of Biological Traits in Ecology*" em setembro de 2009, realizado na Universidade de Coimbra, Portugal;

A minha família pelo apoio em todas as minhas decisões.

RESUMO

Existe uma necessidade urgente em monitorar as respostas da biodiversidade e dos processos ecológicos a distúrbios e mudanças no uso da terra. Diversos estudos tem indicado que o uso da abordagem funcional da biodiversidade, baseada em atributos funcionais, facilita a compreensão sobre a organização dos organismos nas comunidades, da funcionalidade dos ecossistemas, e desta forma, auxilia na identificação das suas relações com fatores ambientais. No primeiro capítulo desta tese eu apresento o arcabouço teórico da ecologia funcional aplicada ao estudo dos invertebrados terrestres, e reviso o que são atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades e o porquê, ressaltando a ligação dos invertebrados com processos ecológicos. Nos próximos capítulos eu apresento estudos experimentais avaliando as respostas funcionais de dois grupos de invertebrados - aranhas (Araneae) e tripes (Thysanoptera) - e de processos ecológicos influenciados por invertebrados (detritivoria e decomposição de serapilheira) ao distúrbio por fogo nos Campos Sulinos.

As queimadas representam uma estratégia de manejo frequente nas pastagens naturais do RS, e carecem em estudos avaliando seus efeitos no ambiente, biodiversidade e processos. A investigação foi realizada com base em um experimento de queima controlada na Estação Agronômica da UFRGS, em Eldorado do Sul, RS. O design foi em blocos casualizados, com 14 parcelas experimentais de 10 x 10 m pareadas; sendo uma parcela de cada bloco queimada no final da primavera de 2009, e a outra, considerada como controle. Informações sobre invertebrados, processos ecológicos e propriedades abióticas do hábitat foram obtidas em todas parcelas antes do fogo (para a caracterização inicial), e 1 mês, 6-7 meses e 12 meses após o fogo.

Para o estudo de caso com aranhas, eu classifiquei as comunidades em famílias, atributos de estratégias de caça e medi todos os indivíduos (1755) em atributos funcionais morfológicos, sendo incorporada toda a variabilidade intra e interespecífica, e fenológica das comunidades. Por outro lado, no estudo de caso com tripes, descrevi atributos funcionais (hábitos alimentares, requerimentos de hábitat e atributos morfológicos) por espécie de tripes (48 spp.), assumindo que a variação nos atributos funcionais é sempre maior entre espécies do que dentro da mesma espécie. Nos dois estudos de caso, eu encontrei padrões indicativos de filtragem ambiental, ou seja, o fogo e/ou as mudanças no hábitat induzidas pelo fogo, parecem ter atuado como um filtro, selecionando organismos com determinado conjunto de atributos em detrimento de outros. Esses padrões foram dependentes do período após a queima considerado, por exemplo: um mês após o fogo aranhas construtoras de teias irregulares e tripes fungívoros foram prejudicados, enquanto que aranhas caçadoras da vegetação, com grandes quelíceras, tripes fitófagos e associados com gramíneas aumentaram suas proporções. Para aranhas ainda verifiquei convergência de atributos ao gradiente de biomassa induzido pelo fogo (filtragem ambiental), e divergência de atributos ao gradiente de heterogeneidade da vegetação, indicativo de limitação de similaridade (i.e. aumento da coexistência de organismos funcionalmente diferentes e diminuição de competição).

Finalmente com relação aos processos ecológicos, encontrei correlações interessantes acerca de seus agentes modeladores, e.g. entre a atividade de detritivoria com a decomposição de serapilheira, e desta com a equidade da vegetação em campo não queimado. Também mostro que os processos são

sensíveis, mas resilientes, ao distúrbio por fogo, seguindo a recuperação da estrutura de hábitat. Adicionalmente, eu incorporei à tese um capítulo sobre uma técnica para avaliar o processo de detritivoria, denominado *bait-lamina test*, o qual avalia diretamente as taxas de alimentação de invertebrados detritívoros do solo. Neste estudo pioneiro nos campos do RS, esclareço alguns aspectos metodológicos que possam constituir uma base para futuras pesquisas.

Contudo, com esta tese espero estar contribuindo com o conhecimento sobre as respostas das comunidades de invertebrados e dos processos ecológicos ao distúrbio por fogo nos Campos Sulinos. Em geral, posso concluir que a abordagem funcional trouxe muitos benefícios ao monitoramento da biodiversidade, e que há elevada resiliência das assembléias de aranhas e tripes, e dos processos de detritivoria e decomposição às queimadas de pequena escala nos campos.

Palavras-chave: invertebrados terrestres, aranhas, tripes, diversidade funcional, atributos funcionais, processos ecológicos, *bait-lamina*, decomposição, fogo, Campos Sulinos, resiliência.

ABSTRACT

There is a huge need of monitoring the responses of biodiversity and ecological processes to disturbances and land use changes. Several studies have indicated that the functional approach of biodiversity, based on functional traits, facilitates the understanding of community assembly and ecosystem functionality, and thus assists on the identification of their relationships with environmental factors. In the first chapter of this Thesis I present the functional ecology theory applied to studies on terrestrial invertebrates, and I review what functional traits are, how to use them in community description and monitoring, and why, highlighting the connections between invertebrates and ecological processes. In the following chapters I present experimental studies evaluating the functional responses of two invertebrate groups—spiders (Araneae) and thrips (Thysanoptera) – and ecological processes influenced by invertebrates (detritivory and litter decay) to fire disturbance in Campos grasslands.

Burning represents a common strategy for pasture management in Rio Grande do Sul State, and there is a lack of studies regarding their effects on the environment, biodiversity and processes. Our investigation was performed based in a burning experiment at Estação Agronômica of UFRGS, Eldorado do Sul, RS. The design was blocked, with 14 experimental paired plots of 10 x 10 m. One plot from each block was burned at the end of spring 2009, and the other is considered a control plot. Information concerning invertebrates, ecological processes and abiotic habitat properties were obtained from all plots before fire (initial characterization) and 1 month, 6-7 months and 12 months after fire.

For the spider study case, I classified the organisms in families, feeding strategy traits, and measured all spider individuals (1755) thus incorporating all intra and interspecific variability of the communities. On the other hand, in the thrips study case I described functional traits (feeding habits, habitat requirements, and morphological traits) per species (48 spp.), assuming that the variation on functional traits should be higher between species than within species. In both cases, I found patterns indicating environmental filtering, which means that fire and/or the fire-induced habitat changes acted as a filter, sorting organisms with a determined group of traits instead of others. These patterns were dependent on the period after fire considered. For example, one month after fire irregular web spider builders and fungivorous thrips were more uncommon than expected, while vegetation hunter spiders, with large chelicerae, and leaf feeder thrips and thrips associated to grasses increased their proportions. For spiders we also verified a trait-convergence pattern along the plant biomass gradient induced by fire (environmental filtering), and trait-divergence pattern along the vegetation heterogeneity gradient indicating limiting similarity (i.e. increase in coexistence of functionally different organisms, and reduction of competition).

Finally, regarding ecological processes, I found interesting correlations on their drivers, e.g. between detritivory and litter decay, and between these with plant evenness in unburned grasslands. Also, I show that ecological processes are sensitive but resilient to fire, following habitat structure recovery. Additionally, I incorporate to the Thesis a methodology chapter about the bait-lamina test, which evaluates the feeding rates of soil detritivore invertebrates directly. In this pioneer study, I clarify some methodological aspects of measuring invertebrate detritivory that could help future research.

Nevertheless, with this Thesis I hope to contribute to the understanding of invertebrate community and ecological processes responses to fire disturbance in South Brazilian grasslands. Overall, I can conclude that a functional approach brings many benefits to biodiversity monitoring, and also that spiders and thrips communities, and detritivory and decomposition processes are very resilient to the change brought by small scale grassland burning.

Key-words: terrestrial invertebrates, spiders, thrips, functional diversity, functional traits, ecological processes, *bait-lamina*, litter decomposition, fire, South Brazilian grasslands, resilience.

SUMÁRIO

Agradecimentos.....	v
Resumo.....	vii
Abstract.....	ix

Introdução

Efeito de distúrbio sobre invertebrados e processos ecológicos associados.....	22
Os Campos Sulinos e o fogo.....	25
Desenho experimental.....	31
Descrição geral das técnicas empregadas.....	33
Referências bibliográficas.....	35

Capítulo I - O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e porquê?

Resumo.....	40
Abstract.....	40
Resumen.....	41
Introdução.....	42
O quê?.....	44
Como?.....	50
▪ Diversidade funcional e atributos dominantes.....	51
▪ Padrões de organização em comunidades.....	53
• <i>Convergência de atributos</i>	54
• <i>Divergência de atributos</i>	55
Por quê?.....	61
▪ Serviços ecossistêmicos.....	62
Considerações finais.....	68
Agradecimentos.....	69
Referências.....	69

Capítulo II - Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands

Abstract.....	83
Introduction.....	84
Material and Methods.....	86
▪ Study area.....	86
▪ Experimental design.....	87
▪ Spider sampling.....	88
▪ Spider traits.....	89
▪ Vegetation sampling.....	91
▪ Data analysis.....	92
• <i>Data matrices</i>	92
• <i>Community mean traits and diversity</i>	92
• <i>Fire effects and spider community resilience</i>	93
• <i>Relations between spider traits and vegetation traits</i>	94
• <i>Spider assembly patterns</i>	95
Results.....	97
▪ Plant and habitat structure.....	97
▪ Spider data description.....	98
▪ Spider resilience.....	98
▪ Relationships between spider traits and plant traits in burned and control plots.....	100
▪ Spider assembly patterns in plant ecological gradients.....	101
Discussion.....	104
Acknowledgments.....	109
Funding.....	110
References.....	110
Supporting information.....	118
Instruções aos autores, <i>PLoS ONE</i>	122

Capítulo III – Grassland burning effects on Thysanoptera assemblages: a functional perspective

Abstract.....	125
Introduction.....	126
Methods.....	128
▪ Study area and Experimental design.....	128
▪ Thrips species.....	129
▪ Feeding habit and habitat requirement traits.....	129
▪ Morphological traits.....	130
▪ Data analysis.....	132
Results.....	133
▪ Data description.....	133
▪ Functional traits.....	136
▪ Fire effects on thrips assemblages.....	137
Discussion.....	140
Acknowledgements.....	143
References.....	144
Instruções aos autores, <i>Insect Conservation and Diversity</i>	152

Capítulo IV – Avaliação da atividade alimentar dos invertebrados de solo em campos do sul do Brasil – *bait-lamina* test

Resumo.....	159
Abstract.....	157
Introdução.....	158
Material e Métodos.....	160
Resultados e Discussão.....	164
Agradecimentos.....	170
Referências.....	170
Instruções aos autores, <i>Entomobrasilis</i>	174

Capítulo V – Burning effects on detritivory and litter decay in *Campos* grassland

Abstract.....	177
Introduction.....	178
Methods.....	180
▪ Study site.....	180
▪ Experimental design.....	181
▪ Activity of soil organisms.....	182
▪ Leaf litter decomposition.....	183
▪ Habitat characterization.....	184
▪ Statistical analysis.....	185
Results.....	187
▪ Relationships between variables across treatments and time.....	187
▪ Detritivore activity.....	188
▪ Leaf litter decay.....	189
▪ Habitat variables.....	189
Discussion.....	192
▪ Conclusions.....	196
Acknowledgement.....	196
References.....	196
Supporting information.....	202
Instruções aos autores, <i>Austral Ecology</i>	203

Considerações Finais

Invertebrados e processos ecológicos sob efeito de distúrbio.....	205
---	-----

Lista de Figuras

Introdução

- Figura 1. Mapa da distribuição original dos Campos no sul do Brasil, adaptado do Mapa da Vegetação do Brasil (IBGE, 2004). 26
- Figura 2. Desenho experimental com uso do fogo na Estação Agronômica da UFRGS, Eldorado do Sul, RS, demonstrando os sete blocos experimentais, constituídos de uma parcela controle e uma parcela queimada. 32
- Figura 3. Dia que as parcelas foram queimadas na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul, RS. Em (A) o fogo acabara de ser controlado. Em (B) visualiza-se o bloco experimental, constituído de uma parcela queimada e uma não queimada, mas ambas com aceiro. 33
- Figura 4. Técnicas amostrais utilizadas para a coleta dos invertebrados terrestres no experimento com uso do fogo na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul, RS. (A) Pitfall; (B) Rede de varredura da vegetação. 34
- Figura 5. Técnicas para avaliação de processos ecológicos (*Bait-lamina* e *Litter-bag*) no experimento com uso do fogo na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul, RS..... 35

Capítulo I

- Figura 1. Exemplo hipotético de resultados potenciais de dois pesquisadores com diferentes abordagens na análise de um atributo funcional de uma espécie em experimento com o uso do fogo em campos (veja o texto para mais detalhes). A) Abordagem em espécies- considera-se os valores pré-estabelecidos do atributo (quadrados); B) Abordagem em indivíduos- obtém-se dados do atributo em cada parcela (círculos verdes). O círculo vermelho (à direita) representa as médias dos atributos nos tratamentos. 48
- Figura 2. Convergência de atributos funcionais (cor e tamanho) em besouros Carabidae a partir de um pool regional de espécies através de um filtro ambiental (gradiente de cobertura florestal). Paisagens mais florestadas selecionam maior abundância de besouros grandes e escuros, enquanto que as menos florestadas selecionam besouros menores e mais claros. Exemplo de Vandewalle *et al.* (2010). 55

Figura 3. Divergência de atributos funcionais (tamanho) em formigas a partir de competição interespecífica. Veja o texto para maiores detalhes. Duas espécies de formigas alopátricas, com nichos ecológicos similares (A) competem quando entram em simpatria devido à sobreposição de seus nichos (B). Possíveis resultados do conflito: (C) Limitação da similaridade: espécie competitivamente superior domina e a inferior se torna extinta localmente, e (D) coexistência a partir da diferenciação de nichos (seleção de indivíduos com tamanhos diferenciados a partir da plasticidade fenotípica da espécie), o que pode levar ao processo evolutivo de deslocamentos de caracteres (E). Em conjunto, estes processos podem resultar em deslocamento de caracteres em toda comunidade (F), em que os tamanhos médios das espécies são dispersos e assim, mais uniformemente espaçados do que o esperado ao acaso.

58

Figura 4. Invertebrados terrestres e serviços associados. (A) Detritivoria por *Balloniscus glaber* (Ballonisciidae, Isopoda); (B) Remoção de frutos de *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae) por *Acromyrmex* sp. (Formicidae; Hymenoptera); (C) Predação de potenciais insetos-praga por *Argiope argentata* (Araneidae; Araneae); (D) Polinização de pessegueiro por abelhas sem ferrão (Hymenoptera).

65

Capítulo II

Figure 1. Relationships between spider traits and vegetation traits in burned and control plots. Co-inertia analysis results: (A) ordination of control (light-green symbols) and burned plots (dark-orange symbols) based on spider (triangle) and plant traits (square); PCA of (B) spider and (C) plant traits. Short arrows indicate that the plant and animal traits occupy similar positions in the ordination space. Numbers (1 to 7) indicate the blocks. Highlighted traits (B, C) mean significant association with burned or control plot.

101

Figure 2. Spider assembly patterns in ecological gradients. Trait convergence assembly pattern (TCAP) under gradients of plant biomass (A) and plant FD (B). Trait divergence assembly pattern (TDAP) in gradient of plant FD (C). The TDAP plot is composed of an ordination diagram generated on Euclidian distances computed on the composition of spiders communities after fuzzy weighting by the traits which maximized the expression of TDAP (body, chel, eye, iw, ow) related to plant FD. Green symbols mean control plots and orange symbols mean burned plots.....

103

Figure 3. Conceptual map of the main findings of the study for an intermediated time after fire. Unburned plots were most characterized by graminoid-form and taller plants leading to increased proportions of ground hunter spiders. Plant biomass gradient also acted as an important environmental filter for this kind of spiders probably by maintaining proper conditions of shelters and microclimate in soil surface. On the other hand, burned plots presented increased proportions of rosette-form plants with broader leaves which favored spiders building orb webs; this hunting strategy also converged positively in the plant FD gradient influenced by suitable vegetation structure to attach their webs. Additionally, spider individuals occurring in more functionally diverse plant communities were more functionally diverse concerning their traits (body, chelicerae and eye size, and web type building) because functionally diverse plant communities provide more ecological niches and increased possibility of resource exploitation, following the habitat heterogeneity hypothesis.

108

Figure S1. Matrices used in statistical analyses. Spider matrices are described by B_S (individuals by traits), W_S (plots by the presence of the individuals), and F_S (plots by the abundance of individuals classified in families). Plant matrices are described by B_P (species by traits), W_P (plots by the cover of species), and the environmental vectors E_{PB} (plots by aboveground biomass) and E_{FD} (plots by plant functional diversity). Matrix T is computed by matrix multiplication $T = WB$ for both spiders (T_S) and plants (T_P), and represent community weighted mean traits (CWM).....

120

Figure S2. Spider community resilience to fire. Mean (\pm SE) of spider individual's abundance (log transformed) (A) and family Simpson diversity (B) in control (light-green symbols) and burned (dark-orange symbols) plots; and similarity coefficients of spider family composition (C) between control and burned plots in different sampling dates (before fire, 1, 6-7, 12 months after fire). Probability values from analysis of variance (A and B in blocks) with permutation tests are presented.....

121

Capítulo III

Figure 1. Morphological traits measured in thrips. (A) Body length; (B) Tibia length; (C) Antenna length; (D) Eye width.....

130

Figure 2. Allometric relationships between body and appendix size in 48 Thysanoptera species. Each point represents the average functional trait value for one species. r^2 and P-values are presented.....

131

Figure 3. Venn diagram representing shared and exclusive thrips species between treatments (C: control plots; B: burned plots) for different sampling dates before and after fire.

136

Fig. 4. Relationship between species richness and functional diversity of thrips assemblages in a grassland ecosystem. Each point represents one experimental unit (n=56). The solid line represents the linear model ($r^2= 0.57$), and the dotted line the saturating model ($r^2= 0.66$)..... 137

Figure 5. Mean effect sizes (*Glass' Δ*) of fire on species richness (all species, each feeding habit and grass associated thrips) and their bootstrapped 95% confidence intervals for sampling performed before fire (no applied treatments, A), 1 month (B) and 12 months after fire (C). Confidence Intervals overlapping the value zero indicate a non-significant effect size based on $P < 0.05$. Symbols in white indicate effect sizes different from the null expectation. 138

Figure 6. Mean effect sizes (*Glass' Δ*) of fire on thrips FD and community mean morphological traits (body, relative leg, relative antenna, and relative eye size) and their bootstrapped 95% confidence intervals for sampling performed before fire (no applied treatments, A), 1 month (B) and 12 months after fire (C). Confidence Intervals overlapping the value zero indicate a non-significant effect size based on $P < 0.05$. Symbols in white indicate effect sizes different from the null expectation. Wing presence was not analyzed at 12 months a.f. because there was no variability for them. 139

Capítulo IV

Figura 1. Precipitação e temperatura (média, máxima e mínima) durante o período de estudo para a região metropolitana de Porto Alegre, RS, próxima ao sítio de estudo..... 162

Figura 2. Organismos nas *bait-lamina* consumindo a isca: nematódeos (A), ácaro oribatídeo (B) e fungos (C)..... 164

Figura 3. Consumo alimentar em *bait-lamina* horizontais (A) e verticais (B) ao longo dos períodos de exposição nas diferentes categorias analisadas..... 165

Figura 4. Consumo alimentar médio em *bait-lamina* de acordo com a profundidade do solo. Letras iguais demonstram que não há diferença estatística (teste de permutação). Para a análise, os períodos amostrais foram considerados blocos..... 167

Figura 5. Comparação da atividade alimentar da fauna do solo entre área excluída de pastejo e área pastejada considerando duas técnicas de quantificação de consumo (conservadora- cat. 2 +3) e prática (cat. 3) ao longo do período de exposição das lâminas..... 168

Capítulo V

Figure 1. Experimental design. 182

Figure 2. PCA biplot diagram based on the correlation matrix of ecological processes, soil fauna density and habitat characteristics across different fire treatments and time (A-D). Only the first two main axes are shown. Open circles identify control (unburned) plots and black circles the burned plots. Variables are abbreviated as follows: Detrit= % consumed holes in all bait-laminae; Decay= % litter mass loss; Soil_fauna= Log (x+1) of soil fauna abundance; Soil_temp= soil temperature data normalized inside each experimental block; Humidity= soil surface humidity data normalized inside each experimental block; Canopy= canopy openness index (Co); P_richness= plant species richness; P_evenness= plant species evenness. The variance explained by principal components 1 and 2 are shown in parentheses.....

188

Figure 3: Average (\pm standard errors) for the percentage of leaf-litter mass remaining in litter bags (A), soil fauna feeding activity represented by the percentage of empty holes in bait-lamina on the soil surface (B) and belowground (C), and density of soil fauna in experimental burned and control plots before and after fire. Open circles identify control plots and black ones burned plots. In (A) some black circles are hidden by open circles. Probability values from ANOVA in blocks (n=7) with permutation tests are shown.....

190

Figure 4. Average (\pm standard errors) of soil temperature (A), soil surface humidity (B), canopy openness index (C), and plant species evenness (D) in experimental burned and control plots before and after fire. Open circles identify control plots and black ones burned plots. Probability values from ANOVA in blocks (n=7) with permutation tests are shown.....

191

Lista de Tabelas

Capítulo I

Tabela 1. Atributos morfológicos de formigas e seus significados funcionais. Adaptado de Silva & Brandão (2010).....	45
Tabela 2. Atributos de Carabidae (Coleoptera) em um estudo em 24 paisagens na Europa. Fonte Vandewalle <i>et al.</i> 2010.....	50
Tabela 3. Serviços e processos ecossistêmicos influenciados por atributos de invertebrados terrestres. Modificado de de Bello <i>et al.</i> 2010b.....	64

Capítulo II

Table1. Description of spider and plant traits used in the study.....	90
Table 2. Vegetation variables in burned and unburned experimental plots at different sampling periods.....	97
Table 3. Summary of the results of spider functional resilience to fire. Probability values from analysis of variance in blocks with permutation test obtained for functional measures of spider community between control and burned plots at different sampling dates before and after fire (a.f.). For CWM_all traits the analysis was multivariate. In case of significant differences, positive or negative effects of fire are showed in brackets.....	99
Table 4. Summary of the results of spider assembly patterns in ecological gradients. Spider trait subsets maximizing, at the community level, the expression of trait-convergence assembly patterns (TCAP) and trait-divergence assembly patterns (TDAP) related to plant biomass and plant FD ecological gradients. See Table 1 for descriptions of trait abbreviations.....	102
Table S1. Description of spider data. Family affiliation used in the classification of spider feeding strategies, and number of individuals sampled in soil and vegetation in the study..	118
Table S2. Summary of the results of plant functional resilience to fire. Probability values from analysis of variance in blocks with permutation test obtained for plant community indices between control and burned plots before and after fire (a.f). For CWM_all traits the analysis was multivariate. In case of significant differences, positive or negative effects of fire are showed in brackets.....	119

Capítulo III

Table 1. Species of Thysanoptera and their frequencies in experimental units across four sampling in control and burned treatments (total=7). The species are ordered by frequency of occurrence. a.f.: after fire.....

134

Supplementary Table 1 Thysanoptera species/morphospecies described by morphological functional traits, feeding guild (Pr= predator; Flo= Flower-feeding; Fu= Fungivorous; Le= Leaf-feeding) and grass association.

150

Capítulo V

Supporting Information 1. Pearson correlation values (bottom/left in white) and probability values (top/right in grey) for comparison between all variables pairwise for each sampling period. See the Methods section for further information on the variables, and legend of Fig.1 for abbreviations. Bold values indicate significant correlation ($P < 0.05$).

202

INTRODUÇÃO

Efeito de distúrbio sobre invertebrados e processos ecológicos associados

A compreensão de como as espécies se organizam e se associam em assembleias ou comunidades nos ecossistemas é um desafio aos ecólogos (Keddy e Weiher, 1999). As comunidades parecem resultar de um arranjo de espécies que se complementam em seus nichos ecológicos, podendo seguir regras ou padrões de organização. De acordo com Wilson (1999), dois tipos básicos de padrões podem ser encontrados: 1) padrões mediados pelo ambiente, e 2) padrões mediados por interações entre as espécies, como a competição. Ambos podem estar combinados nas comunidades naturais, e para distingui-los é importante determinar as variáveis associadas a esses padrões.

O avanço na busca de padrões de organização em comunidades complexas e extremamente ricas em espécies, como a dos invertebrados terrestres, pode ser mais facilmente alcançado a partir de uma abordagem funcional (McGill et al. 2006; Silva e Brandão, 2010). Esta abordagem consiste na descrição dos atributos dos organismos, que podem ser morfológicos, fisiológicos, de história de vida, comportamentais, etc, e que refletem seus nichos ecológicos. Quando as espécies numa comunidade tendem a ser mais semelhantes em seus requerimentos ecológicos, há convergência dos seus atributos. Esta tendência pode ser dada devido à ação de um filtro ambiental (Wilson, 1999) (e.g. substrato, estrutura de habitat, regime de distúrbios), selecionando espécies com atributos mais semelhantes. Por outro lado, se os atributos estão divergindo, eles também podem estar sujeitos a um filtro ambiental, mas demonstrando a influência de competição. O princípio da limitação da similaridade estabelece que a coexistência de duas espécies num

mesmo habitat não é possível (exclusão competitiva) caso a sobreposição de seus nichos seja muito grande (MacArthur e Levins, 1967). Estas tendências paradoxais de convergência e divergência dos atributos das espécies ao longo de gradientes ambientais podem ser testados com modelos nulos (Pillar et al., 2009). Caso não sejam constatadas tendências como essas, se poderia passar a considerar que os atributos das espécies são irrelevantes na formação e organização das comunidades ao longo do gradiente considerado. Estas são questões ainda em aberto na ecologia, e uma avenida de pesquisa ativa para diversos grupos de pesquisa.

O uso de atributos para descrever comunidades apresenta diversas vantagens, dentre elas 1) revelar mais mecanisticamente suas respostas a distúrbios, e permitir a extrapolação destes resultados para escalas mais amplas, e.g. comparações entre diferentes regiões onde a composição de espécies difere, e 2) predições sobre funções e serviços ecossistêmicos prestados por essa comunidade (Hopper et al. 2005). De acordo com uma revisão da literatura realizada por de Bello et al. (2010), plantas vasculares e artrópodes são os grupos mais bem estudados quanto a esta relação de atributos funcionais e processos. Decomposição, ciclagem de nutrientes e fertilidade do solo são altamente influenciados por atributos da fauna de invertebrados como tamanho de corpo, atividades de escavação, história de vida, hábito alimentar e ecomorfologia. Por outro lado, parece que no processo de dispersão de sementes, realizado principalmente por formigas e besouros, os atributos importantes são o tamanho do corpo, as estratégias de forrageamento e os padrões de atividade diária dos dispersores. Como invertebrados terrestres constituem um grupo animal megadiverso e abundante em praticamente todos os ecossistemas terrestres, prestando serviços ambientais indispensáveis aos mesmos (Lavelle et al. 1993), são organismos ideais para investigações acerca dos padrões de organização das comunidades e seus efeitos na dinâmica dos ecossistemas.

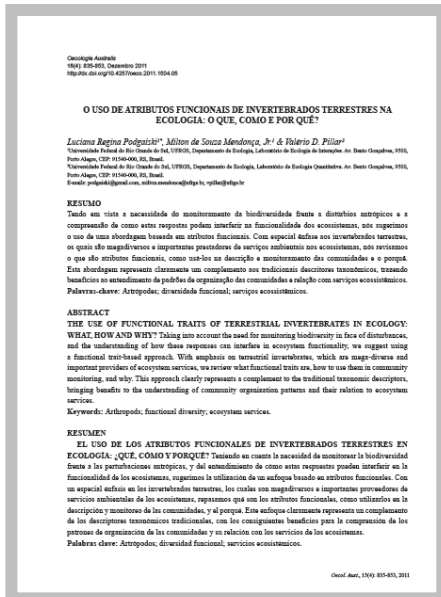
Distúrbios são inerentes aos ecossistemas e, dependendo de sua escala, intensidade e severidade, extremamente importantes para a manutenção da diversidade biológica em todos os ecossistemas (White e Jentsch, 2001; Bond e Keeley, 2005). Como distúrbios removem biomassa/ indivíduos dos ecossistemas e modificam condições abióticas, eles atuam como forças reorganizadoras das comunidades, diminuindo a abundância de espécies competitivamente superiores, filtrando potencialmente aquelas capazes de se estabelecer/manter, e em muitos casos, aumentando a coexistência de espécies (Bengtsson, 2002; Cadotte, 2007).

Com esta tese, meu objetivo é avançar em estudos ecológicos contemplando a diversidade da assembléias de invertebrados terrestres, com especial ênfase à abordagem funcional da diversidade, e processos ecológicos, como a decomposição, em áreas campestres sob o efeito de distúrbio.

A tese está constituída de cinco capítulos, que constituem cinco artigos científicos. Cada capítulo apresenta suas peculiaridades e objetivos próprios, e contribuem com inovações ao conhecimento e aprimoramento da ecologia de comunidades e ecossistemas.

O **Capítulo I**- "*O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e porquê?*" publicado no periódico *Oecologia Australis* em 2011, constitui efetivamente o capítulo introdutório da tese, no qual eu apresento o arcabouço teórico da ecologia funcional aplicada ao estudo dos invertebrados terrestres. Este foi o primeiro artigo a ser elaborado no período do doutorado, e foi concebido com a idéia de explorar e justificar o uso de atributos funcionais no entendimento da organização das comunidades e monitoramento especialmente frente a mudanças no uso da terra e distúrbios. Este artigo foi publicado em português e escrito de uma maneira didática e acessível a vários públicos, desde jovens estudantes com interesse no tema, técnicos

gestores que planejam usar os invertebrados e/ou atributos funcionais como ferramentas no monitoramento da biodiversidade, pesquisadores que estão iniciando suas carreiras nesta área e precisam de fundamentação (como foi meu caso aqui) até aqueles que desejam se atualizar sobre as tendências da ecologia.



*Os objetivos do **Capítulo I** foram revisar o que são atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades de invertebrados terrestres e por quê?*

Em seguida, eu foco nos efeitos do distúrbio por fogo em Campos do Sul do Brasil para avaliar a resiliência e organização das comunidades com base em seus atributos funcionais e os processos ecológicos.

Os Campos Sulinos e o fogo

No sul do Brasil, Campos são os ecossistemas naturais predominantes (Figura 1), incluídos pela classificação do IBGE nos biomas Pampa, no sul e oeste do Rio Grande do Sul, e Mata Atlântica, no planalto associados às matas com Araucária. Apesar de apresentarem uma alta diversidade de flora e fauna (Boldrini, 2009; Bencke, 2009) e constituírem fonte nativa forrageira para a atividade pecuária no Rio Grande do Sul, tradicional atividade econômica no estado (Pillar et al. 2009), os campos têm recebido atenção insuficiente tanto

cientificamente quanto por parte de políticas de conservação (MMA, 2000; Overbeck et al., 2007). As crescentes taxas de perda de hábitat e conversão em usos silvicultural e agrícola, associado à falta de unidades de conservação (apenas 0,33% da área de campos está contida em UCs, Overbeck et al., 2007) fazem dos Campos Sulinos ecossistemas ameaçados.

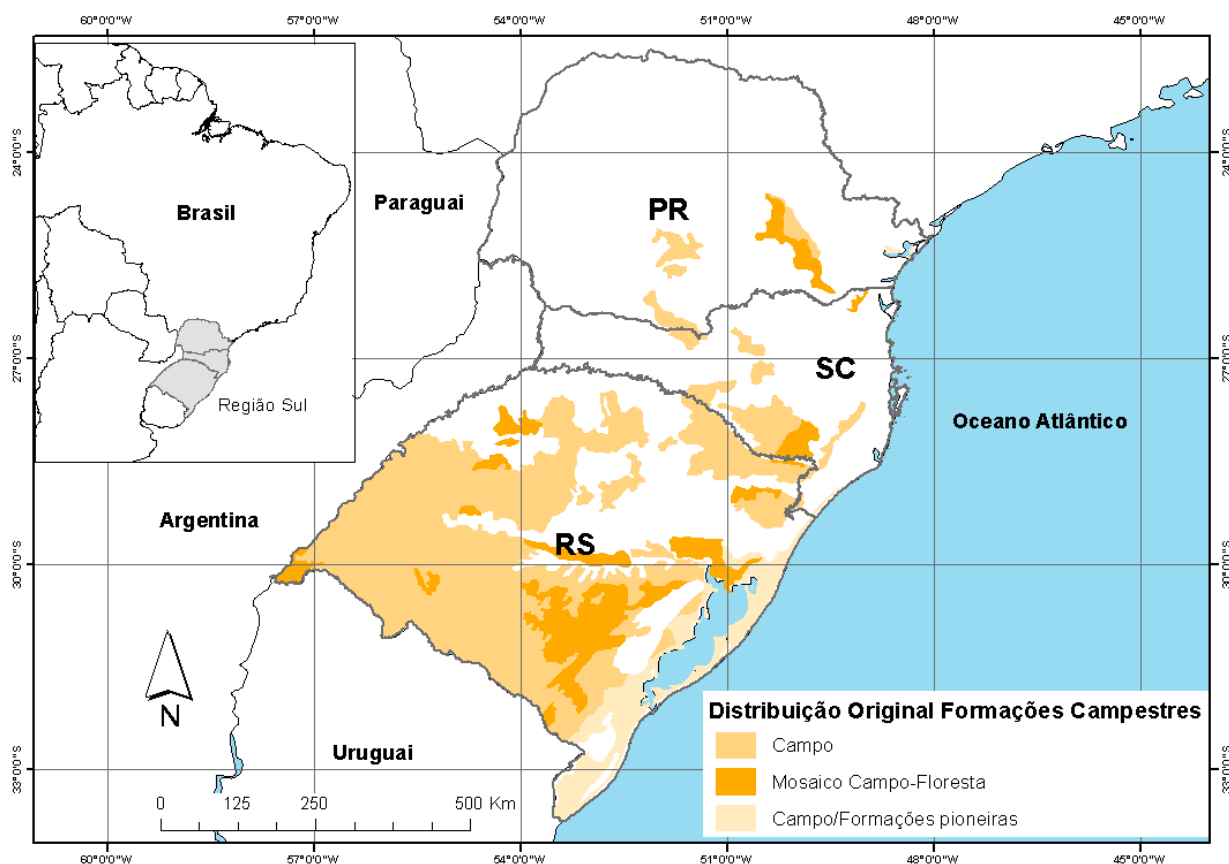


Figura 1. Mapa da distribuição original dos Campos no sul do Brasil, adaptado do Mapa da Vegetação do Brasil (IBGE, 2004).

O tradicional manejo pastoril e o uso do fogo são distúrbios chave para a manutenção da fisionomia e da diversidade dos Campos (Overbeck et al., 2007; Cordeiro e Hasenack, 2009). Campos com ausência de distúrbios geralmente apresentam uma maior homogeneização estrutural, com dominância de gramíneas cespitosas, as quais são competitivamente superiores a outras espécies, como as ervas prostradas, levando à perda

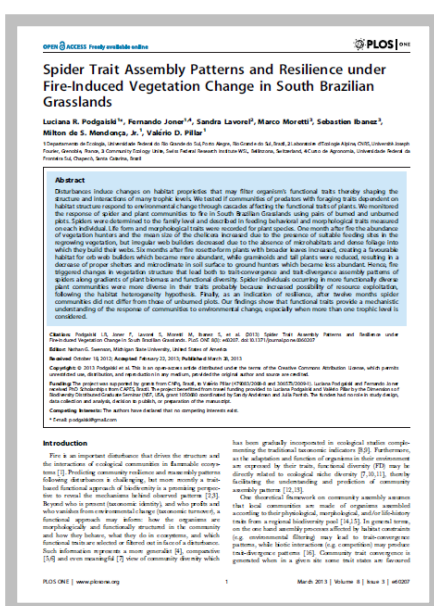
de espécies e redução da diversidade (Overbeck et al., 2005). Além disto, dependendo da proximidade de fontes de propágulos, plantas lenhosas invadem os campos levando a mudanças estruturais que potencialmente caracterizam a expansão florestal (Behling et al., 2007; Müller et al., 2012).

Excluindo-se os casos acidentais, as queimadas nos Campos Sulinos são propositais com o intuito de manejar o campo, apesar do Código Florestal Brasileiro, lei 4.771/65 de 1965, proibir seu uso. Proprietários de terras e pecuaristas, em especial nos Campos de Cima da Serra e regiões de mosaico campo-floresta, usam o fogo para reduzir a abundância de arbustos e espécies lenhosas, a biomassa morta acumulada em pé após o inverno, e consequentemente melhorar a qualidade da forragem (Pillar e Quadros, 1997; Behling et al., 2007). O comportamento das queimadas é influenciado por fatores como inclinação da área, estação do ano e direção e velocidade do vento, mas principalmente pelo histórico de manejo das mesmas (e.g. intensidade de pastejo e frequência de fogo, que determinam a quantidade de material combustível disponível) (Fidelis et al., 2010). Contudo, geralmente o fogo ocorre com baixa intensidade, e se espalha moderadamente (Fidelis et al., 2010) formando uma paisagem heterogênea em mosaico com manchas de campo queimado inseridas na matriz campestre não queimada. Nestas manchas a recuperação da vegetação é por rebrote e rápida, e não são verificadas mudanças na composição de espécies de plantas de uma forma geral (Overbeck et al., 2005; Overbeck e Pfadenhauer, 2007; Fidelis et al., 2012).

São praticamente inexistentes estudos contemplando os efeitos (diretos e indiretos) do fogo em comunidades animais nos Campos Sulinos. Eu selecionei dois grupos de invertebrados terrestres: aranhas (Araneae) e tripses (Thysanoptera) como modelos animais e avaliei estes efeitos ao longo do tempo.

O **Capítulo II** da tese- "*Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands*" foi escrito durante o período de doutorado sanduiche que realizei na França e Suíça, em parceria com pesquisadores renomados como Dr. Sandra Lavorel, Dr. Marco Moretti e Dr. Sebastien Ibanez, e publicado na revista internacional *PLOS One* no início do ano de 2013. Este capítulo também conta com a colaboração do Dr. Fernando Joner o qual contribuiu com a descrição das comunidades de plantas campestres do sistema de estudo.

Aqui nós examinamos como o distúrbio por fogo nos Campos Sulinos afeta, do ponto de vista funcional, a assembléia de aranhas – que são artrópodes exclusivamente predadores extremamente influenciáveis pela estrutura de hábitat. Monitoramos as comunidades em termos de atributos de comportamento alimentar (estratégias de captura de presas, e.g. construtoras de teias orbiculares, teias irregulares, caçadoras do solo e caçadoras da vegetação) e atributos morfológicos mensurados em cada indivíduo (corpo, olhos, pernas, quelíceras), e testamos como estes respondem às mudanças nos atributos funcionais de plantas, e aos gradientes ambientais de biomassa e diversidade funcional da vegetação induzidos pelo distúrbio.



*Os objetivos específicos do **Capítulo II** foram*

- (1) acessar a resiliência das aranhas ao fogo,*
- (2) detectar relações entre atributos funcionais de aranhas e atributos funcionais de plantas, e*
- (3) explorar padrões de convergência e divergência de atributos em gradientes ambientais gerados pelo fogo.*

O **Capítulo III**- "*Taxonomic and functional responses of Thysanoptera assemblages to grassland burning*" ainda é inédito. Este artigo foi concebido em parceria com o colega Dr. Adriano Cavalleri, especialista no grupo Thysanoptera, o qual contribuiu minuciosamente com a identificação taxonômica de tripes, e com a estudante Claire P.R. Ferrando que auxiliou em laboratório para a determinação dos atributos deste grupo.

Nós avaliamos do ponto de vista taxonômico e do ponto de vista funcional as respostas ao fogo pelas comunidades de tripes. Utilizamos atributos funcionais descritos por espécies referentes a estratégias alimentares (e.g. se as espécies eram predadoras, fungívoras, se alimentavam de plantas verdes ou flores), requisitos de hábitat (associação ou não com gramíneas) e morfologia (presença de asas, corpo, olhos, pernas). Eu considero este artigo de suma importância para a ecologia e conservação de Thysanoptera, tendo em vista a total inexistência de estudos com este grupo relacionados a suas respostas a distúrbios e organização de comunidades.

*Os objetivos do **Capítulo III** foram explorar os efeitos do fogo em aspectos funcionais e taxonômicos das comunidades de tripes e avaliar seu tempo de resiliência no ecossistema.*

Os próximos capítulos abordam os efeitos de distúrbio nos processos ecológicos modelados diretamente e/ou influenciados por invertebrados terrestres e seus atributos funcionais. Para isso, eu selecionei os processos de detritivoria por invertebrados e decomposição de serapilheira.

No **Capítulo IV** – "*Avaliação da atividade alimentar dos invertebrados de solo em Campos do Sul do Brasil – bait-lamina test*", publicado no periódico *Entomobrasilis* em 2011, com a colaboração da estudante Fernanda S. Silveira, descrevemos em detalhe uma técnica para avaliar o processo ecológico de detritivoria pela fauna de solo. Apesar de grandes

potencialidades, esta técnica é geralmente negligenciada em estudos ecológicos e de monitoramento de distúrbios, e até o momento nunca havia sido utilizada nos Campos Sulinos. Aqui nós relatamos seu uso pioneiro nestes ecossistemas campestres. Este capítulo representou um experimento piloto para uso efetivo da técnica no capítulo final da tese e, assim como o primeiro capítulo desta, foi redigido em português sob linguagem mais didática para atingir diversos públicos.



Os objetivos específicos do **Capítulo IV** foram

- (1) descrever para Campos do Sul do Brasil o comportamento alimentar dos invertebrados de solo nas bait-lamina,
- (2) acessar o consumo alimentar ao longo da profundidade do solo (0-8 cm), e
- (3) analisar duas formas de quantificação do consumo alimentar na comparação entre duas áreas campestres: uma pastejada e outra sem pastejo.

E finalmente o **Capítulo V** – “*Burning effects on detritivory and litter decaying processes in Campos grassland*”, aceito na revista *Austral Ecology*, apresentou diversos colaboradores desde pesquisadores como Dr. Gerhard E. Overbeck e Dr. Fernando Joner, até estudantes como Camila S. Goldas, Claire P.R. Ferrando e Fernanda S. Silveira. Este capítulo relata os efeitos do fogo, e das mudanças estruturais do habitat induzidas pelo fogo, nos processos de detritivoria pela fauna de solo e no decaimento da serapilheira na superfície do solo ao longo do tempo. Obtivemos informações sobre a resiliência destes processos, assim como indicadores dos seus agentes modeladores, como temperatura do solo, umidade, abertura de dossel, densidade da fauna de solo (ácaros e colêmbolos), riqueza e equidade de plantas nos Campos Sulinos.



*Os objetivos do **Capítulo V** foram investigar como o fogo, e as mudanças estruturais que este produz no habitat campestre, afetam processos como a detritivoria e decomposição de serapilheira.*

A investigação sobre os efeitos das queimadas na diversidade de invertebrados e processos ecológicos (Capítulos II, III e V) foi realizada com base em um experimento de queima controlada, descrito a seguir.

Desenho experimental

O experimento foi conduzido em campos nativos (30°06'58"S; 51°41'05"W), sem pastejo, e sem histórico de fogo, na Estação Agronômica da UFRGS, em Eldorado do Sul, RS. Foram demarcadas 14 parcelas experimentais de 10 m x 10 m em pares, em campo homogêneo e levemente inclinado. Cada par de parcelas distava seis metros, e constituiu um bloco experimental. Os blocos eram distantes entre si pelo menos 50 m. Uma parcela aleatorizada de cada bloco foi queimada no final da primavera de 2009, e a outra parcela foi considerada a parcela controle (Figura 2).

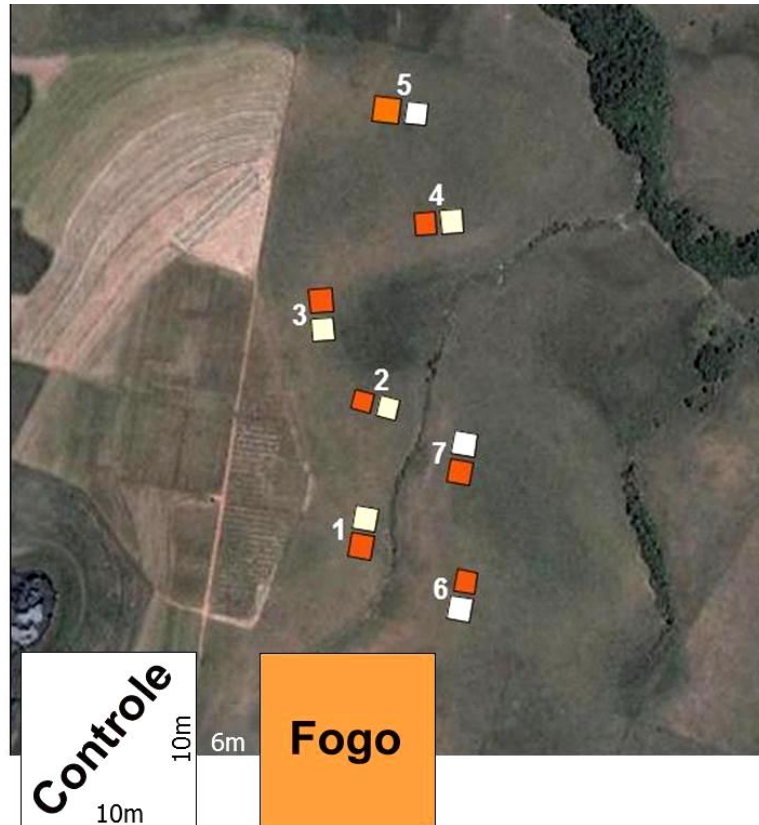


Figura 2. Desenho experimental com uso do fogo na Estação Agronômica da UFRGS, Eldorado do Sul, RS, demonstrando os sete blocos experimentais, constituídos de uma parcela controle e uma parcela queimada.

Alguns dias antes das queimadas, um aceiro (corte raso da vegetação) foi realizado ao redor de todas as parcelas. No dia das queimadas os aceiros foram molhados com água para prevenir o escape do fogo de dentro das parcelas de interesse. O fogo foi ateado em uma das extremidades da parcela sorteada (aquela a favor do vento) e o vento dissipou o fogo até a outra extremidade, onde era apagado com abafadores. Um caminhão pipa ofereceu suporte ao manejo, do qual era coletado água para molhar o aceiro, e também pagar o fogo quando este ultrapassava o limite da parcela experimental (Figura 3). As queimadas foram devidamente autorizadas pela Secretaria Estadual do Meio Ambiente.



Figura 3. Dia que as parcelas foram queimadas na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul, RS. Em (A) o fogo acabara de ser controlado. Em (B) visualiza-se o bloco experimental, constituído de uma parcela queimada e uma não queimada, mas ambas com aceiro.

Técnicas empregadas

Invertebrados terrestres foram coletados em todas as parcelas experimentais em quatro ocasiões amostrais: antes do fogo (início da primavera de 2009), um mês após o fogo (verão de 2010), entre seis e sete meses após o fogo (inverno de 2010) e 12 meses após o fogo (verão de 2010/2011). Para a coleta dos organismos do solo, foram utilizadas cinco armadilhas do tipo pitfall por parcela (9 cm de diâmetro, com 200 ml de álcool 70% e algumas gotas de detergente; Figura 4A) que ficaram abertas durante quatro dias. Na

vegetação, coletamos os invertebrados com rede de varredura (0,1 m²; Figura 4B) em quatro transecções no interior das parcelas, durante os períodos da manhã e tarde.

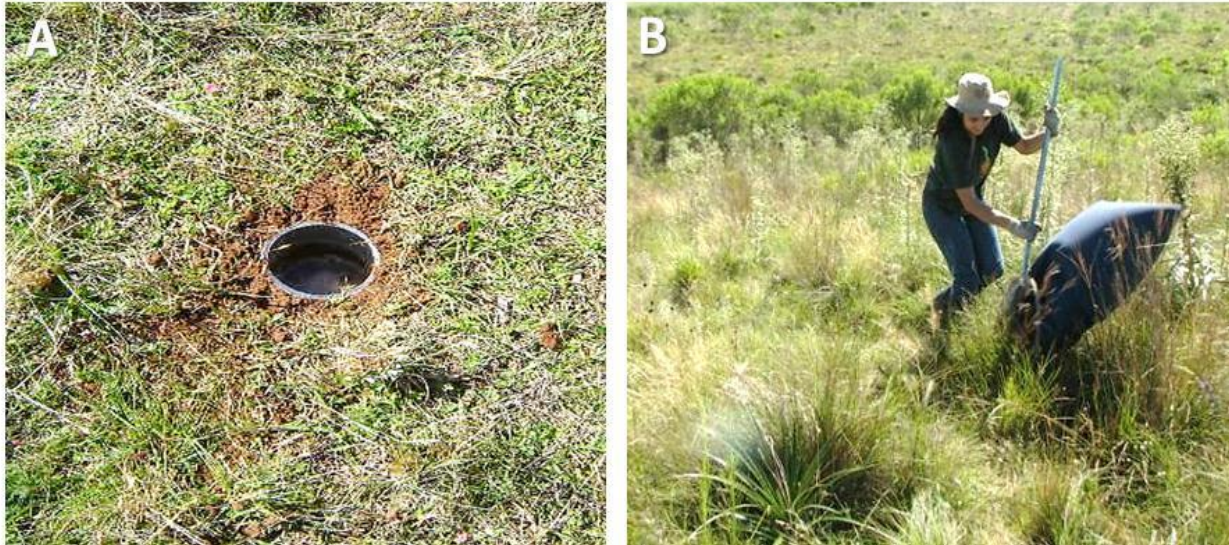


Figura 4. Técnicas amostrais utilizadas para a coleta dos invertebrados terrestres no experimento com uso do fogo na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul, RS. (A) Pitfall; (B) Rede de varredura da vegetação.

Em laboratório, os organismos coletados representantes da macrofauna (Swift et al., 1979) foram contabilizados e separados em grupos taxonômicos em estereomicroscópio, e devidamente preservados em álcool 80%. Um total de 20.753 invertebrados terrestres foram coletados em todo o experimento (66% na vegetação e 34% no solo) representantes de 23 grupos taxonômicos. Os mais abundantes foram Hemiptera (28%), Hymenoptera (27%), Diptera (12%), Coleoptera (8,6%), Araneae (8,5%), Orthoptera (7%) e Thysanoptera (4,4%).

Nos mesmos períodos amostrais dos invertebrados terrestres (antes e após o fogo), foram instalados experimentos acessando a atividade alimentar da fauna de solo (detritivoria) e o decaimento de serapilheira na superfície do solo. A avaliação da atividade de detritivoria pela fauna de solo foi feita a partir do ensaio de *bait-lamina* (Figura 5;

descrito em detalhe no capítulo IV), tendo sido instaladas 10 *bait-laminae* em cada parcela (cinco dentro do solo e cinco na superfície do solo). As taxas de detritivoria foram calculadas com base no desaparecimento percentual (consumo) da isca nas lâminas durante o tempo de exposição, que variou de 18 a 21 dias. Por sua vez, o decaimento de serapilheira na superfície do solo foi avaliado com bolsas de folhiço (*litter-bags*, 10 x 10cm; 1 mm² malha; Figura 5) contendo 3g de mistura padronizada de folhas senescentes nativas da área de estudo. Antes do fogo, a perda de massa foliar em litter-bags foi avaliada durante o período de 38 dias, e após o fogo respectivamente após 38, 182 e 368 dias de exposição nas parcelas experimentais, considerando-se dados de três a cinco litter-bags por parcela. As taxas de decaimento da massa de serapilheira foram estimadas com base na diferença percentual da massa inicial e da massa remanescente em cada litter-bag e data amostral.



Figura 5. Técnicas para avaliação de processos ecológicos (*Bait-lamina* e *Litter-bag*) no experimento com uso do fogo na Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul, RS.

Refências Bibliográficas

Behling H, Pillar VD, Müller SC, Overbeck GE. 2007. Late-Holocene fire history in a forest–grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10: 81-90.

- Bencke GA. 2009. Diversidade e conservação da fauna dos Campos do Sul do Brasil. In: Pillar VD, Müller SC, Castilhos ZMS. & Jacques AVA (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*, pp. 101-121. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bengtsson J. 2002. Disturbance and resilience in soil animal communities. *European Journal of Soil Biology* 38: 119-125.
- Boldrini II. 2009. A flora dos Campos do Rio Grande do Sul. In: Pillar VD, Müller SC, Castilhos ZMS & Jacques AVA (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*, pp. 63-77. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bond WJ, Keeley JE. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 387-394.
- Cadotte MW. 2007. Competition–colonization trade-offs and disturbance: Effects at multiple scales. *Ecology* 88: 823-829.
- Cordeiro JLP, Hasenack H. 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In: Pillar VD, Müller SC, Castilhos ZMS & Jacques AVA (eds). *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*, pp. 285-299. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- de Bello F, Lavorel S, Diaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, da Silva PM, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA e Harrison PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873-2893.
- Fidelis A, Delgado-Cartay MD, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, et al. 2010. Fire intensity and severity in Brazilian Campos Grasslands. *Interciencia* 35: 739-745.
- Fidelis A, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2012. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science* 23: 552-562.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J e Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 71: 3-35.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 2004. Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de Biomas do Brasil. //http://www.ibge.gov.br.

Keddy PA e Weiher E. 1999. Introduction: The scope and goals of research on assembly rules. In: Weiher E & Keddy PA (eds). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*, pp. 1-20. Cambridge, UK, Cambridge University Press.

Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S, Barois S, Toutain F, Spain A, Schaefer R. 1993. A hierarchical model for decomposition in the terrestrial ecosystem: application to soil in the humid tropics. *Biotropica* 25: 130-150.

MacArthur R e Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 141: 398-408.

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E e Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.

Ministério do Meio Ambiente (MMA), 2000. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos. Relatório Técnico, Brasília.

Müller SC, Overbeck GE, Pfadenhauer J, Pillar VD. 2012. Woody species patterns at forest–grassland boundaries in southern Brazil. *Flora* 207: 586-598.

Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2005. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 655-664.

Overbeck GE, Pfadenhauer J. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora* 202: 27-49.

Overbeck G, Müller S, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco C, Boldrini II, Both R e Forneck E. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101-116.

Pillar VD, Quadros FLF. 1997. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. *Coenoses* 12: 119-126.

Pillar VD, Duarte LS, Sosinski Jr EE e Joner F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.

Silva RR e Brandão CRF. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs* 80: 107-124.

Wilson BJ. 1999. Assembly rules in plant communities. In: Weiher E & Keddy PA (eds). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*, pp. 130-164. Cambridge, UK, Cambridge University Press.

White PS, Jentsch A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-449.

CAPÍTULO I

O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: o que, como e porquê?

com Milton de Souza Mendonça Jr. & Valério De Patta Pillar

Detalhe das antenas
lameladas e olhos
-atributos funcionais-
do besouro
Chrysina lecontei
Scarabaeidae

Foto: Alex Wild



Artigo publicado na revista científica
Oecologia Australis 15(4): 835-853 (2011)
PPG Ecologia/ Universidade Federal do Rio de Janeiro

O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: o que, como e por quê?

Resumo

Tendo em vista a necessidade do monitoramento da biodiversidade frente a distúrbios antrópicos e a compreensão de como estas respostas podem interferir na funcionalidade dos ecossistemas, nós sugerimos o uso de uma abordagem baseada em atributos funcionais. Com especial ênfase aos invertebrados terrestres, os quais são megadiversos e importantes prestadores de serviços ambientais nos ecossistemas, nós revisamos o que são atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades e o porquê. Esta abordagem representa claramente um complemento aos tradicionais descritores taxonômicos, trazendo benefícios ao entendimento de padrões de organização das comunidades e relação com serviços ecossistêmicos.

Palavras-chave: artrópodes; diversidade funcional; serviços ecossistêmicos

Abstract

The use of functional traits of terrestrial invertebrates in ecology: what, how and why?

Taking into account the need for monitoring biodiversity in face of disturbances, and the understanding of how these responses can interfere in ecosystem functionality, we suggest using a functional trait-based approach. With emphasis on terrestrial invertebrates, which are mega-diverse and important providers of ecosystem services, we review what are functional traits, how to use them in community monitoring, and why. This approach clearly represents a complement to the traditional taxonomic descriptors, bringing benefits to the understanding of community organization patterns and their relation to ecosystem services.

Keywords: arthropods; functional diversity; ecosystem services

Resumen

El uso de los atributos funcionales de invertebrados terrestres en Ecología: ¿qué, cómo y porqué?

Teniendo en cuenta la necesidad de monitorear la biodiversidad frente a las perturbaciones antrópicas, y del entendimiento de cómo estas respuestas pueden interferir en la funcionalidad de los ecosistemas, sugerimos la utilización de un enfoque basado en atributos funcionales. Con un especial énfasis en los invertebrados terrestres, los cuales son megadiversos e importantes proveedores de servicios ambientales de los ecosistemas, repasamos qué son los atributos funcionales, cómo utilizarlos en la descripción y monitoreo de las comunidades, y el porqué. Este enfoque claramente representa un complemento de los descriptores taxonómicos tradicionales, con los consiguientes beneficios para la comprensión de los patrones de organización de las comunidades y su relación con los servicios de los ecosistemas.

Palabras clave: artrópodos; diversidad funcional; servicios ecosistémicos

Introdução

A ação humana no meio ambiente tem afetado profundamente a persistência e a distribuição dos organismos pelo globo, o que por sua vez influencia a prestação de serviços ambientais à humanidade (Chapin *et al.* 2000, Hassan *et al.* 2005, Hooper *et al.* 2005, Landis *et al.* 2008, de Bello *et al.* 2010b). Não somente pela redução da diversidade biológica *per se*, mas essencialmente devido à perda e/ou modificações de atributos biológicos funcionais nas comunidades, serviços tais como polinização (Greenleaf *et al.* 2007), dispersão de sementes (Hughes & Westoby 1992) e controle de doenças e de pragas agrícolas (Bianchi *et al.* 2009) podem ser afetados. O bem-estar da humanidade também é posto em jogo quando os efeitos acontecem nos processos ecossistêmicos como a produtividade primária e decomposição (Heemsbergen *et al.* 2004), os quais apoiam diretamente a produção de alimentos, fibras, água potável, abrigo e remédios (Díaz *et al.* 2005). Esta situação nos obriga a refletir sobre nossa relação com a natureza, e a unir esforços para aliar a rentabilidade e o uso sustentável da terra com a conservação da biodiversidade e dos serviços ambientais (Hutton & Leader-Williams 2003, Tscharrntke *et al.* 2005). Para ajustar os graus de intervenção antrópica dentro destes limites considerados sustentáveis, é necessário um monitoramento das respostas da biodiversidade aos distúrbios e um entendimento sobre como estas respostas interferem na funcionalidade dos ecossistemas.

Invertebrados constituem um grupo animal megadiverso e abundante em praticamente todos os ecossistemas terrestres e aquáticos, desempenhando funções e prestando serviços indispensáveis aos mesmos (e.g. Schowalter 2006). Teias alimentares da fauna no solo, por exemplo, podem afetar positivamente a ciclagem de nutrientes através da fragmentação da matéria orgânica e estimular a proliferação de organismos decompositores (Lavelle *et al.* 1993, Gartner & Cardon 2004). Tal processo, por sua vez, permite a manutenção da fertilidade dos solos e da produtividade primária nos ecossistemas

(Wardle 1999). Invertebrados são agentes de polinização de flores (Pinheiro *et al.* 2008, Isaacs *et al.* 2008), dispersão e predação de sementes (Parr *et al.* 2007, Lomov *et al.* 2009), os quais são essenciais à reprodução e a distribuição de plantas. Além disto, constituem recursos alimentares de vários organismos (Gunnarsson 2008) e atuam (no caso de predadores e parasitóides) no controle de pragas agrícolas (Landis *et al.* 2008, Gardiner *et al.* 2009). Devido em parte à sua megadiversidade nos diversos ecossistemas do globo, a fauna de invertebrados permanece até certo ponto desconhecida- estima-se que potencialmente mais de 80% das espécies de artrópodes existentes não estejam descritas taxonomicamente (Hammond 1992, Redak 2000). Esta carência de informações é mais restrita a algumas regiões e/ou táxons em detrimento de outras (os) (Barratt *et al.* 2003) e, especialmente no Brasil, tem sido atribuída à carência de amostragens e, principalmente, de taxônomos (Brandão *et al.* 2003). Como uma forma de simplificação dos procedimentos taxonômicos, estudos ecológicos têm separado os organismos em morfoespécies ou unidades parataxonômicas (PUs, Krell 2004). Com treinamento e estudo, parataxônomos são capazes de identificar morfoespécies de invertebrados com base em diferenças morfológicas reconhecíveis sem comprometer a acurácia científica e a interpretação de padrões ecológicos (Oliver & Beattie 1996, Derraik *et al.* 2002).

Em geral, e em especial no Brasil, a descrição da biodiversidade de invertebrados nas comunidades biológicas vem sendo restrita a aspectos quantitativos clássicos como composição de táxons, índices de riqueza, equitabilidade e diversidade de espécies/morfoespécies, como os de Simpson e Shannon-Wiener (Ganho & Marinoni 2005, Corrêa *et al.* 2006, Podgaiski *et al.* 2007, Campos *et al.* 2009). Apesar de tradicionais, estes indicadores taxonômicos assumem um peso funcional igual para todas as espécies na comunidade, independentemente de suas características, requerimentos e/ou funções. Um passo mais importante no monitoramento desta biodiversidade seria incluir métricas que contemplassem diretamente seus componentes funcionais, ou seja, que informassem sobre

as suas propriedades estruturais, de organização e sua relação com os processos e serviços ecossistêmicos. O uso de atributos funcionais pode ser uma ferramenta efetiva neste sentido, capturando dimensões chave da biodiversidade além de serem relativamente fáceis de avaliar (Gaucherand & Lavorel 2007). De acordo com Silva & Brandão (2010), uma abordagem baseada em atributos funcionais é fortemente preditiva e operacional para táxons hiperdiversos, como os invertebrados, e seria especialmente importante para aqueles nos quais a história de vida das espécies é desconhecida. Mas o que são estes atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades de invertebrados terrestres e por quê?

O quê?

Atributos são propriedades mensuráveis dos organismos. Atributos funcionais compreendem aquelas propriedades que influenciam fortemente no seu desempenho no ambiente (McGill *et al.* 2006). Tendo em vista que o nicho ecológico é a combinação das condições e recursos que permitem às espécies (e indivíduos) existir, crescer e reproduzir, os atributos funcionais serão as características dos organismos que refletem suas respostas ao ambiente, fazendo uma ligação com sua atividade e função (Hutchinson 1957). Em estudos ecológicos, espécies são frequentemente agrupadas de acordo com seus atributos funcionais para melhorar a compreensão de mecanismos gerais ou complexos e, neste sentido, um tipo funcional constituiria um conjunto de espécies com respostas similares às condições ambientais ou com efeitos semelhantes em determinado processo ecossistêmico (Hooper *et al.* 2005). Este conceito é parecido com aquele de guilda, para comunidades animais, o qual representa os organismos que exploram a mesma classe de recursos de maneira similar (Root 1967).

Pesquisas em ecologia vegetal estão na vanguarda no uso de atributos funcionais para entender a organização das comunidades (Cornelissen *et al.* 2003, Díaz *et al.* 2007, Pillar *et al.* 2009); somente recentemente invertebrados aquáticos (Poff *et al.* 2006, Vieira *et al.* 2006) e terrestres (Moretti *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010) vêm sendo contemplados em estudos com este enfoque. Em invertebrados, atributos funcionais são, por exemplo, relativos à morfologia/ fisiologia (tamanho do corpo e dos apêndices, tipo e tamanho de asas e aparelho bucal, ciclo de vida, reprodução e respiração), comportamento alimentar (hábitos, tipo de recurso utilizado, estratégia de captura do recurso, generalista ou especialista), uso e especialização do hábitat, estratégias de fuga de predadores e de condições ambientais severas, entre outros. A Tabela 1 demonstra a relação de alguns atributos morfológicos de formigas com seu significado funcional (Silva & Brandão 2010).

Tabela 1. Atributos morfológicos de formigas e seus significados funcionais. Adaptado de Silva & Brandão (2010).

Table 1. Ant morphological traits and its functional meanings. Adapted from Silva & Brandão (2010).

Atributo	Significado funcional
Tamanho da cabeça	Cabeças largas acomodam maiores músculos mandibulares e podem permitir captura de recurso alimentar maior.
Tamanho da mandíbula	Quanto maior o tamanho da mandíbula, maior pode ser o alimento carregado.
Tamanho e posição dos olhos	Caracteres importantes no forrageamento, principalmente para o desempenho de predadores visuais.
Tamanho de pernas	Pernas maiores podem permitir locomoção mais eficiente e rápida em ambientes heterogêneos, mas, por outro lado pode dificultar a visita a locais estreitos, como fendas ou frestas
Tamanho do corpo	É considerado chave em relação a muitos aspectos de história de vida, como a utilização de recursos

Os atributos funcionais podem ser usados no monitoramento e descrição das comunidades a partir de duas abordagens distintas, mas complementares, as quais podem considerar as variações inter (e.g. Moretti *et al.* 2009) ou intra-específicas (e.g. de Bello *et al.* 2011) dos atributos nos organismos. O primeiro caso constitui uma abordagem clássica na qual as populações são unidades discretas, e os atributos - e sua funcionalidade - são pertinentes às espécies (Vieira *et al.* 2006, Moretti *et al.* 2009). Estes podem ser obtidos da literatura biológica/ecológica existente, da observação pessoal de especialistas e/ou adquiridos a partir de mensurações em amostragens da população regional de estudo, neste caso considerando-se os valores médios por táxon. O uso de atributos fixos às espécies embasa-se no pressuposto de que a variabilidade entre espécies será superior àquela encontrada dentro das mesmas. Apesar de bem estabelecida em ecologia (Lavorel & Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003, Díaz *et al.* 2007), esta abordagem está sendo reavaliada devido ao reconhecimento da importância da plasticidade fenotípica e dos efeitos evolutivos de curto prazo (Fussmann *et al.* 2007) modelando a organização das comunidades (Cianciaruso *et al.* 2009, Berg & Ellers 2010, de Bello *et al.* 2011, Carlucci *et al.* 2011).

A abordagem baseada na existência de diferenças funcionais entre indivíduos leva em consideração a variabilidade natural dos atributos dentro das espécies, ou outras escalas taxonômicas (Cianciaruso *et al.* 2009). As justificativas para este enfoque estão no fato de que os indivíduos são as entidades discretas dentro das populações (Giacomini 2007), e que é a existência de variabilidade interna que as mantêm e regula (Uchmanski 1999, 2000). Desta forma, idealmente todos os indivíduos em uma comunidade deveriam ser contemplados na obtenção dos atributos (Cianciaruso *et al.* 2009), ou, simplificada, pelo menos sub-amostras deles, oriundos de populações sob determinado tratamento, neste caso considerando-se os atributos fixos (ou menos variáveis) a determinadas condições ambientais (de Bello *et al.* 2011, Carlucci *et al.* 2011).

A inclusão de métricas intra-específicas na busca do entendimento funcional permite um conhecimento mais completo da realidade do ecossistema (de Bello *et al.* 2011) considerando a existência de interações entre os indivíduos, e entre eles e o ambiente (Cianciaruso *et al.* 2009, Berg & Ellers 2010, Paine *et al.* 2011). O uso desta abordagem em invertebrados, apesar de não ser prática, é especialmente interessante visto que: 1) estes comumente apresentam plasticidade fenotípica, respondendo às interações com o meio e 2) podem apresentar mudança de atributos (e.g. morfológicos, alimentação, hábitat) dependendo do seu sexo e estágio de maturação dentro da mesma espécie. De acordo com Whitman & Agrawal (2009) virtualmente qualquer atributo pode apresentar plasticidade fenotípica nestes organismos, como cor, tamanho do corpo e apêndices, dependendo de vários fatores, como nutrição, clima/microclima de desenvolvimento e relação com competidores. Na variação de atributos como sexo e desenvolvimento, frequentemente, mas não como regra, fêmeas tendem a ser maiores que os machos, o que seria relacionado com a fecundidade (Head 1995). Além disto, em insetos com desenvolvimento holometabólico, larvas e adultos claramente poderiam ser funcionalmente diferentes, como é o caso de besouros da família Meloidae, nos quais as larvas são predadoras e os adultos, herbívoros (Marinoni *et al.* 2003).

Um exemplo para ilustrar estas duas abordagens é um estudo que investigue os impactos do uso do fogo nos invertebrados em um ecossistema campestre. Neste estudo existiriam parcelas queimadas e parcelas controle (não-queimadas), e os invertebrados seriam coletados em cada parcela alguns dias após o distúrbio. O fogo, pelo menos a curto prazo, provavelmente simplificaria a estrutura da vegetação e da superfície do solo, e modificaria condições abióticas, como luz, temperatura e umidade local. Um pesquisador (A) com uma abordagem clássica de atributos funcionais levará em consideração o conhecimento pré-existente dos atributos das espécies coletadas no estudo, independente do tratamento em que foram encontradas. Espécies ocorrendo tanto nas áreas queimadas

quanto no controle apresentariam o mesmo conjunto de atributos funcionais. Por outro lado, um pesquisador (B) que utilize um enfoque funcional intra-específico obterá atributos de todos (ou alguns) indivíduos de dada espécie em cada parcela, observando se as mudanças nas condições ambientais locais selecionam atributos diferenciados da situação controle.

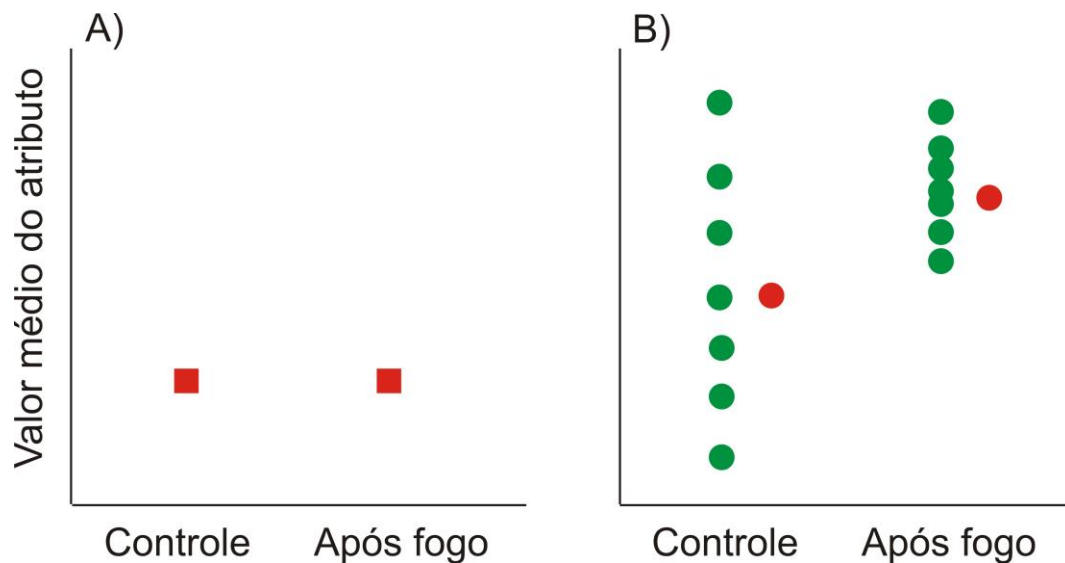


Figura 1. Exemplo hipotético de resultados potenciais de dois pesquisadores com diferentes abordagens na análise de um atributo funcional de uma espécie em experimento com o uso do fogo em campos (veja o texto para mais detalhes). A) Abordagem em espécies- considera-se os valores pré-estabelecidos do atributo (quadrados); B) Abordagem em indivíduos- obtém-se dados do atributo em cada parcela (círculos verdes). O círculo vermelho (à direita) representa as médias dos atributos nos tratamentos.

Figure 1. Hypothetical example for potential results of two researchers with different approaches to the analysis of functional traits of a single species in a fire experiment in grasslands (see text for more details). A) Species approach -considering pre-established values for the traits (squares). B) Individual approach- obtaining trait values from organisms in each plot (green circles). Red circles (right) represent trait averages in the treatments.

A Figura 1 ilustra um possível resultado para os valores de um atributo funcional hipotético de uma espécie de invertebrado considerada pelos pesquisadores "A" e "B" no

trabalho. Veja que as conclusões podem ser diferentes. A partir dos dados do pesquisador "A", não existem diferenças funcionais entre áreas controle e queimadas (Fig. 1A). Observando os resultados do pesquisador "B" (Fig. 1B) verifica-se que as áreas queimadas selecionam indivíduos com maiores valores do atributo da espécie, enquanto que a situação controle contempla indivíduos com valores do atributo bem distribuídos. O pesquisador que assume valor fixo para o atributo está perdendo estas informações e, provavelmente, desconsiderando aspectos importantes da organização dos invertebrados no sistema.

Os atributos funcionais a serem coletados podem ser de diferentes tipos: quantitativo contínuo (comprimento e largura de estruturas morfológicas) ou discreto (número de ovos), binário (presença/ausência de atributos) e nominal (cores). Este último tipo requer um tratamento especial, seja pela sua expansão em atributos binários, ou pelo uso de funções de semelhança apropriadas (Podani 2000). Dados quantitativos ou binários devem ser padronizados de tal forma que fiquem em uma escala compatível (e.g. amplitude padronizada entre 0 e 1, ou variância padronizada). A Tabela 2 apresenta atributos de Carabidae (Coleoptera) com diferentes naturezas, mas escalonados entre 0 e 1 (Vandewalle *et al.* 2010). Muitas vezes, os atributos são fortemente correlacionados entre si, mas com prévio conhecimento, os dados podem ser simplificados sem a perda de informações (Silva & Brandão 2010).

Tabela 2. Atributos de Carabidae (Coleoptera) em um estudo em 24 paisagens na Europa. Fonte Vandewalle *et al.* 2010.

Table 2. Carabidae (Coleoptera) traits from a study in 24 landscapes in Europa. Source: Vandewalle *et al.* 2010.

Grupo	Atributos	Definição
Morfológico	Forma da asa	0=sem asa; 0.5 = braquíptero; 1= macróptero
	Pubescência do corpo	0=glabro, 1= pubescente
	Tamanho de corpo	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do élitro	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do fêmur	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho da tíbia	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do metatarso	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho do pronoto	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Diâmetro dos olhos	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
	Tamanho da antena	Contínuo (padronizado ente 0 e 1)
Coloração	Corpo preto	0= outro, 1= preto
	Corpo pálido	0= outro, 1= pálido
	Pernas pretas	0= outro, 1= pretas
	Pernas pálidas	0= outro, 1= pálidas
Hábitat	Antropização	0= hábitat natural, 1= paisagem antrópica

Como?

Diferentes métodos e hipóteses podem ser utilizados e testados para caracterizar comunidades de invertebrados terrestres quanto aos seus atributos funcionais e fornecer subsídios ao entendimento de padrões de organização e resposta a distúrbios. Os tópicos que iremos tratar a seguir são respectivos a 1) métricas de diversidade funcional e atributos

dominantes para caracterização das comunidades (Moretti *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010) e 2) padrões de organização das comunidades (convergência e divergência de atributos, Pillar *et al.* 2009).

DIVERSIDADE FUNCIONAL E ATRIBUTOS DOMINANTES

Os índices de diversidade funcional (DF) têm sido utilizados em ecologia de comunidades considerando a dissimilaridade entre espécies quanto aos seus atributos funcionais (e.g. Moretti *et al.* 2009). Em outras palavras, a DF mede o grau de sobreposição dos valores dos atributos dentro das comunidades, refletindo como as espécies compartilham o espaço de nicho disponível (Mason *et al.* 2005). Duas assembléias com quantidade similar de espécies podem ter maior ou menor DF dependendo de quão similar/dissimilar são os atributos das suas espécies (Lepš *et al.* 2006). Entre outros índices, a DF pode ser calculada a partir do índice de Rao (e.g., Botta-Dukát 2005, de Bello *et al.* 2010a):

$$DF = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

que sintetiza a soma da dissimilaridade dos atributos d_{ij} entre todos possíveis pares de espécies (i e j), ponderado pelo produto da abundância relativa das espécies ($p_i p_j$) na comunidade. O parâmetro d_{ij} varia de 0 a 1, sendo 0 quando duas espécies têm exatamente os mesmos atributos, e 1, quando têm atributos completamente diferentes. Note que este índice é um aprimoramento do índice de diversidade de espécies de Simpson:

$$S = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$$

e, neste caso, se todos os pares de espécies forem completamente diferentes em relação aos seus atributos (dissimilaridade =1), os índices (Rao e Simpson) convergem para o mesmo valor de diversidade (veja Lepš *et al.* 2006 para detalhes).

Outro descritor igualmente importante é o atributo médio da comunidade (Am), o qual é utilizado para definir os atributos funcionais dominantes na mesma (Vandewalle *et al.* 2010). Pode ser calculado para cada atributo, como a média dos seus valores ponderado pela abundância relativa das espécies que o carregam (Garnier *et al.* 2004, Pillar *et al.* 2009):

$$Am = \sum_{i=1}^s p_i x_i$$

em que x_i é o valor do atributo da i -ésima espécie. Note que espécies mais abundantes na comunidade terão atributos também dominantes. Atributos médios de comunidades ao longo de gradientes revelam padrões de convergência de atributos gerados por filtros ecológicos (Pillar *et al.* 2009).

DF e Am têm sido tradicionalmente empregados em estudos ecológicos a partir da consideração dos atributos em nível específico, ignorando a variabilidade intraespecífica existente (e.g. Vandewalle *et al.* 2010). No entanto, recentemente Cianciaruso *et al.* (2009) e de Bello *et al.* (2011) consideraram a importância de usar a variabilidade dos atributos das populações nos cálculos de DF . De Bello *et al.* (2011) apresentam métodos baseados em partição da variância das comunidades (e.g. DF entre espécies e DF dentro de espécies) para lidar com esta situação.

Tendo em vista que a literatura ecológica referente a procedimentos de medidas e análises de atributos funcionais têm sido quase que exclusivamente desenvolvida para plantas, Vandewalle e colaboradores (2010) exemplificam o uso de índices de atributos funcionais em grupos animais, como os invertebrados. Dentre alguns estudos de caso, os

autores monitoraram besouros predadores da família Carabidae em 24 paisagens na Europa com diferentes gradientes de distúrbio. Os besouros coletados nas localidades foram classificados em 117 espécies e atributos funcionais foram determinados (veja Tabela 2). As paisagens foram caracterizadas em termos de riqueza de hábitat (heterogeneidade) e composição (% de cobertura florestal). Com base na hipótese ecológica da heterogeneidade de habitats (e.g. Tews *et al.* 2004), foi verificada correlação positiva entre a diversidade taxonômica de espécies e heterogeneidade de habitat. Por outro lado, os índices funcionais foram fortemente associados à composição da paisagem. A *DF* de caracteres morfológicos foi positivamente correlacionada com o aumento da cobertura florestal, e a análise dos *Am* revelou a seleção de determinados caracteres ao longo do gradiente. Paisagens mais florestadas selecionaram maior abundância de espécies com maior tamanho corporal, pernas mais longas, com maiores olhos e antenas e de cor escura, enquanto que paisagens mais abertas selecionaram carabídeos pubescentes, de cor clara, com asas completas e associados a ambientes antropizados.

PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO EM COMUNIDADES

Modelos neutros têm sido considerados pontos de partida para explicar fenômenos ecológicos, como por exemplo, a hipótese de Hubbell (2001) - que sugere que as comunidades sejam entidades neutras formadas, principalmente, por dispersão e processos estocásticos, sendo todas as espécies funcionalmente equivalentes. No entanto, dois outros fatores são candidatos a estruturar comunidades com base nas características das suas espécies e indivíduos (Weiher & Keddy 1999): a) o ambiente, pela ação de filtros ambientais, que leva a convergência de atributos e b) as interações entre as espécies, como a competição, que podem levar a divergência de atributos. Ambos efeitos podem ser combinados nas comunidades naturais, e para determinar a contribuição relativa de cada um, é necessário determinar os mecanismos responsáveis.

Convergência de atributos

A ação de filtros ambientais modelando as comunidades quanto aos seus atributos funcionais é demonstrada claramente no exemplo anterior sobre a resposta de besouros Carabidae à composição de paisagens na Europa (Vandewalle *et al.* 2010). Neste caso, assumimos que, de um conjunto regional de espécies – com uma dada diversidade de atributos - espécies com requerimentos ecológicos semelhantes são selecionadas pelas condições ambientais, levando a um padrão de convergência de atributos (Pillar *et al.* 2009). A Figura 2 ilustra a seleção de atributos (cor e tamanho) dos besouros no gradiente de cobertura florestal da paisagem (Vandewalle *et al.* 2010). Note que é a média dos atributos (*Am*) que muda. De acordo com Ribera *et al.* (2001), o ambiente mais perturbado antropicamente, com menor cobertura florestal e maior extensão de práticas agrícolas, seleciona espécies de Carabidae com tamanho corporal reduzido devido à necessidade de maior mobilidade dos organismos nestas condições, e espécies mais pálidas, as quais se favorecem de microhábitats mais expostos à radiação solar e a maior proporção de solo sem cobertura.

A filtragem da diversidade funcional regional para a formação de comunidades locais com convergência de caracteres (subdispersão) também foi recentemente apresentada por Makkonen *et al.* (2011), relacionando espécies de colêmbolas e mudanças climáticas. A partir de manipulações experimentais do microclima do solo, constatou-se que a diminuição da umidade e o aumento da temperatura selecionaram espécies de colêmbolas mais tolerantes a seca, com maior tamanho corporal e de hábitos epigéicos. Ou seja, espécies com atributos mais semelhantes entre si, melhor adaptados à situação ambiental, foram selecionadas pelo filtro ecológico.

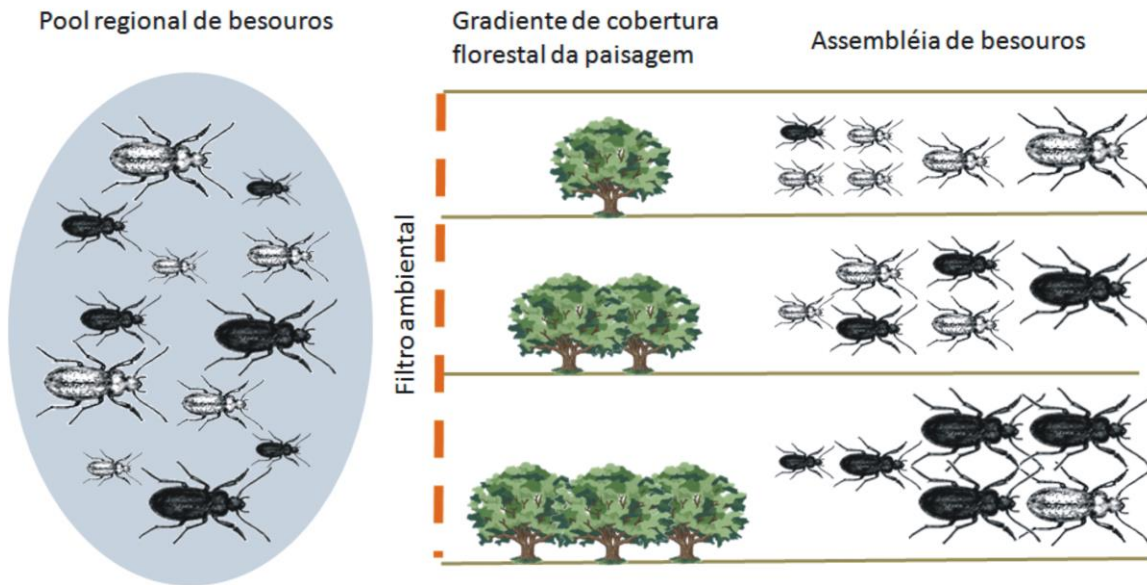


Figura 2. Convergência de atributos funcionais (cor e tamanho) em besouros Carabidae a partir de um pool regional de espécies através de um filtro ambiental (gradiente de cobertura florestal). Paisagens mais florestadas selecionam maior abundância de besouros grandes e escuros, enquanto que as menos florestadas selecionam besouros menores e mais claros. Exemplo de Vandewalle *et al.* (2010).

Figure 2. Functional trait convergence (color and size) in Carabidae beetles from a regional species pool through environmental filters (forest cover gradient). A more forested landscape selects increased abundance of larger and darker beetles while open landscape selects smaller and paler beetles. Example from Vandewalle *et al.* (2010).

Divergência de atributos

Interações entre organismos podem levar a um arranjo de espécies que tendem a divergir em relação a seus atributos funcionais (Brown & Wilson 1956). A seleção de atributos diferenciados, que refletem usos de recursos diferentes, é uma maneira de as espécies coexistirem em comunidades organizadas pela competição (Losos 2000). A idéia por trás da teoria é simples: suponhamos que duas espécies com características muito similares (e.g. formigas de tamanho e requerimentos ecológicos semelhantes) passem a ocorrer em um mesmo hábitat (Figura 3A). Se os recursos no ambiente são limitantes as

espécies irão competir fortemente. Um dos possíveis resultados é que o competidor superior vença e o inferior seja extinto localmente (Figura 3B). Este resultado segue o princípio do limite de similaridade, que estabelece que a coexistência de duas espécies num mesmo habitat não é possível caso a sobreposição de seus nichos ecológicos seja muito grande, devido à exclusão competitiva (Connell 1961, MacArthur & Levins 1967). Assim, espera-se que, entre comunidades, espécies competidoras (semelhantes em seus nichos e, portanto semelhantes em seus atributos) devem co-ocorrer menos do que o esperado ao acaso (Diamond 1975).

Por outro lado, uma possibilidade alternativa ao desfecho da competição acima é que as espécies competidoras coexistam a partir da diferenciação de seus nichos ecológicos (nicho realizado). Se esta diferenciação é acompanhada de mudanças morfológicas nos atributos funcionais, o efeito é referido como deslocamento de caracteres ("*character displacement*", Brown & Wilson 1956). Isto acontece quando a seleção natural favorece, a longo prazo, em cada população de competidores, indivíduos cujos fenótipos os permitam usar os recursos não usados pelos membros da outra espécie. Como resultado, as populações divergem nos fenótipos, reduzindo o uso de recursos comuns, a competição, e permitindo a coexistência (Losos 2000). Evidências deste tipo são detectadas na natureza quando espécies semelhantes divergem em simpatria, mas não em alopatria (mas veja os critérios de comprovação, Schluter & McPhail 1992), como por exemplo, besouros da família Lucanidae (Kawano 2003).

O deslocamento de caracteres é especialmente prevalente entre espécies com grande plasticidade fenotípica e polimorfismo no uso de recursos, podendo estas características determinarem a direção e as taxas do deslocamento dos atributos (Pfennig *et al.* 2006, Pfennig & Pfennig 2010). A Figura 3D demonstra uma fase inicial ecológica do deslocamento de caracteres, em que a divergência de atributos é induzida ambientalmente, neste caso, selecionando aqueles indivíduos com tamanhos diferenciados (mas ainda

presentes dentro da gama de fenótipos da espécie). Já a figura 3E demonstra o deslocamento de caracteres em sua fase evolutiva, no qual as populações em simpatria são bastante diferenciadas das formas alopátricas (Figura 3A), incluído valores de atributos que não estão presentes nas populações originais.

A partir de uma extrapolação do conceito original de deslocamento ecológico de caracteres surge o “deslocamento de caracteres em toda a comunidade” (*community-wide character displacement*, Strong *et al.* 1979). Este conceito adaptado para o entendimento da organização das comunidades, prediz que dentro de uma mesma guilda ecológica (organismos que exploram a mesma classe de recursos de maneira similar; Root 1967), os tamanhos médios dos corpos das espécies tendem a ser dispersos e mais uniformemente espaçados (*constant size ratio*; Hutchinson 1959) do que o esperado ao acaso. O tamanho do corpo está relacionado à utilização dos recursos alimentares, e, pelo menos em invertebrados, é também considerado importante para desempenho dos indivíduos durante o forrageamento em diferentes tipos de microhábitats (Farji-Brener *et al.* 2004). Apesar de representarem diferentes escalas espaço-temporais, os mecanismos responsáveis pelo deslocamento de caracteres em toda comunidade podem ser tanto a limitação da similaridade, a diferenciação dos nichos ecológicos realizados, quanto a coevolução entre os competidores (Figura 3F, Dayan & Simberloff 2005, Brown *et al.* 2000).

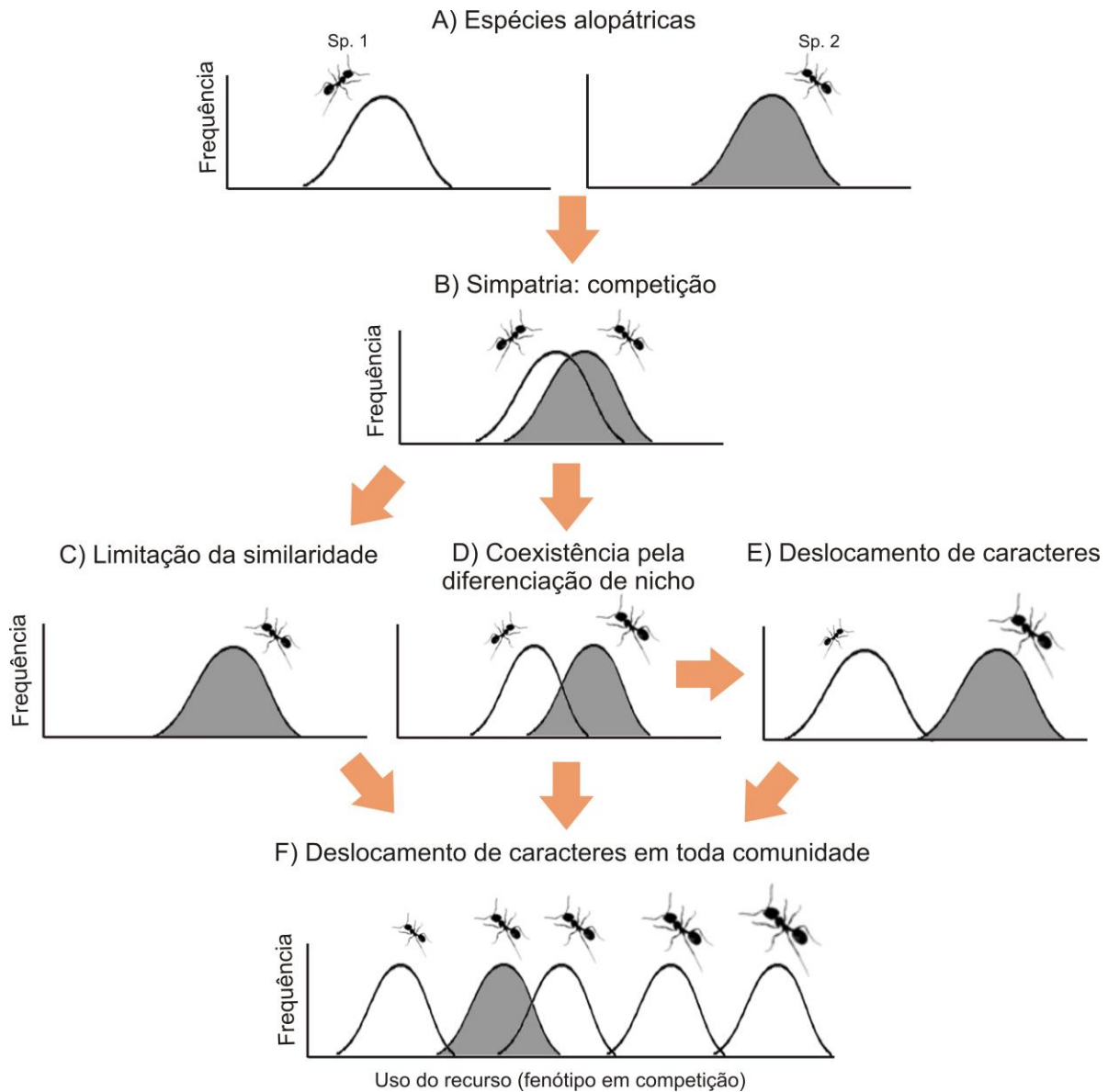


Figura 3. Divergência de atributos funcionais (tamanho) em formigas a partir de competição interespecífica. Veja o texto para maiores detalhes. Duas espécies de formigas alopatricas, com nichos ecológicos similares (A) competem quando entram em simpatria devido à sobreposição de seus nichos (B). Possíveis resultados do conflito: (C) Limitação da similaridade: espécie competitivamente superior domina e a inferior se torna extinta localmente, e (D) coexistência a partir da diferenciação de nichos (seleção de indivíduos com tamanhos diferenciados a partir da plasticidade fenotípica da espécie), o que pode levar ao processo evolutivo de deslocamentos de caracteres (E). Em conjunto, estes processos podem resultar em deslocamento de caracteres em toda comunidade (F), em que os tamanhos médios das espécies são dispersos e assim, mais uniformemente espaçados do que o esperado ao acaso.

Figure 3. Functional trait divergence (body size) in ants through interspecific competition. See text for more details. Two allopatric ant species with similar ecological niche (A) compete when they become sympatric due to niche overlap (B). Possible results of the conflict: (C) Limitation of similarity: the superior competitor triumphs and the inferior become locally extinct, and (D) coexistence through niche differentiation (selection of individuals with different body sizes through phenotypic plasticity), which could lead to the evolutionary process of character displacement (E). Together, these processes could result in community-wide character displacement (F), where the mean sizes of species are overdispersed, and thereby producing size ratios more equal than would be expected by chance.

Gotelli & Ellison (2002) e Sanders *et al.* (2007) sugerem que, dentre os invertebrados terrestres, as formigas representem um táxon ideal para se testar padrões de organização das comunidades a partir de atributos. Esses organismos, em geral, apresentam hábitos generalistas e existem muitas evidências de que as comunidades são largamente estruturadas pela competição. Nipperess & Beattie (2004) estudaram a organização de formigas do gênero *Rhytidoponera* na Austrália, e encontraram tamanhos de corpo uniformemente espaçados em escalas espaciais pequenas. Gotelli & Ellison (2002) encontraram, em escalas regionais, distribuições de tamanho de corpo aleatórias e/ou agregadas em florestas e pântanos na Nova Inglaterra (EUA), mas já em escalas locais formigas dos pântanos demonstraram tamanhos de corpo uniformemente distribuídos. Por outro lado, em florestas de Oregon e Califórnia (EUA) não foi detectada competição entre espécies- refletidas na distribuição do tamanho do corpo – em escalas locais, mas sim em escalas regionais (Sanders *et al.* 2007). Estes últimos autores também testaram efeitos do histórico de distúrbio nas áreas amostradas, verificando se áreas queimadas apresentavam padrões de organização diferenciados, visto que o fogo pode atuar como um agente “reiniciador” da organização local. No entanto não foram encontrados resultados significativos do efeito do distúrbio.

Assim, tanto o habitat, a partir dos filtros ambientais, quanto a competição podem atuar na organização das comunidades. Estas tendências paradoxais de convergência e divergência de atributos podem muitas vezes vir a obscurecer uma a outra, levando a um padrão difícil de discriminar, podendo ser considerado à primeira vista, aleatório. Decaëns *et al.* (2011) verificou ação conjunta destes fatores modelando assembléias de minhocas ao longo de um gradiente ambiental em pastagens na França: 1) o hábitat e as limitações de dispersão atuaram como filtro ambiental, permitindo que somente espécies com pré-requisitos similares ocorressem nas assembléias, enquanto que 2) a competição entre espécies levou a dispersão de atributos morfológicos, limitando a composição de espécies.

Pillar e colaboradores (2009) propõem um método para elucidar padrões de convergência e divergência em gradientes ecológicos abrangendo metacomunidades (conjunto de comunidades). O método envolve a análise de três matrizes de dados contendo atributos mensurados de unidades operacionais taxonômicas (OTUs- indivíduos, populações ou espécies, matriz **B**), suas ocorrências ou abundâncias relativas em comunidades (matriz **W**) e um ou mais fatores ecológicos ou propriedades ecossistêmicas (matriz **E**). Para avaliação de padrões de convergência de atributos, os dados em **B** são transferidos para o nível de comunidade pela multiplicação de **B'W**, resultando numa matriz **T**, cuja associação com a matriz **E** é avaliada pela correlação matricial $\rho(\mathbf{TE})$ a partir de dissimilaridades (**D_T** e **D_E**) calculadas a partir de **T** e **E** entre as comunidades. A correlação $\rho(\mathbf{TE})$ mede a associação entre padrões de convergência de atributos nas comunidades e o fator ou propriedade ecossistêmica considerada. Para avaliação de padrões de divergência de atributos, a mudança de escala da matriz **B** para o nível de comunidades é obtida pela definição de uma matriz **U** de pertinência difusa (no intervalo de 0 a 1) das OTUs obtida a partir das similaridades entre OTUs quanto aos atributos. A multiplicação de **U** e **W** gera **X** (**X**= **U'W**). A associação da matriz **X** com a matriz **E** é avaliada pela correlação matricial $\rho(\mathbf{XE})$ de forma análoga a $\rho(\mathbf{TE})$. A correlação parcial $\rho(\mathbf{XE.T})$, ou seja, a correlação entre

D_X e D_E tendo sido removido o efeito da convergência de atributos (D_T), mede a associação entre padrões de divergência de atributos nas comunidades e o efeito ecossistêmico considerado. Veja maiores explicações em Pillar *et al.* (2009).

Por quê?

O uso de atributos funcionais deve ser estimulado em ecologia, pois estes podem capturar dimensões chave da biodiversidade de uma maneira simplificada, abrangente e preditiva. Weiher & Keddy (1995) redefiniram o paradigma sobre a organização das comunidades introduzindo a idéia de que atributos, mais do que os “nomes dos táxons”, definem melhor as unidades fundamentais da biodiversidade. Desta forma, para a compreensão de padrões ecológicos, uma abordagem funcional seria suficiente. De acordo com Dollédec *et al.* (2000) e Gayraud *et al.* (2003), até mesmo níveis taxonômicos superiores de invertebrados (como família e gênero) podem fornecer descrição acurada da diversidade funcional de uma localidade, que por sua vez pode ser empregada para examinar padrões de resposta da comunidade sobre regimes de distúrbio, inclusive entre ecoregiões (Poff *et al.* 2006).

O monitoramento da biodiversidade sob o ponto de vista funcional complementa claramente os tradicionais indicadores taxonômicos (como riqueza, diversidade e equitabilidade de espécies), esclarecendo os resultados e permitindo uma visão mais completa dos efeitos de determinado distúrbio (Moretti *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010, Gerish *et al.* 2011). Por exemplo, Gerish *et al.* (2011) encontraram incremento da diversidade de espécies de besouros com o aumento da intensidade do distúrbio de inundação em ecossistemas campestres. No entanto, neste mesmo gradiente a diversidade funcional dos besouros decresceu. Ou seja, apesar de mais espécies, os locais mais

perturbados apresentaram espécies mais similares funcionalmente entre si, provavelmente devido a ação de filtros ambientais (convergência).

SERVIÇOS ECOSISTÊMICOS

Há um consenso crescente de que o conhecimento da diversidade funcional dos organismos pode contribuir muito à gestão e avaliação dos serviços ambientais (Díaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002, de Bello *et al.* 2010b), uma vez que esta influencia fortemente as propriedades ecossistêmicas (Hooper *et al.* 2005). Entende-se por serviços ambientais aqueles benefícios providos pelos ecossistemas à humanidade, contribuindo para deixar nossa vida tanto possível quanto agradável (Daily 1997, Díaz *et al.* 2005). Existem aqueles serviços produzidos pela regulação dos processos ecossistêmicos dos quais obtemos benefícios (polinização, herbivoria e controle de doenças e de pestes agrícolas), aqueles de suporte, os quais são necessários para a produção de todos os outros serviços (formação do solo, ciclagem de nutrientes e da água), serviços de provisionamento (alimentos, fibras, combustível, água fresca) e os culturais, que incluem recreação, valores estéticos, educacionais e espirituais. A biodiversidade pode afetar tanto direta quanto indiretamente vários destes serviços, e o seu valor econômico agregado é ainda altamente subestimado (Kremen *et al.* 2007, Losey & Vaughan 2006, Suding *et al.* 2008).

Atualmente, as plantas vasculares terrestres são os organismos mais bem estudados quanto a relação entre atributos funcionais e a provisão de serviços ambientais, seguido dos invertebrados terrestres (de Bello *et al.* 2010b). Tendo em vista a necessidade de compreender quais são as características chave dos organismos, em seus níveis tróficos, que contribuem para este fim, de Bello *et al.* (2010b) apresentam uma compilação do conhecimento já existente no tema para diversos organismos. Estes autores citam os invertebrados terrestres entre os principais organismos responsáveis pela fertilidade do solo

e ciclagem de nutrientes como detritívoros, produtividade primária através da dispersão de sementes nas comunidades vegetais, controle biológico de pestes pela predação e polinização a partir das visitas florais, dentre outros (Figura 4A-D). Interações entre espécies modelam estes serviços, e seus atributos funcionais estão diretamente envolvidos (Tabela 3).

A manutenção da fertilidade do solo e a ciclagem de nutrientes são serviços produzidos a partir do processo de decomposição da serapilheira (Lavelle *et al.* 1993, Gartner & Cardon 2004). Este processo é estimulado por diversos fatores, tanto abióticos, como a temperatura e a umidade locais, a composição química desta matéria orgânica, quanto bióticos, como os organismos que se alimentam do substrato. De uma maneira geral, os animais detritívoros, que incluem os invertebrados como os isópodes (Figura 4A), diplópodes, minhocas, alguns besouros, colêmbolas e ácaros, consomem este material fragmentando-o e estimulando a ação dos decompositores (fungos e bactérias). Nas comunidades, a dissimilaridade funcional dos invertebrados detritívoros, mais do que sua riqueza de espécies *per se*, é apontada por modelar a perda de massa da serapilheira e a respiração do solo (Heemsbergen *et al.* 2004). Isso ocorre porque a redundância funcional é relativamente comum neste sistema (Andrén & Balandreau 1999, Setälä *et al.* 2005), e espécies funcionalmente dissimilares, isto é, com atributos funcionais contrastantes, podem mostrar interações sinérgicas no processo. Apesar do mesmo nível trófico, estes organismos podem apresentar diferentes atributos como tamanho de corpo, ecomorfologia, comportamentos e atividade de escavação (Tabela 3) afetando de modos distintos (e possivelmente complementares) a fragmentação da serapilheira. Entretanto, evidências desta facilitação podem ser contexto-específicas, e dependentes da qualidade e diversidade dos recursos alimentares disponíveis (veja Zimmer *et al.* 2005).

Tabela 3. Serviços e processos ecossistêmicos influenciados por atributos de invertebrados terrestres. Modificado de de Bello *et al.* 2010b.

Table 3. Ecosystem services and processes influenced by terrestrial invertebrate traits. Modified from de Bello *et al.* 2010b.

Serviços	Processos	Organismos	Atributos relevantes
A) Fertilidade do solo e ciclagem de nutrientes	Decomposição	Detritívoros (e.g. Isopoda)	Tamanho do corpo
			Atividade de escavação
			Hábito alimentar
			Ecomorfologia
B) Produtividade primária	Dispersão de sementes	Granívoros (e.g. Formicidae)	Tamanho do corpo
			Padrões de atividade diária
			Capacidade de forrageamento
C) Controle biológico	Regulação de pestes	Predadores (e.g. Araneae)	Tamanho do corpo
			Mobilidade
			Hábito alimentar
D) Reprodução vegetal/ produção cera e mel	Polinização	Polinizadores (e.g. Hymenoptera)	Tamanho do corpo
			Comprimento da probóscide
			Hábito alimentar
			Distância de forrageamento

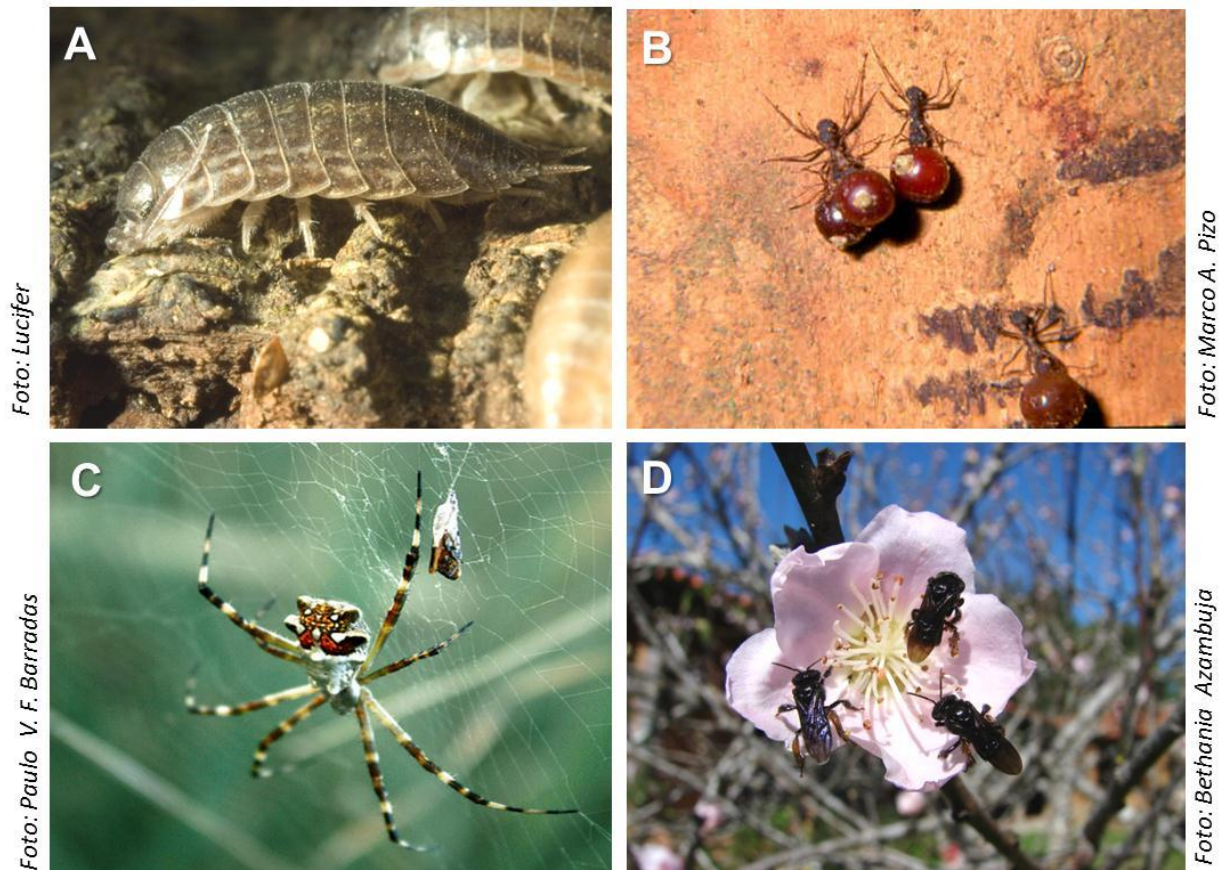


Figura 4. Invertebrados terrestres e serviços associados. (A) Detritivoria por *Balloniscus glaber* (Ballonisciidae, Isopoda); (B) Remoção de frutos de *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae) por *Acromyrmex* sp. (Formicidae; Hymenoptera); (C) Predação de potenciais insetos-praga por *Argiope argentata* (Araneidae; Araneae); (D) Polinização de pessegueiro por abelhas sem ferrão (Hymenoptera).

Figure 4. Terrestrial invertebrates and associated services. (A) Detritivory by *Balloniscu glaber* (Ballonisciidae, Isopoda); (B) *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae) fruits remotion by *Acromyrmex* sp. (Formicidae; Hymenoptera); (C) Predation of potential pests by *Argiope argentata* (Araneidae; Araneae); (D) Polination of peach-tree by stingless bees (Hymenoptera).

A dispersão de sementes para longe da planta mãe pode ser realizada abioticamente por fatores diversos (gravidade, vento, água) mas também por animais como as formigas (Figura 4B) e os besouros (Hughes & Westoby 1992, D'hondt *et al.* 2008). Este processo é apontado como um importante serviço ambiental responsável pela distribuição e abundância de muitas espécies vegetais nos ecossistemas terrestres, aumento da diversidade genética e

da produtividade primária (Holldobler & Wilson, 1990, Wenny *et al.* 2001). Formigas podem ser granívoras e levar sementes diretamente para o interior dos seus ninhos para consumo próprio (algumas plantas inclusive atraem formigas através do elaiosoma de sementes, Wenny *et al.* 2001), das quais, algumas podem sobreviver e germinar (Hughes & Westoby 1992). Besouros rola-bosta (Scarabaeidae), por outro lado, contribuem para a dispersão através da movimentação e/ou enterro de fezes de vertebrados que consumiram sementes (D'hondt *et al.* 2008). O panorama geral do serviço de dispersão de sementes de um ecossistema depende diretamente dos organismos envolvidos no processo e de seus atributos funcionais, como o tamanho do corpo, a capacidade de forrageamento e seus padrões de atividades diárias (de Bello *et al.* 2010b, Tabela 2). Por exemplo, tamanhos de corpo grande poderiam permitir o transporte de sementes maiores ou a movimentação de maiores pelotas fecais por maiores distâncias.

O controle biológico de pestes e pragas em ambientes agrícolas é um serviço que oferece benefícios econômicos e ambientais permitindo a manutenção dos rendimentos do homem sem o uso agressivo dos pesticidas no ambiente (Bianchi *et al.* 2009). Para isso, no entanto, a paisagem deve apresentar um nível mínimo de complexidade estrutural (Sunderland & Samu 2000), com mosaicos de culturas agrícolas e ambientes naturais, fornecendo hábitat adequado para predadores naturais como os invertebrados. Aranhas (Figura 4C) representam um grupo predador com complementaridade funcional na captura de presas (Díaz *et al.* 2005). Elas apresentam guildas relativamente bem definidas ocupando diversos microhábitats (Cardoso *et al.* 2011) e, por isso, podem predar eficientemente desde gafanhotos a afídeos (Maloney *et al.* 2003). Há espécies que movimentam-se ativamente na vegetação e no solo; algumas capturam por espreita e emboscada permanecendo à espera de suas presas em flores e vegetação; outras usam teias orbiculares, tridimensionais, em forma de lençol ou funil para este fim (Romero & Vasconcellos-Neto 2007). As diferentes

estratégias alimentares, refletidas por diferenciados atributos funcionais (Tabela 3), podem garantir a eficiência do serviço em agroecossistemas.

De maneira similar ao controle biológico, a polinização das culturas agrícolas também depende de oferta de hábitat adequado aos polinizadores na paisagem (Isaacs *et al.* 2008). Como grande parte das frutas e legumes requer polinização, este processo é considerado crucial à nutrição humana (Díaz *et al.* 2005). A polinização, que representa a transferência de pólen entre flores, ligada à reprodução sexual das plantas, encontra nos invertebrados terrestres agentes importantes (e.g. abelhas, besouros, moscas, borboletas e mariposas). Vespas e abelhas estão entre os principais polinizadores (Figura 4C), e sabe-se que o aumento do seu tamanho corporal aumenta significativamente a sua distância de forrageamento (Greenleaf *et al.* 2007). Este atributo determina a escala espacial na qual as abelhas podem oferecer o serviço, influenciando a estrutura genética e estrutural das populações vegetais naturais, e também a produtividade nas culturas agrícolas.

A ação do homem no planeta, seja pela fragmentação, degradação, destruição de hábitats naturais e criação de outros efeitos antrópicos, leva a uma simplificação e empobrecimento dos sistemas naturais complexos, afetando a biodiversidade e seus serviços produzidos (Chapin *et al.* 2000, Hooper *et al.* 2005). A perda e a modificação da diversidade de espécies - seja no número de espécies, na sua abundância relativa, na composição ou nas interações entre as espécies- refletem em mudanças na diversidade funcional, a qual é apontada como determinante no funcionamento dos ecossistemas (Chapin *et al.* 2000, Hassan *et al.* 2005). Neste sentido, para melhor compreender como a dinâmica de uma comunidade que sofreu distúrbio irá influenciar suas funções, monitoramentos devem contemplar os seguintes aspectos: (1) como a comunidade responde a mudança, a partir de **atributos-resposta** e (2) como esta comunidade alterada afeta os processos, através dos **atributos-efeito** (Suding *et al.* 2008, Minden & Kleyer 2011). Um exemplo clássico deste tipo de monitoramento com artrópodes é o trabalho de

Larsen *et al.* (2005) que demonstra que a intensificação da agricultura leva ao declínio da função de polinização. Os autores classificaram o tamanho corporal de abelhas tanto como um atributo resposta quanto como efeito pois, diante do gradiente de perturbação, o mesmo foi positivamente correlacionado com a probabilidade de extinção (resposta) e com a eficiência de polinização (efeito). Abelhas maiores, polinizadoras mais eficientes, são aquelas com maior risco de extinção frente ao incremento agrícola.

Considerações finais

Apesar de sua importância intrínseca e, especialmente, de ordem ecológico-econômica, as pesquisas com atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia estão apenas iniciando. Assim como para plantas (Cornelissen *et al.* 2003) e invertebrados aquáticos (Vieira *et al.* 2006), é fundamental a definição de protocolos padronizados para coleta dos atributos nos diferentes grupos. A variabilidade dos atributos nos indivíduos, pertencentes às diferentes classes etárias e sexo, dentro das espécies, devem ser levadas em consideração na obtenção de dados e análises para melhor representar a realidade do ecossistema (de Bello *et al.* 2011). Os esforços devem ser direcionados ao entendimento da organização das comunidades e para a busca da caracterização daqueles atributos que respondem a distúrbios e influenciam processos e serviços ecossistêmicos. Contudo, cabe salientar, que este novo enfoque não representa uma substituição aos tradicionais índices taxonômicos, e sim um complemento aos mesmos no monitoramento da biodiversidade (Vandewalle *et al.* 2010). A avaliação de mudanças na composição funcional das comunidades em conjunto com a composição de espécies pode ser um grande passo em direção ao entendimento da relação entre padrões ecológicos, práticas de manejo e produção de serviços ecossistêmicos (Mason *et al.* 2005, Petchey *et al.* 2007).

Agradecimentos: Este estudo contou com apoio da CAPES.

Referências

ANDRÉN, O. & BALANDREAU, J. 1999. Biodiversity and soil functioning- From black box to can of worms? *Applied Soil Ecology*, 13: 105–108.

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: 583-590.

BERG, M.P. & ELLERS, J. 2010. Trait plasticity in species interactions: a driving force of community dynamics. *Evolutionary Ecology*, 24: 617-629, doi: 10.1007/s10682-009-9347-8

BIANCHI, F.J.; BOOIJ, C.J. & TSCHARNTKE, T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society*, 273: 1715-1727, doi: [10.1098/rspb.2006.3530](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530)

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

BRANDÃO, C.R.F.; CANCELLO, E.M. & YAMAMOTO, C.I. 2003. Invertebrados terrestres. Pp. 1-64. *In*: T.M. LEWINSON (Org.). Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira. Sumário Executivo. MMA, Brasília, DF. 520p.

BROWN, W.L., JR. & WILSON, E.O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*, 5: 49-64.

BROWN, J.H.; FOX, B.J. & KELT, D.A. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *American Naturalist*, 156: 314-321.

CAMPOS, L.A.; BERTOLIN, T.B.P.; TEIXEIRA, R.A. & MARTINS, F.S. 2009. Diversidade de Pentatomoidea (Hemiptera, Heteroptera) em três fragmentos de Mata Atlântica no sul de Santa Catarina. *Iheringia*, 99: 165-171.

CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUÉ, R. & CODDINGTON, J.A. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *Plos One*, 6: 1-10, doi: 10.1371/journal.pone.0021710

CARLUCCI, M.B.; STREIT, H.; DUARTE, L.D.S. & PILLAR, V.D. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree saplings communities. *Journal of Vegetation Science* (accepted).

CHAPIN, F.S., III; ZAVELETA, E.S.; EVINER, V.T., NAYLOR, R.L.; VITOUSEK, P.M.; LAVOREL, S.; REYNOLDS, H.L.; HOOPER, D.U.; SALA, O.E.; HOBBIE, S.E.; MACK, M.C. & DIAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.

CIANCIARUSO, M.V.; BATALHA, M.A.; GASTON, K.J. & PETCHEY, O.L. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90: 81-89.

CONNELL, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.

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 standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.

CORRÊA, M.M.; FERNANDES, W.D. & LEAL, I.R. 2006. Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em capões do Pantanal Sul Matogrossense: Relações entre riqueza de espécies e complexidade estrutural da área. *Neotropical Entomology*, 35: 724-730.

DAILY, G.C. 1997. *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington, DC. 392p.

DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*, 8: 875-894.

DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; ALBERT, C.H.; THUILLER, W.; GRIGULIS, K.; DOLEZAL, J.; JANEČEK, Š. & LEPSŠ, J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 163-174, doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x

DE BELLO, F.; LAVERGNE, S.; MEYNARD, C.N.; LEPSŠ, J. & THUILLER, W. 2010a. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21: 992-1000, doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x

DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; HARRINGTON, R.; CORNELISSEN, J.H.C.; BARDGETT, R.D.; BERG, M.P.; CIPRIOTTI, P.; FELD, C.K.; HERING, D.; DA SILVA, P.M.; POTTS, S.G.; SANDIN, L.; SOUSA, J.P.; STORKEY, J.; WARDLE, D.A. & HARRISON, P.A. 2010b. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2873-2893.

DECAËNS, T.; MARGERIE, P.; RENAULT, J.; BUREAU, F.; AUBERT, M. & HEDDE, M. 2011. Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*, 37: 212-219.

DERRAIK, J.G. B.; CLOSS, G.P.; DICKINSON, K.J.M.; SIRVID, P.; BARRATT, B.A.I.P. & PATRICK, B.H. 2002. Arthropod morphospecies versus taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology*, 16: 1015-1023, doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.00358.x

D'HONDT, B.; BOSSUYT, B.; BONTE, D. & HOFFMANN, M. 2008. Dung beetles as secondary seed dispersers in a temperate grassland. *Basic and applied Ecology*, 9: 542-549.

DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444. *In*: M.L. CODY & J.M. DIAMOND (eds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 543p.

DÍAZ, S. & M. CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 646-655.

DÍAZ, S.; TILMAN, D.; FARGIONE, J.; CHAPIN, F.I.; DIRZO, R.; KITZBERGER, T.; GEMMILL, B.; ZOBEL, M.; VILÁ, M.; MITCHELL, C.; WILBY, A.; DAILY, G.C.; GALETTI, M.; LAURANCE, W.F.; PRETTY, J.; NAYLOR, R.L.; POWER, A. & HARVELL, D. 2005. Biodiversity regulation of ecosystem services. Pp. 297-329. *In*: R. HASSAN, R. SCHOLES & N. ASH (eds.). *Ecosystems and human well-being: Current state and trends: Findings of the condition and trends working group*. Island Press, Washington, D.C. 948p.

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: 20684-20689.

DOLLÉDEC, S.; OLIVIER, J.M. & STATZNER, B. 2000. Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie*, 148: 25-43.

FARJI-BRENER, A.G.; BARRANTES, G. & RUGGIERO, A. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos*, 104: 165-171.

FUSSMANN, G.F.; LOREAU, M. & ABRAMS, P.A. 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, 21: 465-477.

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.

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: 143-154.

- GARNIER, E.; CORTEZ, J., BILLES, G., NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C. & TOUSSAINT, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630-2637.
- GARTNER, T.B. & CARDON, G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.
- GAUCHERAND, S. & LAVOREL, S. 2007. New method for rapid assessment of the functional composition of herbaceous plant communities. *Austral Ecology*, 32: 927-936.
- GAYRAUD, S.; STATZNER, B.; BADY, P.; HAYBACH, A.; SCHÖLL, F.; USSEGLIO-POLATERA, P. & BACCHI, M. 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, 48: 2045-2064.
- GERISCH, M.; AGOSTINELLI, V.; HENLE, K. & DZIOCK, F. 2011. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19749.x
- GIACOMINI, H.C. 2007. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazônica*, 37: 431-446.
- GOTELLI, N.J. & ELLISON, A.M. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos* 99: 591-599.
- GREENLEAF, S.S.; WILLIAMS, N.M.; WINFREE, R. & KREMEN, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153: 589-596, doi: 10.1007/s00442-007-0752-9
- GUNNARSSON, B. 2008. Bird predation on spiders: ecological mechanisms and evolutionary consequences. *The journal of Arachnology*, 35: 509-529.
- HAMMOND, P.M. 1992. Species inventory. Pp.17-39. *In*: B. GROOMBRIDGE (ed.). Global biodiversity: status of the Earth's living resources. Chapman and Hall, London, UK.450p.
- HASSAN, R.; SCHOLLES, R. & ASH, N. 2005. *Ecosystems and human well-being: Current state and trends: Findings of the condition and trends working group*. Island Press, Washington, D.C. 948p.
- HEAD, G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). *Evolution*, 49: 776-781.
- HEEMSBERGEN, D.A.; BERG, M.P.; LOREAU, M.; VAN HAL, J.R., FABER, J.H. & VERHOEF, H.A. 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306: 1019-1020, doi: 10.1126/science.1101865

HOOPER, D.U.; CHAPIN, F.S., III; EWEL, J.J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D.M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.; SYMSTAD, A.J.; VANDERMEER, J. & WARDLE, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 71: 3-35.

HOLLOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 732p.

HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 375p.

HUGHES, L. & WESTOBY, M. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, 73: 1285-1299.

HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.

HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159.

HUTTON, J.M. & LEADER-WILLIAMS, N. 2003. Sustainable use and incentive-driven conservation: realigning human and conservation interests. *Oryx*, 37: 215-226, doi: 10.1017/S0030605303000395

ISAACS, R.; TUELL, J.; FIEDLER, A.; GARDINER, M.M. & LANDIS, D. 2009. Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and Environment*, 7: 196-203, doi: 10.1890/080035

KAWANO, K. 2003. Character displacement in Stag Beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96: 503-511.

KRELL, F. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies – pitfalls and applicability of ‘morphospecies’ sorting. *Biodiversity and Conservation*, 13: 795-812.

KREMEN, C.; WILLIAMS, N.M.; AIZEN, M.A.; GEMMILL-HERREN, B.; LEBUHN, G.; MINCKLEY, R.; PACKER, L.; POTTS, S.G.; ROULSTON, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; VÁZQUEZ, P.D.; WINFREE, R.; ADAMS, L.; CRONE, E.E.; GREENLEAF, S.S.; KEITT, T.H.; KLEIN, A.M.; REGETZ, J. & RICKETTS, J.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10: 299-314, doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x

LANDIS, D.A.; GARDINER, M.M.; VAN DER WERFB, W. & SWINTON, S.M. 2008. Increasing corn for biofuel production reduces biocontrol services in agricultural landscapes. *PNAS*, 105: 20552-20557, doi: 10.1073/pnas.0804951106

LARSEN, T.H.; WILLIAMS, N.M. & KREMEN, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8: 538-547.

LAVELLE, P.; BLANCHART, E.; MARTIN, A.; MARTIN, S.; BAROIS, S.; TOUTAIN, F.; SPAIN, A. & SCHAEFER, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in the terrestrial ecosystem- Application to soil in the humid tropics. *Biotropica*, 25: 130-150.

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.

LEPŠ, J.; DE BELLO, F.; LAVOREL, S. & BERMAN, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78: 481-501.

LOMOV, B.; KEITH, D.A. & HOCHULI, D.F. 2009. Linking ecological function to species composition in ecological restoration: Seed removal by ants in recreated woodland. *Austral Ecology*, 34: 751-760.

LOSOS, J.B. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS*, 97: 5693-5695.

LOSEY, J.E & VAUGHAN, M. 2006. The economic value of ecological services provide by insects. *Bioscience*, 56: 311-326.

MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.

MAKKONEN, M.; BERG, M.P.; VAN HAL, J.R.; CALLAGHAN, T.V.; PRESS, M.C. & AERTS, R. 2011. Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology & Biochemistry*, 43: 377-384, doi: 10.1016/j.soilbio.2010.11.004

MALONEY, D.; DRUMMOND, F.A. & ALFORD, R. 2003. Spider predation in agroecosystems: Can spiders effectively control pest populations? Maine Agricultural and Forest Experiments Station, *Technical Bulletin*, 190.

MARINONI, R.C.; GANHO, N.G.; MONNÉ, M.L. & MERMUDES, J.R.M. 2003. *Hábitos alimentares em Coleoptera (Insecta)*. Holos Editora, Riberão Preto, SP. 64p.

MASON, N.W.H.; MOUILLOT, D.; LEE, W.G. & WILSON, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111: 112-118.

MCGILL, B.J.; ENQUIST, B.J.; WEIHER, E. & WESTOBY, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 2: 178-185.

- MINDEN, V. & KLEYER, M. 2011. Testing the effect–response framework: key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *Journal of Vegetation Science*, 22: 387-401, doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01272.x
- MORETTI, M.; DE BELLO, F.; ROBERTS, S.P.M. & POTTS, S.G. 2009. Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology*, 78: 98-108, doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01462.x
- NIPPERESS, D.A. & BEATTIE, A.J. 2004. Morphological dispersion of *Rhytidoponera* assemblages: the importance of spatial scale and null model. *Ecology*, 85: 2728-2736.
- OLIVER, I. & BEATTIE, A.J. 1996: Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10: 99-109.
- PAINE, C.E.T.; BARALOTO, C.; CHAVE, J. & HÉRAULT, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120: 720-727, doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19110.x
- 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, doi: 10.1007/s00442-006-0570-5
- PETCHEY, O.L.; EVANS, K.L.; FISHBURN, I.S. & GASTON, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76: 977-985, doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01271.x
- PFENNIG, D.W.; RICE, A.M. & MARTIN, R.A. 2006. Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology*, 87: 769-779.
- PFENNIG, D.W. & PFENNIG, K.S. 2010. Character displacement and the origins of diversity. *The American Naturalist*, 176: S22-S44, doi: 10.1086/657056
- PILLAR, V.D.; DUARTE, L.D.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.; ESPINDOLA, B.A.; HARTER-ARQUES, B. & MIOTTO, S.T.S. 2008. Floral resources used by insects in a grassland community in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 3: 469-489.
- PODANI, J. 2000. *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 407p.

- PODGAISKI, L.R.; OTT, R.; RODRIGUES, E.N.L.R.; BUCKUP, E.H. & MARQUES, M.A.L. 2007. Araneofauna (Arachnida; Araneae) do Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil, *Biota Neotropica*, 7: 197-212.
- POFF, N.L.; OLDEN, J.D.; VIEIRA, N.K.M.; FINN, D.S.; SIMMONS, M.P. & KONDRATIEFF, B.C. 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: trait-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 730-755.
- REDAK, R.A. 2000. Arthropods and multispecies habitat conservation plans: Are we missing something? *Environmental Management*, 26: 97-107, doi: 10.1007/s002670010065
- RIBERA, I.; DOLÉDEC, S.; DOWNIE, I.S. & FOSTER, G.N. 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82: 1112-1129, doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1112:EOLDAS]2.0.CO;2
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- ROMERO, G.Q. & VASCONCELLOS-NETTO, J. 2007. Aranhas sobre plantas: dos comportamentos de forrageamentos às associações específicas. Pp. 67-87. *In*: M.O. GONZAGA, A.J. SANTOS & H.F. JAPYANSSÚ (Orgs.). Ecologia e comportamento de aranhas. Interciência, Rio de Janeiro, RJ. 400p.
- SANDERS, N.J.; GOTELLI, N.J.; WITTMAN, S.E.; RATCHFORD, J.S.; ELLISON, A.M. & JULES, E.S. 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography*, 34: 1632-1641, doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01714.x
- SCHOWALTER, TD. 2006. *Insect Ecology: an ecosystem approach*. Academic Press, San Diego, CA. 572p.
- SETÄLÄ, H.; BERG, M. & JONES, T.H. 2005. Trophic structure and functional redundancy in soil communities. Pp. 236-249. *In*: R.D. BARDGETT, D.W. HOPKINS & M. USHER (Eds.). Biological diversity and function in soils. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 428p.
- SCHLUTER, D. & MCPHAIL, J.D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *American Naturalist*, 140: 85-108.
- SILVA, R.R. & BRANDÃO, C.R.F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80: 107-124, doi: 10.1890/08-1298.1
- STRONG, D.R.; SZYSKA, L.A. & SIMBERLOFF, D. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913.

- SUDING, K.N.; LAVOREL, S.; CHAPIN, F.S., III; CORNELISSEN, J.H.C.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; GOLDBERG, D.; HOOPER, D.U.; JACKSON, S.T. & NAVAS, M. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14: 1-16, doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x
- SUNDERLAND, K.D. & SAMU, F. 2000. Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 1-13.
- TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBÖRGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M. & JELTSCH, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92.
- 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.
- UCHMANSKI, J. 1999. What promotes persistence of a single population: an individual-based model. *Ecological modelling*, 115: 227-241.
- UCHMANSKI, J. 2000. Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos*, 90: 539-548.
- VANDEWALLE, M.; DE BELLO, F.; BERG, M.P.; BOLGER, T.; DOLÉDEC, S.; DUBS, F.; FELD, C.K.; HARRINGTON, R.; HARRISON, P.A.; LAVOREL, S.; MARTINS DA SILVA, P.; MORETTI, M.; NIEMELÄ, J.; SANTOS, P.; SATTLER, T.; SOUSA, J.P.; SYKES, M.T.; VANBERGEN, A.J. & WOODCOCK, B.A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2921-2947, doi: 10.1007/s10531-010-9798-9
- VIEIRA, N.K.M.; POFF, N.L.; CARLISLE, D.M.; MOULTON, S.R.; KOSKI, M.L. & KONDRATIEFF, B.C. 2006. *A database of lotic invertebrate traits for North America*. U.S. Geological Survey Data Series 187, US Department of the Interior, Reston, Virginia. 15p.
- WARDLE, D.A. 1999. How soil food webs make plants grow. *TREE* 14: 418-420.
- WEIHER, E. & KEDDY, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159-165.
- WEIHER, E. & KEDDY, P.A. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. Pp. 251-271. *In*: E. WEIHER & P. KEDDY (eds.). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 418p.

WENNY, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 51-74.

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.

ZIMMER, M.; KAUTZ, G. & TOPP, W. 2005. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology*, 19: 7-16, doi: 10.1111/j.0269-8463.2005.00926.x

Instruções aos autores, *Oecologia Australis*

Disposições gerais. O objetivo principal de *Oecologia Australis* (OA) é publicar *artigos de revisão* nas diversas áreas da Ecologia. OA publica *artigos originais* (estudos de caso são um exemplo) em números temáticos especiais, sob responsabilidade de editores convidados. A submissão de artigos para publicação em *Oecologia Australis* deve ser realizada diretamente no site da revista (www.oecologiaaustralis.org) através do formulário eletrônico de submissão. Para iniciar o processo, o autor principal deve fazer seu cadastro no sistema e seguir as orientações para submissão em cinco passos. Solicitamos ao autor principal a inclusão de uma *carta de submissão* que manifeste claramente: (1) a concordância de todos os autores (se escrito em colaboração) com a publicação; (2) que o artigo não está publicado em outro periódico; (3) que o artigo não foi submetido concomitantemente a outro periódico. A carta, assinada pelos autores e escaneada, deve ser incluída no item "incluir documentos suplementares" junto com os arquivos adicionais. O envio da carta expressa que os autores reconhecem a autoria do manuscrito e concordam com as normas aqui apresentadas. A submissão não será considerada completa sem a inclusão da carta. No caso de inclusão de dados originais, que ainda não tenham sido publicados, é obrigatório declarar formalmente que experimentos envolvendo humanos ou animais de laboratório foram realizados Segundo critérios institucionais e nacionais de ética, que normatizam/protegem a utilização de humanos e animais em estudos com finalidades científicas. Estudos desenvolvidos em áreas especiais (parques, unidades de conservação, reservas, etc.) devem apresentar autorização de órgãos competentes. Sugerimos que estas informações sejam apresentadas na seção Material e Métodos do artigo. O artigo submetido será avaliado num processo de revisão por pares (*peer-review process*). Se aceito, o texto completo será publicado online e estará disponível nas bases de dados: Scopus/Elsevier, SEER/IBICT, Scientific Commons, Dialnet e Latindex.

Idioma e resumos. *Oecologia Australis* aceita publicações em três idiomas: português, inglês, espanhol. Os artigos devem conter resumos no idioma do artigo e em inglês. A versão do resumo em espanhol, quando aplicável, será responsabilidade de nossos tradutores. Os resumos devem ter, no máximo, 350 palavras. O primeiro resumo incluído deve estar no idioma do artigo, sem conter o título. Para as demais versões dos resumos o título traduzido deve ser incluído. Devem ser informadas no máximo cinco palavras-chave separadas por ponto-e-vírgula. Títulos, subtítulos, subtítulos de subtítulo, e corpo do texto. A respeito desses elementos, considere: • O TÍTULO DO ARTIGO deve estar em caixa alta, fonte Times New Roman tamanho 13, formatado com negrito e centralizado. Separe o título dos nomes dos autores com um espaço equivalente a duas linhas; • Os TÍTULOS de seções devem estar em caixa alta, fonte Times New Roman, tamanho 11, formatado com negrito, alinhados à esquerda. • Os SUBTÍTULOS devem estar em caixa alta, fonte Times New Roman, tamanho 11, formatado com itálico, alinhados à esquerda. • Os Subtítulos de subtítulo devem estar em caixa baixa, fonte Times New Roman, tamanho 11, formatado com itálico, alinhados à esquerda. • O corpo do texto deve estar em caixa baixa, fonte Times New Roman, tamanho 11, justificado. • As linhas do artigo devem estar numeradas para facilitar a avaliação dos pareceristas e a localização das alterações sugeridas. (Em caso de dúvidas de como inserir a números de linhas por favor consulte: <http://office.microsoft.com/pt-br/word/HP052312431046.aspx>). Na estruturação do artigo, separe os títulos, subtítulos, e subtítulos de subtítulo com espaço equivalente a uma linha. Inicie os parágrafos com um recuo especial de 1,25cm na primeira linha. Em todo o texto, utilize espaçamento simples entre linhas e zero ponto entre parágrafos. Dimensione as páginas com 2cm para todas as margens (superior, inferior, esquerda, direita). Autores e filiação dos autores. O *Nome dos Autores* deve estar em caixa baixa, fonte Times New Roman, tamanho 12, formatado com itálico, alinhado à esquerda. O índice de referência à filiação deve estar sobrescrito. Separe o nome dos autores com vírgula e junte o nome do penúltimo autor ao nome do último autor com o símbolo "&". A filiação dos autores deve estar em caixa baixa, fonte Times New Roman, tamanho 8, justificado. Não deixe espaço entre o nome dos autores e a referência à filiação. A referência à filiação deve ser completa. Em atenção a uma hierarquia, informe: nome da instituição de pesquisa, nome do instituto, departamento, nome do programa de pós-graduação e/ou grupo de pesquisa ou laboratório, logradouro, caixa postal, cidade, estado (sigla), país, CEP. É obrigatório incluir o nome de todos os autores, bem como seus e-mails, e sinalizar o autor correspondente com asterisco. Uma vez que o autor responsável já está indicado com asterisco, não é necessário repetir o asterisco na listagem de e-mail de autores. Citações no texto. As citações devem estar em caixa baixa. Por exemplo: Odum (1983), Margulis & Sagan (2002), Walstad *et al.* (1970). Não use vírgula para separar o autor e o ano, use vírgula para separar citações diferentes (exemplo: Tencaten 1989, Silva & Costa 1993, Carmo *et al.* 2009) e citações de diferentes trabalhos de um mesmo autor (exemplo: Wetzel 1990, 1995). No caso de trabalhos de um mesmo autor publicados num mesmo ano, utilize letras minúsculas para diferenciá-los (exemplo: Wetzel 1983a, 1983b). Assim como nos nossos exemplos, cite os trabalhos em ordem cronológica. Transcrições literais. As citações literais, de qualquer extensão, devem estar delimitadas por aspas duplas e seguidas pelos dados da referência consultada, ou seja, sobrenome do(s) autor(es), ano da publicação, página. Exemplo: "A despeito de todas as controvérsias, os biólogos continuam a generalizar. Não somente em livros-texto, mas também em periódicos especializados, generalizações biológicas e suas implicações são apresentadas e discutidas todo o tempo. É evidente, assim, que generalizações empíricas desempenham importantes papéis na investigação e compreensão científica do mundo biológico" (El-Hani 2006, p. 19). A transgressão dessa norma implica em plágio. Transcrições indiretas. Evite citações de citações. Nas situações em que não foi possível acessar o trabalho original, não use a palavra latina *apud*. Em vez disso, utilize

a expressão 'citado em'. Exemplo: "A primeira exportação realizada com sucesso ocorreu provavelmente em 1977 para Tóquio (Wales 1939 citado em Gall & Crandell 1992)". Na lista de referências, inclua apenas o trabalho consultado; neste caso, Gall & Crandell (1992). Siglas e abreviações. O significado das siglas deve ser informado na primeira vez em que aparecem no texto. Evite o uso de abreviações. Nos casos em que forem necessárias, certifique-se da forma padrão em que são utilizadas no idioma do texto. Em português, por exemplo: capítulo (cap.), páginas (pp.), exemplo ou exemplos (ex.). Ao apresentar um exemplo, utilize 'ex.' em vez de *e.g.* (*exempli gratia*) ou *v.g.* (*verbi gratia*). Nas legendas de figuras e tabelas, os nomes devem ser apresentados por extenso, com siglas e abreviações entre parênteses. Palavras em destaque. Ao utilizar um termo ou expressão em sentido diferente do usual, coloque-o entre aspas simples. Exemplo: 'leis' da Biologia. Utilize o recurso itálico para destacar as palavras grafadas em idioma diferente daquele utilizado na redação do texto. Exemplo: "[...] o que se estabelece é um processo de *random walk* que determina a riqueza de espécies local". Figuras e tabelas. A publicação de artigos aceitos que incluem figuras, desenhos ou esquemas com direito de imagem reconhecido depende da autorização do responsável legal do direito de imagem. O(s) autor(es) deve(m) enviar, junto com a carta de submissão, documento devidamente assinado que informa e autoriza os fins do uso. Envie a imagem em arquivo individual nas extensões 'jpeg' ou 'tiff' com resolução mínima de 600dpi. O artigo com imagens fora dessas especificações será devolvido para adequação à norma. A imagem deve estar legendada com algarismo arábico seguido de texto explicativo (em português e inglês) redigido em fonte Times New Roman, tamanho 10, justificado (exemplo: Figura 2. Texto explicativo). Não há limites de imagens para o artigo. As imagens coloridas serão visualizadas em cor na versão digital e tons de cinza na versão impressa. Posicione as imagens próximo de sua indicação no texto. No caso de imagem criada por adaptação de outra, a referência original deve ser informada e incluída na seção "Referências". As tabelas não devem ultrapassar a dimensão 16,5cm x 24,0cm e devem estar numeradas com algarismos arábicos seguidos de um ponto (exemplo: Tabela 1. Título). Os artigos com tabelas fora da dimensão especificada serão devolvidos para os autores. O título (em português e inglês) deve ser redigido em fonte tamanho 10 e estar na parte superior da tabela. As únicas linhas divisórias nas tabelas devem ser aslinhas horizontais que marcam o início e o fim da tabela, e a que separa o cabeçalho dos dados. Não use linhas verticais. É importante que as informações sejam apresentadas de modo organizado e, sempre com vistas a este fim, utilize com parcimônia outras linhas divisórias horizontais. Remeta o leitor para a figura ou tabela no próprio corpo do texto. Exemplo: "Como podemos observar na Figura 2, o número de [...]" ou "A Tabela 3 apresenta [...]". As figuras e tabelas devem ser capazes de levar o leitor à compreensão de algo com uma dependência mínima do texto, é uma característica importante que elas sejam auto-explicativas.

Nomes científicos. O nome científico de uma espécie deve ser destacado com o recurso itálico. Após a primeira apresentação no texto, o nome genérico pode ser abreviado. Nas tabelas e imagens o nome deve ser escrito por extenso, ao menos na legenda, tornando as mesmas independentes do restante do texto. Unidades de medida. Os números e as unidades de medida não devem ser separados por espaço. Exemplo: 27cm. O mesmo deve ser observado na indicação de percentual. Exemplo: 10%. Agradecimentos. Os agradecimentos devem ser incluídos antes da seção que lista as referências utilizadas. O texto de agradecimento deve ser redigido na mesma linha do subtítulo "AGRADECIMENTOS" separado deste por dois pontos. Utilize fonte Times New Roman, tamanho 8, para escrever o subtítulo e o texto. Referências. As referências utilizadas na redação do artigo devem estar apresentadas em ordem alfabética, e a ordem cronológica deve ser respeitada para as publicações de um mesmo autor em anos diferentes. Não use recuos para citar as referências. Ajuste o espaçamento entre parágrafos em 6 pontos. Os SOBRENOMES DOS AUTORES e as iniciais do NOME devem estar em caixa alta. Não separar as iniciais dos nomes por espaço. Utilize vírgula para separar o sobrenome das iniciais do nome, ponto-e-vírgula para separar um autor de outro, e o símbolo "&" para unir os dois últimos autores da publicação. Nos casos de desatenção total a essas orientações, o artigo retornará aos autores para que adêquem às normas para publicação em OA. Artigo científico. O nome do periódico deve ser informado por extenso e estar em itálico. Os títulos dos artigos devem ser escritos em caixa baixa, use caixa alta apenas na primeira letra do título e nos casos em que norma padrão do idioma utilizado exigir. No Brasil, a norma latina orienta a redação dos títulos. Assim, use caixa alta, por exemplo, para escrever nomes de pessoas, nomes próprios de lugares, nomes que designam instituições. Informe apenas o volume da publicação, não é necessário incluir o volume e número. Ao informar as páginas consultadas, separe os algarismos por hífen (-) não por travessão (—). Quando houver identificação digital, o código alfanumérico (DOI) deve aparecer separado por vírgula após a indicação das páginas. Quando não houver indicação das páginas, inclua o número DOI logo depois do volume a que se refere o artigo (terceiro exemplo abaixo). Não deve haver ponto final após o código (DOI). No caso de citação de artigos ainda em fase de avaliação (*submitted*), aceitos (*accepted*) ou editoração (*in press*), estas situações devem ser informadas, desse modo, no fim da referência. Livro. O título do livro deve ser informado por extenso, estar em itálico e em caixa baixa. Informe a edição consultada (se houver), o nome da editora, local da publicação (cidade), estado (sigla) e número total de páginas da obra consultada. No caso de obras traduzidas, informe a responsabilidade da tradução após a indicação da edição. Capítulo de livro. O título do capítulo deve estar em caixa baixa e a preposição latina *In* deve estar em itálico. Informe o responsável pelo conjunto da obra: editor (ed.), editores (eds.), organizador (org.), organizadores (orgs.). Atente para o modo correto de incluir este elemento. O correto é "P.S. Campos" e não "Campos, P.S.". Inclua o número total de páginas do livro no final da referência, além das páginas que compõem o trabalho. Monografia, Dissertação, Tese. O título do manuscrito deve ser informado por extenso e estar em caixa baixa. Especifique o tipo do texto (se monografia, dissertação

ou tese) e destaque com o recurso *itálico*. Se estiver disponível na Internet, informe o endereço eletrônico e a data de acesso. Exemplo: (Acesso em dia/mês/ano). Informe o ano da defesa logo após a indicação da autoria. Comunicação em anais de congressos. Em artigos de revisão podem ser citados trabalhos completos e trabalhos expandidos, sendo resumos simples aceitos somente nos casos de indisponibilidade de outras fontes de referência. O título do trabalho deve estar em caixa baixa e as páginas do trabalho consultado devem ser informadas. A preposição latina *In* deve estar em *itálico*. Quando o trabalho for parte de uma obra editada ou organizada, informe o responsável pelo conjunto da obra: editor (ed.), editores (eds.), organizador (org.), organizadores (orgs.). Informe em seguida o nome do evento, o nome da editora, local da publicação (cidade), estado (sigla), país. Se estiver disponível na Internet, informe o endereço eletrônico e a data de acesso. Comunicação em meio eletrônico. O título do trabalho deve estar em caixa baixa. Utilize o recurso *itálico* apenas para destacar o nome de periódico. Informe o endereço eletrônico e a data de acesso da página. Relatórios técnicos. Destacar o tipo de referência com o recurso *itálico*. Nomes de fundações e institutos que são designados por siglas devem ser assim apresentados. O significado da sigla deve ser informado entre parênteses. Informe o número total de páginas do documento consultado. Comunicação pessoal e resultados não-publicados. Não devem constar na lista de referências. Este tipo de referência deve ser informado no corpo do texto da seguinte forma: “[...] J.D. Santos (comunicação pessoal)” ou “[...] J.D. Santos (resultados não publicados)”. Softwares e modelos. A referência válida é o artigo publicado que originalmente orienta sobre o uso do software, ou descreve o modelo. No corpo do texto, informe a referência do artigo. Exemplo: “[...] utilizamos o software SAM (Rangel *et al.* 2006)”. Na lista de referências, inclua a referência completa.

CAPÍTULO II

Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian Grasslands

com Fernando Joner, Sandra Lavorel, Marco Moretti, Sebastien Ibanez, Milton de Souza Mendonça Jr. & Valério De Patta Pillar

Detalhe dos olhos e quelíceras - atributos funcionais da aranha saltadora *Phidippus* sp. Salticidae

foto: Alex Wild



Artigo publicado na revista científica
PLOS ONE 8(3) e60207 (2013)
PLOS

Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian Grasslands

Abstract

Disturbances induce changes on habitat proprieties that may filter organism's functional traits thereby shaping the structure and interactions of many trophic levels. We tested if communities of predators with foraging traits dependent on habitat structure respond to environmental change through cascades affecting the functional traits of plants. We monitored the response of spider and plant communities to fire in South Brazilian Grasslands using pairs of burned and unburned plots. Spiders were determined to the family level and described in feeding behavioral and morphological traits measured on each individual. Life form and morphological traits were recorded for plant species. One month after fire the abundance of vegetation hunters and the mean size of the chelicera increased due to the presence of suitable feeding sites in the regrowing vegetation, but irregular web builders decreased due to the absence of microhabitats and dense foliage into which they build their webs. Six months after fire rosette-form plants with broader leaves increased, creating a favourable habitat for orb web builders which became more abundant, while graminoids and tall plants were reduced, resulting in a decrease of proper shelters and microclimate in soil surface to ground hunters which became less abundant. Hence, fire triggered changes in vegetation structure that lead both to trait-convergence and trait-divergence assembly patterns of spiders along gradients of plant biomass and functional diversity. Spider individuals occurring in more functionally diverse plant communities were more diverse in their traits probably because increased possibility of resource exploitation, following the habitat heterogeneity hypothesis. Finally, as an indication of resilience, after twelve months spider communities did not differ from those of unburned plots. Our findings show that functional traits provide a mechanistic understanding of the response of communities to environmental change, especially when more than one trophic level is considered.

Introduction

Fire is an important disturbance that drives the structure and the interactions of ecological communities in flammable ecosystems [1]. Predicting community resilience and reassembly patterns following disturbances is challenging, but more recently a trait-based functional approach of biodiversity is a promising perspective to reveal the mechanisms behind observed patterns [2, 3]. Beyond who is present (taxonomic identity), and who profits and who vanishes from environmental change (taxonomic turnover), a functional approach may inform: how the organisms are morphologically and functionally structured in the community and how they behave, what they do in ecosystems, and which functional traits are selected or filtered out in face of a disturbance. Such information represents a more generalist [4], comparative [5, 6] and even meaningful [7] view of community diversity which has been gradually incorporated in ecological studies complementing the traditional taxonomic indicators [8, 9]. Furthermore, as the adaptation and function of organisms in their environment are expressed by their traits, functional diversity (FD) may be directly related to ecological niche diversity [7, 10, 11], thereby facilitating the understanding and prediction of community assembly patterns [12, 13].

One theoretical framework on community assembly assumes that local communities are made of organisms assembled according to their physiological, morphological, and/or life-history traits from a regional biodiversity pool [14, 15]. In general terms, on the one hand assembly processes affected by habitat constraints (e.g. environmental filtering) may lead to trait-convergence patterns, while biotic interactions (e.g. competition) may produce trait-divergence patterns [16]. Community trait convergence is generated when in a given site some trait states are favoured instead of others [17]. The result is that organisms under similar environmental conditions will tend to share similar traits compatible with those conditions. For example, reduced soil moisture conditions can select collembolan species that are drought-tolerant, larger-sized (more resistance to desiccation) and with epiedaphic

habits [18]. However, trait-divergence occurs when, in order to allow coexistence, the organisms in communities tend to be dissimilar to each other regarding their traits, following limiting similarity (niche differentiation) principles [14, 19]. For instance, ant species present overdispersion in body size at some spatial scales as a way to avoid interspecific competition for similar resources [20, 21]. Trait-convergence and trait-divergence patterns have been often assessed within communities, i.e., considering only alpha functional diversity [22]. Nevertheless, such assembly patterns may be most easily understood if analysed at the metacommunity level (beta functional diversity). Here we adopt this approach by analysing beta functional diversity along ecological gradients [7, 13].

Habitat disturbances remove individuals, or biomass, from a community [23]. Their effects on biodiversity depend on their spatial scale, severity and intensity [24], and also on the ecosystem's resistance and resilience [25]. Fire is one of the major disturbances driving vegetation physiognomy and structure [1], and especially in fire-prone ecosystems it plays a key role in the selection of adaptive functional traits in plants [26]. As fire opens the vegetation, it partially resets community assembly processes reducing competitive dominant plant species and may thus increase plant species richness and FD by allowing less competitive and functionally diverse species to establish [27, 28, 29]. Responses of terrestrial arthropods and other animal groups to fire tend to be idiosyncratic, and usually depend on their colonization capacity and the suitability of the habitat as a result of vegetation regrowth and soil recovery [30]. Studies addressing such mechanisms of reassembly in animal communities considering a functional approach are limited (e.g. [31]), and therefore a complete understanding of the role that the post-burn habitat structure plays in animal assembly is required.

Here we examine how disturbance by fire affects the assembly of spider communities from a functional perspective. Spiders are abundant and diverse generalist predators in most terrestrial ecosystems [32], playing a potential role in biological control and insect

suppression [33]. In contrast to any other predator, spiders display a wide range of complementary foraging strategies reflecting their essential relationship with the vegetation and habitat structure [34, 35]. We conducted a replicated burning experiment in fire-prone natural grasslands of South Brazil where besides the description of spider communities we collected information on the functional traits of the plant communities as a surrogate of habitat structure characterization. We aim at (1) assessing the resilience of spider communities to fire (e.g. the time needed by spider communities to recover after fire); (2) detecting relationships between spider and vegetation communities from a functional perspective in burned and unburned sites, and (3) exploring spider trait-convergence and trait-divergence on gradients of plant biomass and plant functional diversity generated by fire. For this we used trait data collected on spider individuals, which enabled us to consider the entire trait variability between individuals [36], including variability related to phenology and sex, both within and between experimental treatments. We showed that fire induced changes on vegetation traits led to spider trait community patterns indicative of environmental filtering and limiting-similarity processes, which lasted less than one year after the disturbance.

Material and Methods

STUDY AREA

We conducted the experiment in a natural grassland site at the Agronomic Experimental Station of UFRGS, Eldorado do Sul municipality, Rio Grande do Sul, Brazil (30°06'58"S; 51°41'05"W). The grasslands in South Brazil, regionally known as *Campos*, are located in a transitional zone between tropical and temperate climates (Cfa type according Peel et al. [37]). The mean temperature ranges from 9°C in winter to 25°C in summer, and the annual precipitation is about 1440 mm normally well distributed in the year [38]. The

vegetation structure is dominated mainly by grass species with co-occurring herbs, shrub and treelet species.

Campos represent ancient ecosystems from colder and dryer, or warmer and more seasonal climates that prevailed until the mid-Holocene [39]. As the climate became moist and milder it favored forest expansion over the grasslands. Nowadays, disturbance by grazing and fire controls woody plants encroachment and has maintained the native grassland physiognomy and diversity of these ecosystems in South Brazil [40]. Despite burning prohibition by Brazilian environmental legislation, farmers lit fire as a management tool to eliminate dead grass biomass and increase forage quality [41]. In association with grazing, which creates small-scale heterogeneity of grazed and ungrazed patches [42], fire is usually of low intensity and spreads rapidly and heterogeneously according to available flammable biomass and wind conditions, creating a mosaic of burned and unburned patches [41]. Further, most of the plant species in these grassland ecosystems are perennial and vegetation recovery after fire is usually fast due to resprouting [43, 44].

EXPERIMENTAL DESIGN

Our experiment comprised 14 paired plots of 10 x 10 m (seven blocks), disposed in grassland areas with a gentle slope. Blocks of paired plots were separated by at least 50 m, and the plots from the same block were six meters apart. One plot per block was randomly burned at late spring of 2009, and the other plot served as a control. The prescribed burnings were authorized by the Environmental Secretariat of Rio Grande do Sul state (SEMA, Brazil), and controlled with firebreaks surrounding the plots.

We opted to use small scale burned plots (10 x 10 m) that mimic the fire mosaic as it occurs in Campos instead of larger ones because (1) homogeneity was required inside each plot and between plots of the same block, and (2) in small plots we can reset assembly

processes avoiding the effects of distance for the colonization of the organisms; e.g. the smaller the plots and larger the surrounding matrix, the lower the requirements on arthropod dispersal ability and the more the results relate to their habitat preferences [30].

SPIDER SAMPLING

We sampled the spider community in all the plots before the application of the treatments, one month after fire, between six to seven months after fire (early winter), and twelve months after fire. We collected the spiders from vegetation with sweep nets and from the soil surface with five equalized pitfall traps per plot. The sweep net was 50 cm large (0.1 m²); we swept the vegetation in four transects in each plot in one morning and one afternoon at each sampling date. Pitfall traps consisted in plastic pots (9 cm diameter) filled with 200 ml of alcohol 70% and some drops of detergent; they remained opened for four days in the field. As pitfall traps measure the activity density of the wandering organisms on the soil surface, we are aware of a bias in the effects of habitat openness in their trapability (probability of individual capture; [45]); i.e. trapability could increase in recently burned plots because there are fewer constraints to locomotion. We take this into account for interpretation of our results. The sampling was authorized and registered at ICMBio/SISBIO under the process number: 20579-1.

In the laboratory, we counted all the spiders and sorted them to adults or juveniles. As 82% of all individuals sampled were juveniles, which are difficult and fundamentally ambiguous to identify to species level [46], especially in mega diverse countries, we based our taxonomical approach at family level. In Brazil spiders are very rich in families which are relatively easy and hence fast to identify, even considering immature individuals; e.g. the study region (Rio Grande do Sul state) hosts 51 spider families [47]. Significant correlation has been confirmed by previous studies between family and species richness [48], and

response to disturbances, including fire [49].

SPIDER TRAITS

We assessed the functional response of spiders to fire by using behavioral and morphological traits documented for each spider individual (Table 1). We classified the spiders according to their behavior of building or not building a prey-capture web (web builders or hunters), and in a second step we sorted the web builders by their type of web: (a) orb-web, or (b) irregular-web (others than orb-web; e.g. sheet and spatial-webs), and the hunters by their living strata: (c) ground or (d) vegetation hunters. It is assumed that these four spider foraging trait strategies present different responses to environmental factors (e.g. habitat structure) and also undergo different effects on ecosystem processes (e.g. differential predation) [50, 51], and therefore are likely relevant to examine convergence and divergence patterns. The foraging strategies were considered as binary traits (Table 1), and were based primary on family affiliation [34, 35] (Table S1), and in the organism living strata (ground and vegetation hunters). For example, Miturgidae and Salticidae sampled with pitfall traps were classified as ground hunters, and those collected by sweeping net as vegetation hunters.

Spiders were also described by morphological traits (body, eye, leg and chelicerae size) also assumed to be related to their adaptation and function in the environment. For example, body size is correlated with many life history mechanisms as resource use, starvation, desiccation resistance, and other physiological processes [52, 53]. Eyes are connected with the collection of visual information about microhabitat features and substrate, hunting and spatial orientation [54, 55]; leg size could be related to efficiency in locomotion, dispersal and web construction [32, 56]; and finally chelicerae size could refer to prey size. Morphological measurements were done on each spider individual with

micrometer under stereomicroscope. The measurements of each structure (leg, eye, and chelicerae) were weighted by a relative body size measurement (Table 1); *e.g.* chelicerae area was divided by cephalothorax area. See Table 1 for a complete description of the measurements.

Table1. Description of spider and plant traits used in the study.

Group	Trait category	Trait (abrev.)	Category	Definition
Spiders	Morphological	body size (body)	quantitative	(cephalothorax length*width) + (abdomen length*width)
		leg size (leg)	quantitative	(average of anterior and posterior femur) / cephalothorax length
		eye size (eye)	quantitative	Larger frontal eye width / cephalothorax width
		chelicerae size (chel)	quantitative	(chelicerae length*width) / (cephalothorax length*width)
	Feeding behavior	ground hunters (gh)	binary	ground hunters = 1; other= 0
		vegetation hunters (vh)	binary	vegetation hunters = 1; other= 0
		orb web (ow)	binary	orb web = 1; other= 0
		irregular web (iw)	binary	irregular web = 1; other= 0
Plants	Morphological	plant height (pl_he)	quantitative	plant height
		leaf area (le_ar)	quantitative	leaf area
		leaf length (le_le)	quantitative	leaf length
		leaf width (le_w)	quantitative	leaf width
	Life-form	graminoids (gram)	binary	graminoids = 1; other= 0
		forbs (for)	binary	forbs = 1; other= 0
		rosettes (ros)	binary	rosettes = 1; other= 0

VEGETATION SAMPLING

The experimental plots were sampled before fire to test initial vegetation homogeneity between paired plots. We sampled the vegetation again in all experimental plots approximately nine months after fire (late winter/early spring) to examine spider community responses to fire through changes in plant community functional structure. We used this last data set for comparison with the post-fire winter spider data. In both occasions we calculated the mean cover (%) of each plant species and bare soil that were visually estimated in five 1m² quadrats randomly distributed in each plot at each date. Plant aboveground biomass was assessed in each quadrat by cutting and weighting fresh biomass. An aliquot from total biomass was oven-dried (60°C for 72 h) and weighed for total dried biomass estimation. The sampling quadrats within plots were randomly located at the beginning of the experiment and were non-overlapping. For the data analysis we used the average species composition and biomass of each experimental plot and period.

Plant species were described by traits that could affect structural features of the habitat offered to spiders, that is, plant life-form (graminoid, forb or rosette), and other morphological traits (plant height, leaf area, leaf width and length; Table 1). The traits were recorded for the most dominant and most frequent species, that is, those with a minimum cover of 10% in at least one of the quadrats and those occurring in at least 30 among the 140 evaluated quadrats. In this way, traits for 52 species, corresponding to 46% of the total species pool (114 species), comprising up to 88% of total plant cover were recorded. For plant morphological traits we used the average of measurements on five individuals from each species collected from the whole study area. Information on life-form was collected from the literature and considered as binary traits (Table 1).

DATA ANALYSIS

In data analysis, we (1) tested for effects of fire on the spider and plant communities described by taxon identities and by their traits, (2) examined the relationships between spider traits and vegetation traits, and (3) identified spider assembly patterns related to vegetation gradients.

Data matrices

For the analysis, we organized the spider and vegetation data collected at each sampling period in the following matrices: matrix \mathbf{B}_s of spider individuals by traits, binary matrix \mathbf{W}_s of experimental plots (in rows) described by the presence of the spider individuals, which was standardized to unit total within experimental plot and period, and matrix \mathbf{F}_s with the same plots described by the abundance of individuals classified in spider families. Similarly, the vegetation data was arranged in matrix \mathbf{B}_p of plant species by traits, matrix \mathbf{W}_p of experimental plots by the cover of plant species (also standardized to unit total within experimental plot and period), and matrices \mathbf{E}_{PB} and \mathbf{E}_{FD} (actually vectors) respectively with aboveground plant biomass and calculated plant functional diversity (see below) in the experimental plots. These matrices are illustrated in Figure S1.

Community mean traits and diversity

For each plot and sampling period we calculated community weighted mean traits (CWM) for spiders and for plants. CWM trait values represent the mean of each trait weighted by the relative abundance p_i of the i -th spider individual or plant species presenting each trait value x_i [57, 58]. Such metric informs on dominant traits in the community, which is related to the “mass ratio hypothesis” [59]. CWM trait values were

computed by matrix multiplication $\mathbf{T} = \mathbf{WB}$ [13], where \mathbf{W} and \mathbf{B} were defined according to spiders or plants and sampling period. Matrix \mathbf{T}_s and \mathbf{T}_p will contain, respectively, spider and plants CWM trait values (see Figure S1).

For each plot and sampling period we also calculated functional diversity (FD) for spiders and for plants using Rao's quadratic entropy [60, 61], which informs on the extent of trait dissimilarity among taxa in the community, and it is linked to the "limiting similarity" [14, 16] and "niche complementarity hypothesis" [62]. In this way FD is calculated as the sum of the dissimilarities d_{ij} based on traits weighted by the product of the relative abundances p_i and p_j of the i -th and j -th spider individuals or plant species:

$$FD = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

This sum is carried over all pairs of spider individuals or plant species found in the experimental plot at a given sampling period. For the dissimilarities d_{ij} , which should be defined in the range 0 to 1, we used the Gower's similarity index [63]. For spiders we considered all functional traits together (FD_{s_all traits}), and, because of their different natures, we also calculated FD for spider feeding behavior (FD_{s_behav}) and morphological traits (FD_{s_morph}), separately. For plants, we calculated FD indices considering all plant traits together (FD_{p_all traits}) and also separately for life-form (FD_{p_life-form}) and morphological traits (FD_{p_morph}). Additionally, we computed the Simpson index of spider family diversity (based on matrix \mathbf{F}_s).

Fire effects and spider community resilience

We assessed the effects of the experimental treatments on vegetation variables before fire and nine months after fire using analysis of variance based on randomization

testing (1000 permutations). We considered plant species composition (matrix \mathbf{W}_p) in one test, and CWM traits (matrix \mathbf{T}_p for seven traits) in another, and in these cases the analysis was multivariate. We also tested for treatment effects on total plant species richness, aboveground biomass (log transformed), FD and each CWM traits, in which case the analyses were univariate.

We applied the same randomization method to test for effects of the treatments on spider community variables at each sampling period (four periods). We considered spider family abundances (matrix \mathbf{F}_s), and CWM traits (matrix \mathbf{T}_s for eight traits). Family abundances were log transformed ($x+1$) to reduce the effects of very abundant families. Using the same method we also compared burned and unburned plots in terms of individual variables: (1) spider abundance, (2) Simpson index of spider family diversity, (3) Bray-Curtis similarity coefficients of spider families in all pairs of plots, (4) FD (all traits, behav and morph), and (5) CWM traits. The comparison of the results of the tests across sampling periods allowed assessing resilience of the spider communities to fire.

Relations between spider traits and vegetation traits

To explore the association between functional traits of spiders and plants we used co-inertia analysis [64]. We tested the co-variation between matrix \mathbf{T}_s of spider CWM traits and matrix \mathbf{T}_p of plant CWM traits. \mathbf{T}_s in this case was based on the spider individuals collected between six to seven months after fire, and \mathbf{T}_p on the plant species composition recorded nine months after fire, in both burned and control plots. Firstly we performed PCA of the two matrices and selected for each of them the principal axis to reduce their dimensionality. Secondly, the concordance between the two data sets was maximized by the rotation of the multidimensional space, generating new axes [65]. Finally, the significance of these associations was tested by permutation. To interpret the relationships between

specific traits of spiders and plants in the treatments we also plotted their CWM traits in two separated PCAs. For interpretation, we only considered those traits with statistically significant responses to burning (see previously described ANOVA).

Spider assembly patterns

We analysed spider assembly patterns following the method described by Pillar et al. [13], which distinguishes trait-convergence (TCAP) and trait-divergence assembly patterns (TDAP) along an ecological gradient. Here we sought TCAP and TDAP in spider communities using plant biomass or plant FD in burned and unburned plots as ecological gradients possibly driving the assembly process. Since not every measured trait may be related to the environmental gradient considered, we searched for optimal trait subsets maximizing the expression of such patterns. Then, the selected traits were used for testing and interpreting the patterns.

TCAP is evaluated by a Mantel type correlation of dissimilarity matrices based on \mathbf{T} and \mathbf{E} , i.e. $\rho(\mathbf{TE}) = \rho(D_{\mathbf{T}}; D_{\mathbf{E}})$, which measures the congruence between variation of spider CWM traits (\mathbf{T}_S) and the variation of plant biomass (vector \mathbf{E}_{PB}) or plant functional diversity (vector \mathbf{E}_{FD} for FD_{P_all} traits). The correlation $\rho(\mathbf{TE})$ approaches 1 as more communities that are similar due to spider traits are also similar regarding plant biomass or plant functional diversity. In this case, changes in the traits are linked to the gradient and therefore organisms within communities nearby on the gradient will tend to be more similar to each other than organisms in communities far apart on the gradient [13]. TCAP was tested against a null model, which was based on the permutation between the row vectors (spider individuals) of matrix \mathbf{B}_S , generating a permuted matrix \mathbf{B}_{SRND} . At each permutation, a new matrix $\mathbf{T}_{RND} = \mathbf{WB}_{SRND}$ and the corresponding $\rho(\mathbf{T}_{RND}\mathbf{E})$ are recomputed. After many permutations (at least 1000), the probability of finding under the null model a $\rho(\mathbf{T}_{RND}\mathbf{E}) \geq$

$\rho(\mathbf{TE})$ is found. See Pillar et al. [13] for further details.

TDAP evaluation at the metacommunity level requires, as an intermediate step, computing matrix correlation $\rho(\mathbf{XE})$ [13]. For this, we obtained matrix \mathbf{U} with degrees of belonging of spider individuals to fuzzy sets [66] based on the individuals' trait similarities computed from matrix \mathbf{B}_s . With this approach, we consider each organism as defining a fuzzy set to which itself and every other organism may belong with a certain degree of belonging ranging in the interval $[0, 1]$ [67]. The idea behind the definition of fuzzy sets in this context is that organisms that are similar by their traits are functionally equivalent and could replace each other in the communities. By matrix multiplication, $\mathbf{X} = \mathbf{U}'\mathbf{W}$ is defined containing the plots' spider composition that is fuzzy-weighted by the spider individual similarities. Matrix \mathbf{X} is actually indicating the probabilities for every individual being present in the plot given its similarity to the individuals that were actually found in the plot. Since matrix \mathbf{X} carries the whole information of the organisms' traits, that was transferred from the organism level to the metacommunity level, the matrix contains both convergence and divergence patterns [13]. Therefore, the Mantel partial correlation $\rho(\mathbf{XE.T})$ will express only spider TDAP strictly related to plant biomass or plant FD. $\rho(\mathbf{XE.T})$ was tested against a null model based on the permutation between the rows of \mathbf{U} , analogously to the testing of $\rho(\mathbf{TE})$. See Pillar et al. [13] for further details.

Optimal trait subsets maximizing the values of $\rho(\mathbf{TE})$ and $\rho(\mathbf{XE.T})$ were obtained through an algorithm that considered all trait combinations starting with one trait, up to the complete set of traits [68, 13]. After this procedure we evaluated the significance of $\rho(\mathbf{TE})$ and $\rho(\mathbf{XE.T})$ obtained with the optimal trait subsets related to each gradient.

After identifying significant sets of optimal traits for TCAP, we plotted CWM of each trait of the optimal subset and the ecological gradient. Also, matrix \mathbf{X} defined by the optimal trait subset maximizing $\rho(\mathbf{XE.T})$ was analyzed by Principal Coordinates Analysis (PCoA). PCoA was performed with Euclidean distances between sampling units, bi-plotting traits

(CWM) and the related environmental variable (**E**).

All analyses but trait-assembly pattern analysis were performed with R 2.15.1 [69]. For trait-assembly pattern analysis in ecological gradients we used the software SYNCSA (available in <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>), but also available in the package SYNCSA for R.

Results

PLANT AND HABITAT STRUCTURE

Table 2. Vegetation variables in burned and unburned experimental plots at different sampling periods.

Sampling periods	Burned compared to control plots
Before fire	Similar plant composition, richness, FD and CWM traits ^a
Prescribed Fire (late Spring 2009)	
Short-term (1 month after fire)	Sparse vegetation regrowth, flowering induction, decreased litter and increased bare soil cover ^b
Intermediate-term (6 to 9 months after fire)	Similar plant species composition; increased plant species richness, FD_life-form and proportions of rosettes and broader leaves; decreased plant biomass, proportions of graminoids and tall plants ^a ; decreased amount of litter on the ground ^b
Long-term (upper to 12 months after fire)	Similar vegetational parameters ^b

^a showed experimentally based on our measurements.

^b qualitative observations, and according to Fidelis et al. [44].

Before fire we identified a total of 114 plant species in the study site, and an average of 20 plant species per quadrat of 1 m². The average aboveground biomass was 817g per

m². Analysis of variance indicated that before fire the experimental plots from the same block were not different from each other concerning plant parameters (Table 2 and Table S2). The fire consumed essentially all leaf-litter material and green plant biomass in the plots, leaving only some partially unburned *Eryngium horridum* (Apiaceae) individuals. Plant biomass decreased in burned plots ($P=0.005$), and plant total richness increased ($P=0.015$). Treatments did not differ in both dominant plant species composition ($P=0.237$), overall plant trait variation (FD_p _all traits) and plant morphological variation (FD_p _morph), while plant life-form variation (FD_p _life-form) increased in burned sites (Table S2). Dominant traits in the community (CWM) also differed between treatments, with a significantly higher proportion of rosettes and plants with broader leaves in burned plots, as opposed to more graminoids and taller plants (Table S2) in unburned control plots. A complete description of habitat structure after fire at the sampling dates is given in Table 2.

SPIDER DATA DESCRIPTION

During our study we collected a total of 23 spider families and 1755 individuals (Table S1). Among these, 15 families and 80% of the individuals were sampled directly from vegetation, and 22 families and 20% of the individuals from the soil surface. The families with more than 5% of the total abundance of individuals were Araneidae (22.8%), Thomisidae (18.4%), Salticidae (15.4%), Oxyopidae (13.5%) and Lycosidae (7.5%). Vegetation hunters accumulated 54% of the total individuals collected, followed by orb web builders (24%), ground hunters (11%), and irregular web builders (11%; Table S1).

SPIDER RESILIENCE

Before fire paired plots did not differ from each other concerning all spider biodiversity indices evaluated (Table 3). After fire, we also did not find any significant

difference between treatments at any sampling date concerning spider abundance (Figure S2A) and Simpson diversity (Figure S2B). Bray-Curtis similarity in terms of family composition between burned and unburned communities remained similar during all sampling periods (approx. 68% of similarity, Figure S2C). The spider community composition described by families ($P < 0.001$) and by CWM traits ($P < 0.001$) presented strong seasonal dynamics, with spiders being more dissimilar between sampling dates than between treatments. However, trait composition seemed to be dissimilar between treatments one month after fire ($P = 0.019$).

Table 3. Summary of the results of spider functional resilience to fire. Probability values from analysis of variance in blocks with permutation test obtained for functional measures of spider community between control and burned plots at different sampling dates before and after fire (a.f.). For CWM_all traits the analysis was multivariate. In case of significant differences, positive or negative effects of fire are showed in brackets.

Functional measures of spider community		p-values (fire effect)			
		Before fire	1 month a.f.	6-7 months a.f.	12 months a.f.
FD	All traits	0.961	0.667	0.414	0.441
	Morphological	0.823	0.321	0.330	0.387
	Feeding behavior	0.092	0.038 (-)	0.745	0.961
CWM	All traits	0.634	0.019	0.158	0.994
	Body size	0.280	1.000	0.667	0.706
	Leg	0.745	0.745	0.521	0.863
	Chelicerae	0.804	0.035 (+)	0.745	0.194
	Eye	0.594	0.342	0.477	0.686
	Orb web	0.941	0.120	0.041 (+)	0.863
	Irregular web	0.122	0.019 (-)	0.686	0.623
	Ground hunter	0.745	0.706	0.003 (-)	0.823
	Vegetation hunter	0.311	0.027 (+)	0.391	0.961

Regarding functional aspects, FD of feeding behavior (FD_{s_behav}) decreased in burned plots one-month after fire, while there were no differences in the variation of both the overall traits (FD_{s_all traits}) and morphological traits (FD_{s_morph}). The analysis of spider CWM traits revealed that one month after fire there was a positive effect of fire on chelicerae size and vegetation hunters, and a negative effect on irregular web builders. At six to seven months after fire we found negative effects of fire on ground hunters and positive effects on orb web builders (Table 3). At 12 months after fire the functional traits of the spiders did not differ between treatments.

RELATIONSHIPS BETWEEN SPIDER TRAITS AND PLANT TRAITS IN BURNED AND CONTROL PLOTS

Co-inertia analysis of the simplified dimensional data of spider traits x plots (PCA, five eigenvectors, 92.91%) and plant traits x plots (PCA, four eigenvectors, 96.83%) showed marginally positive association between these two datasets (RV=0.40; p=0.068; Figure 1A). The first and second axes of the co-inertia biplot clearly reflected the fire treatment, and represented 68.3% and 22.9% of the co-structure respectively, with unburned control plots in the bottom right corner of the ordination and burned plots in the top left corner. The blocked design of the fire experiment was reflected by closeness of the paired plots (burned and control) in the ordination space.

Figures 1B and 1C show the contribution of the functional traits of the two trophic levels to the canonical space. Considering only the statistically significant traits of spiders and plants (Table 3 and Table S2), in burned plots orb web builders correlated positively with rosettes and plants with broader leaves. On the other hand, ground hunter spiders were associated with taller plants and graminoids in unburned plots.

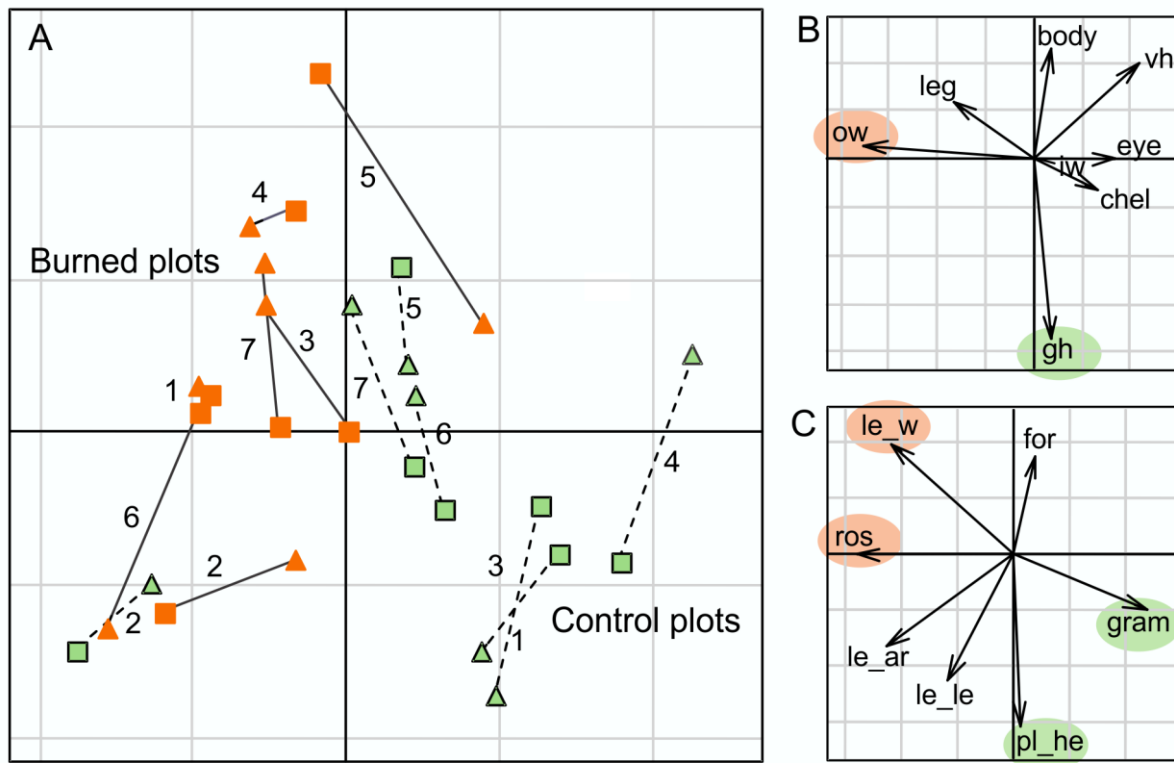


Figure 1. Relationships between spider traits and vegetation traits in burned and control plots. Co-inertia analysis results: (A) ordination of control (light-green symbols) and burned plots (dark-orange symbols) based on spider (triangle) and plant traits (square); PCA of (B) spider and (C) plant traits. Short arrows indicate that the plant and animal traits occupy similar positions in the ordination space. Numbers (1 to 7) indicate the blocks. Highlighted traits (B, C) mean significant association with burned or control plots.

SPIDER ASSEMBLY PATTERNS IN PLANT ECOLOGICAL GRADIENTS

We evaluated trait assembly patterns in spider communities related to two ecological gradients: plant biomass and plant FD. Spider trait-convergence assembly pattern (TCAP) related to plant biomass was maximized by the ground hunter attribute (Table 4). The proportion of ground hunters and plant biomass were positively associated, and lower in burned plots (Figure 2A). For example, with a decrease in biomass from 934 to 263 g/m², the proportion of ground hunters decreased from 0.18 to 0.05.

Along the plant FD gradient, spider TCAP was significantly maximized by orb web

builder, chelicerae and eye size attributes (Table 4). By plotting these traits against the gradient of plant FD we observed that orb web builders had a primary importance for the expression of TCAP, and chelicerae and eye size appeared only to participate explaining the residuals of the main correlation. The proportions of orb web building spiders increased with plant FD (Figure 2B); i.e. with an increase from 5 to 12 in plant FD (Rao Index) the orb web builder proportion increased from 0.14 to 0.32.

No significant spider trait-divergence assembly pattern (TDAP) was found regarding plant biomass gradient (Table 4). However, we found a strong divergence pattern related to plant FD maximized by chelicerae, eye and body size, orb and irregular web builders. Spider FD of these traits was positively correlated to plant FD, which tended to increase in burned plots (PCoA; Figure 2C).

Table 4. Summary of the results of spider assembly patterns in ecological gradients. Spider trait subsets maximizing, at the community level, the expression of trait-convergence assembly patterns (TCAP) and trait-divergence assembly patterns (TDAP) related to plant biomass and plant FD ecological gradients. See Table 1 for descriptions of trait abbreviations.

Gradient	TCAP		TDAP	
	Biomass	FD plants	Biomass	FD plants
Optimal trait subset	gh	ow, eye, chel	leg, chel, eye, body	body, chel, eye, iw, ow
$\rho(\mathbf{TE})$	0.335 (0.015)	0.553 (0.001)	0.047 (0.337)	0.105 (0.268)
$\rho(\mathbf{XE.T})$	-0.147 (0.919)	-0.140 (0.49)	0.152 (0.157)	0.534 (0.002)

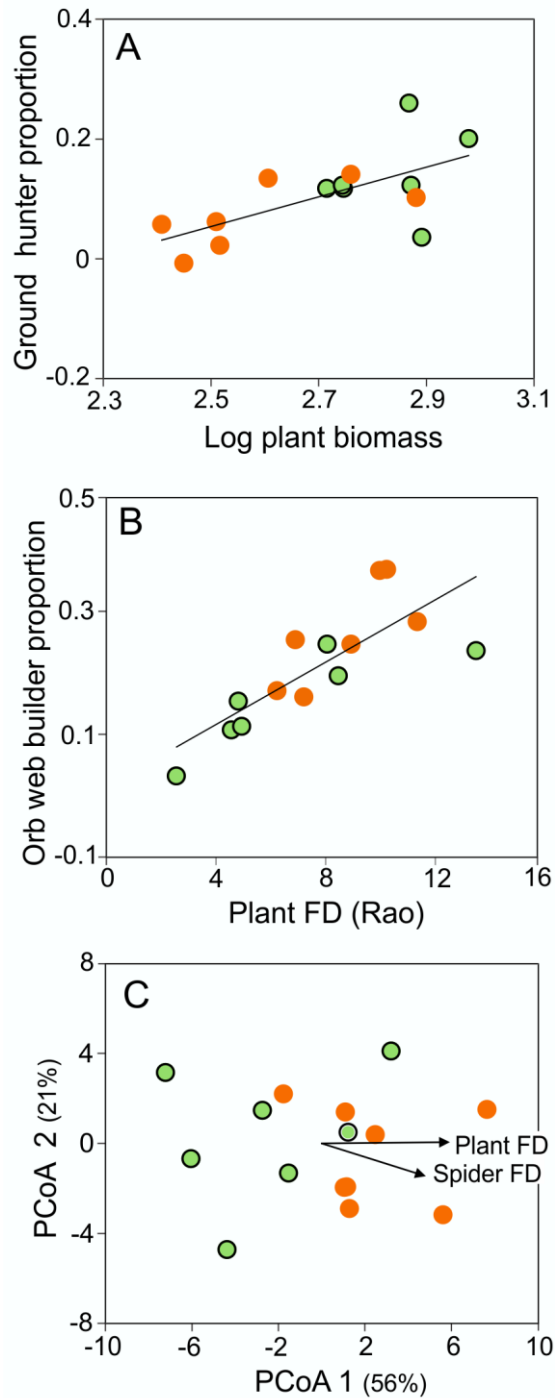


Figure 2. Spider assembly patterns in ecological gradients. Trait convergence assembly pattern (TCAP) under gradients of plant biomass (A) and plant FD (B). Trait divergence assembly pattern (TDAP) in gradient of plant FD (C). The TDAP plot is composed of an ordination diagram generated on Euclidian distances computed on the composition of spiders communities after fuzzy weighting by the traits which maximized the expression of TDAP (body, chel, eye, iw, ow) related to plant FD. Green symbols mean control plots and orange symbols mean burned plots.

Discussion

Our findings indicate that spider communities can recover very fast to plot-scale fire in grasslands of South Brazil. Although we visually detected the arthropods disappearance after fire, either because they were consumed by fire or escaped, we observed that the spider communities of burned sites were similar in number of individuals, family diversity and composition to those in unburned sites from the first month after fire. As initially predicted, our small scale burned sites appeared to not impose major constraints for spider colonization allowing both cursorial and aerial immigration. While cursorial dispersal represents directional spider short distance travels [70] which probably took place through the soil surface and the resprouting foliage directly from adjacent unburned areas, aerial ballooning is a passive mechanism of distant and random dispersal through air currents [33, 71]. These colonization processes seem to have happened faster than our first sampling (one month after fire) could record, and hence we recommend that future researches perform samplings in an earlier period. We therefore believe that our results indicate spider resilience through fast recolonization rather than spider resistance to fire. The spider families represented at the site had good dispersal abilities and our results also indicated that the postfire ecosystem was capable of maintain such diversity. Species with restricted dispersal abilities and habitat specialists were probably disfavored in this initial colonization process [71, 72]. Because recently burned habitats would offer less niche diversity than unburned habitats, a decrease in arthropod species diversity overall is expected [30, 73], but our approach at family level was not suitable to detect such responses.

Functional diversity is a dimension of biodiversity which takes into account the traits of organisms related to their adaptation in their environments [10], and thus can inform on their biological mechanism of response. Our functional approach revealed short and intermediate-term responses of spiders to fire, with a closer similarity between burned and unburned areas only reached after about one year, probably reflecting the time frame for

recovery of the vegetation [29]. Our results therefore indicate spider communities are functionally resilient to fire disturbance in these grassland ecosystems so that they recover within one year after fire.

In the first month after fire we observed a reduction in the relative abundance of irregular web builders and an increase in that of vegetation hunters, which resulted in a decrease in FD of spider feeding behavior. On the one hand, irregular web-builders could have been limited in recently burned sites because of shortage in appropriate physical structures for attachments of their webs. This functional group incorporates spiders that build especially sheet and spatial webs and, in contrast to orb weavers which are more flexible and can spin webs across wider spaces [74, 75], they may require relatively small distances between web supports [51], having a close relationship with microhabitats in the litter layer [76, 77] and plants with dense foliage [78]. Recently burned sites had sparse vegetation and a huge simplification of the ground surface, with reduced litter and moisture [44] which seemed to compose an unsuitable habitat for these spiders.

On the other hand, vegetation hunters were favored in this environment at this early period probably by the direct vegetation regrowth and the summer-induction of flowering of many inter-tussock dicot species that established following release from dominance by grasses and suppression of the thick litter layer [29, 40, 79]. Freshly green biomass and flowers represent optimal foraging patches for wandering spiders by attracting potential preys such as flower visitors, pollinators [80, 81] and herbivore insects which feed preferentially on young high-quality leaves vs. mature ones [82, 83, 84]. Interestingly, also at this time the spiders found in burned plots had larger chelicerae size, but not body size, than in unburned plots which may be explained by an increment in prey size in the post-burned habitat.

At an intermediate time after fire, beyond a reduced plant biomass and litter layer we confirmed the generally accepted pattern of increasing plant species richness in burned

sites. Moreover, this pattern was associated with an increase in FD of plant life forms. It is already known that the dominance of C4 tussock grasses tends to reduced plant diversity in undisturbed grasslands, and that fire, or other grassland management actions like mowing, allow the coexistence of more species from different life forms by reducing the superior competitive species (e.g. [28, 29, 85]). We experimentally showed that unburned areas had greater proportions of graminoid and taller plant species than burned ones, which presented enhanced proportions of rosettes. Rosettes in this study were represented mostly by *Eryngium horridum* (Apiaceae), a very common species in grasslands in southern Brazil [86] that shows a great capacity of regeneration by resprouting after plant damage [87]. This differential plant trait composition between burned and unburned sites as well as the gradients of plant biomass and plant FD along the treatments acted as environmental filters leading to convergence patterns of spider feeding behavior (Fig. 3). Below we detail the mechanisms through which such convergence may operate.

The proportion of ground hunters increased under dense tussocks and tall plants, increased plant biomass, and litter layer (Fig. 3). This probably reflected protection against light and/or visual predators, buffered microclimate, as well as increased surface for moving around, hunting and sheltering, which has a major importance for reduction of mortality risk [88]. Ground hunters are particularly known for selecting their microhabitats on the soil surface based on suitable microclimate, reduced predation risk and availability of prey [89, 90, 91], and usually increase when the biomass and litter layer are enhanced [50, 92]. According to these premises, we would have expected a decrease in these spiders at the simplified recently burned sites, but there were no significant differences at that time. Two possible explanations are that 1) the trapability by pitfall traps may be increased because burned plots offer less constraints to animal locomotion and activity in the soil surface [45], compensating their hypothetical reduced abundance, and 2) increased bare soil could have r-selected a different species composition, e.g. vagrant lycosid fauna, which appreciate open

habitats [73, 90].

Differently from that soil-related feeding strategy, the orb-weaving spiders converged to rosette-form plants and to plant FD (Fig. 3), a surrogate for structural diversity of vegetation. Several works have already demonstrated the importance of habitat architecture to foraging site selection and orb-web spider establishment [93, 94, 95]. Because species and individuals of different ages differ in web size, mesh spacing and web position within the vegetation, the greater architectural heterogeneity, the more web-attachment sites are provided and the higher the density of orb-web spiders supported. Rosettes, and especially *Eryngium horridum* individuals, which present a vertical architectural stratification, seemed to offer suitable web sites. There are some evidences of orb-weaving spiders associations with this life form [96, 97], and the spider benefits might involve stable web support due to leaf arrangement, potential source of moisture and opportunity to catch flying insects taking off from the plant's conical base.

Finally, we showed that the gradient of plant FD driven by fire history in grasslands influenced not only the orb-weavers, but also the functional diversity of the entire spider community, leading to a trait-divergence assembly pattern (Fig. 3) [13]. Although it is well accepted that invertebrate natural enemies densities and diversity are promoted in complex-structured habitats (94, 95), no study to date has shown the close association between FD of vegetation and spiders, especially considering the morphological traits of the later. In our system, spider individuals occurring in more functionally diverse plant communities were more diverse regarding their body, chelicerae and eye sizes and also to their web building type (orb or irregular web) compared to the less functionally diverse plant communities where spiders were more similar to each other concerning the same traits. These findings support the habitat heterogeneity hypothesis [98, 99] at the individual level, demonstrating the coexistence of individuals with segregated functional traits in a more complex vegetation, probably due to niche diversification and increased possibility of resource

exploitation (foraging sites, prey, shelters). Further, we would expect such habitat heterogeneity to reduce spider competition for similar resources [14, 19], and to decrease antagonist interactions such as intraguild predation [100] with increasing plant FD, bringing positive effects on prey suppression efficiency [101].

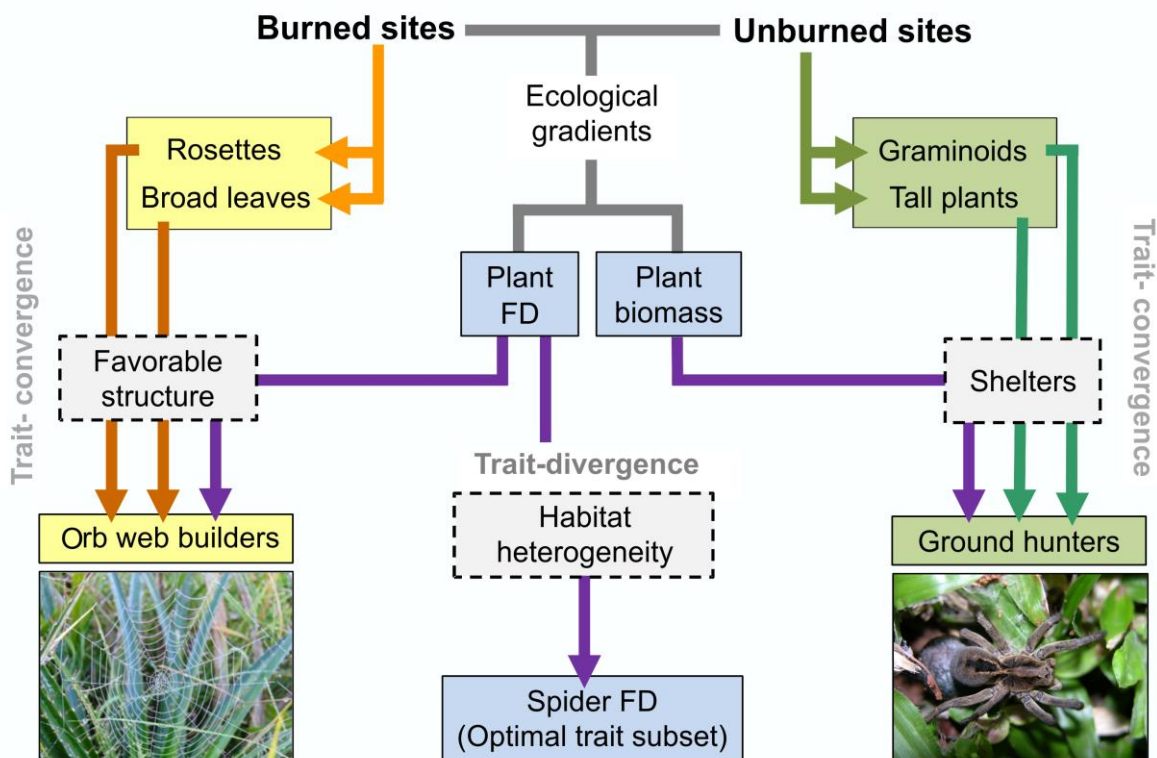


Figure 3. Conceptual map of the main findings of the study for an intermediated time after fire. Unburned plots were most characterized by graminoid-form and taller plants leading to increased proportions of ground hunter spiders. Plant biomass gradient also acted as an important environmental filter for this kind of spiders probably by maintaining proper conditions of shelters and microclimate in soil surface. On the other hand, burned plots presented increased proportions of rosette-form plants with broader leaves which favored spiders building orb webs; this hunting strategy also converged positively in the plant FD gradient influenced by suitable vegetation structure to attach their webs. Additionally, spider individuals occurring in more functionally diverse plant communities were more functionally diverse concerning their traits (body, chelicerae and eye size, and web type building) because functionally diverse plant communities provide more ecological niches and increased possibility of resource exploitation, following the habitat heterogeneity hypothesis. Photo in the left: Araneidae web in *Eryngium horridum* (Apiaceae) by Denise Dell’Aglio; Photo in the right: *Lycosa erythrognatha* by Estevam Cruz.

Fire is an important force modelling biodiversity in South Brazilian grasslands, but its effects on spider fauna communities are transient, lasting less than one year, as shown in our small scale experiment that mimics a patchy fire mosaic. This has implications for management, indicating that low intensity, patchy burnings, which would be the case when flammable biomass accumulation is low, would not harm grassland spider communities. Our results strongly suggest that the incorporation of information on the organisms' functional traits into biodiversity monitoring can provide a mechanistic understanding of the response of communities to environmental change, especially when more than one trophic level is considered [5]. Instead of considering the species as a functional unit, individual-based trait data was a realistic and successful way of revealing patterns of spider community assembly after fire, since the entire trait variability of the system was considered [36]. Specifically, we showed patterns indicative of environmental filtering and limiting-similarity processes driven by the fire-induced vegetation change.

Acknowledgement

We thank Camila S. Goldas and Claire P.R. Ferrando for field and lab assistance. The project was supported by grants from CNPq, Brazil, to VDP (479083/2008-8 and 306573/2009-1). LRP and FJ received PhD Scholarships from CAPES, Brazil. The project benefitted from travel funding provided to LRP and VDP by The Dimensions of Biodiversity Distributed Graduate Seminar (NSF, USA, grant 1050680 coordinated by Sandy Andelman and Julia Parrish).

Funding

The project was supported by grants from CNPq, Brazil, to Valério Pillar (479083/2008-8 and 306573/2009-1). Luciana Podgaiski and Fernando Joner received PhD Scholarships from CAPES, Brazil. The project benefitted from travel funding provided to Luciana Podgaiski and Valério Pillar by the Dimensions of Biodiversity Distributed Graduate Seminar (NSF, USA, grant 1050680 coordinated by Sandy Andelman and Julia Parrish. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

References

1. Bond WJ, Keeley JE (2005) Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20: 387-394.
2. Gerisch M, Agostinelli V, Henle K, Dziöck F (2011) More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos* 121: 508-515.
3. Moretti M, Legg C (2009) Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32: 299-309.
4. 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 *Biodivers Conserv* 20: 2333-2345.
5. Feld CK, Martins da Silva P, Sousa JP, de Bello F, Bugter R, et al. (2009) The indication of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118: 1862-1871.
6. Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, et al. (2007) Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Ann Botany* 99: 967-985.
7. McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 2: 178-185.

8. Moretti M, de Bello F, Roberts SPM, Potts SG (2009) Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *J Anim Ecol* 78: 98-108.
9. Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, et al. (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers Conserv* 19: 2921-2947.
10. Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9: 741-758.
11. Suding KN, Lavorel S, Chapin III FS, Cornelissen JHC, Díaz S. et al. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob Change Biol* 14: 1-16.
12. Weiher E, Keddy P (1999) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge: Cambridge University Press. 418p.
13. Pillar VD, Duarte LDS, Sosinski EE, Joner F (2009) Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J Veg Sci* 20: 334-348.
14. Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM, eds. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press. pp 342-444.
15. Weiher E, Keddy P (1999) Assembly rules as trait-based constraints on community composition. In: Weiher E, Keddy P, eds. *Ecological assembly rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 251-271.
16. Wilson JB (1999) Assembly rules in plant communities. In: Weiher E, Keddy P, eds. *Ecological assembly rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 130-164.
17. Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J Veg Sci* 3: 157-164.
18. Makkonen M, Berg MP, van Hal JR, Callaghan TV, Press MC, et al. (2011) Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biol Biochem* 43: 377-384.
19. MacArthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer Nat* 101: 377-385.
20. Sanders NJ, Gotelli NJ, Wittman SE, Ratchford JS, Ellison AM, et al. (2007) Assembly rules of

- ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *J Biogeogr* 34: 1632-1641.
21. Nipperess DA, Beattie AJ (2004) Morphological dispersion of *Rhytidoponera* assemblages: the importance of spatial scale and null model. *Ecology* 85: 2728-2736.
 22. de Bello F, Thuiller W, Lepš J, Choler P, Clément J, et al. (2009) Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *J Veg Sci* 20: 475-486.
 23. Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley and Sons. 222p.
 24. Bengtsson J (2002) Disturbance and resilience in soil animal communities. *Eur J Soil Biol* 38: 119-125.
 25. Pimm, S. L (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
 26. Bond WJ, Woodward FI, Midgley GF (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phyt* 165: 525-538.
 27. Pyke DA, Brooks ML, D'Antonio C (2010) Fire as a restoration tool: A decision framework for predicting the control or enhancement of plants using fire. *Restor Ecol* 18: 274-284.
 28. Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J Veg Sci* 17: 255-260.
 29. Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *J Veg Sci* 16: 655-664.
 30. Swengel AB (2001) A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodivers Conserv* 10: 1141-1169.
 31. Moretti M, Cáceres MD, Pradella C, Obrist MK, Wermelinger B, et al. (2010) Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33: 760-771.
 32. Foelix RF (1996) *Biology of Spiders*. New York: Oxford University Press. 330p.
 33. Sunderland K, Samu F (2000) Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomol Exp Appl* 95: 1-13.
 34. Cardoso P, Pekár S, Jocqué R, Coddington JA (2011) Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLOS ONE* 6: 1-10.

35. Dias SC, Carvalho LS, Bonaldo AB, Brescovit AD (2010) Refining the establishment of guilds in Neotropical spiders (Arachnida: Araneae). *J Nat Hist* 44: 219-239.
36. Carlucci MB, Streit H, Duarte LDS, Pillar V.D (2012) Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree saplings communities. *J Veg Sci* 23: 176-186.
37. Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sci* 11: 1633-1644.
38. Moreno JA (1961) *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, RS: Secretaria da Agricultura.
39. Behling H, Pillar VD (2008) Vegetation and fire dynamics in southern Brazil during the late Quaternary and their implication for conservation and management of modern grassland ecosystems. In: Schröder HG, ed. *Grasslands: Ecology, Management and Restoration*. New York: Nova Science Publishers. pp. 99-108.
40. Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, et al. (2007) Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspect Plant Ecol* 9: 101-116.
41. Fidelis A, Delgado-Cartay MD, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, et al. (2010) Fire intensity and severity in Brazilian Campos Grasslands. *Interciencia* 35: 739-745.
42. Coughenour MB (1991) Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *J Range Manage* 44: 530-541.
43. Overbeck GE, Pfadenhauer J (2007) Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora* 202: 27-49.
44. Fidelis A, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J (2012) Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *J Veg Sci* 23: 552-562.
45. Melbourne BA (1999) Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Aust J Ecol* 24: 228-239.
46. Coddington JA, Young LH, Coyle FA (1996) Estimating spider species richness in a Southern Appalachian Cove Hardwood Forest. *J Arachnol* 24: 111-128.
47. Buckup EH, Marques MAL, Rodrigues EN, Ott R (2010) Lista das espécies de aranhas (Arachnida, Araneae) do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia* 100: 483-518.
48. Cardoso P, Silva I, Oliveira NG, Serrano ARM (2004) Higher taxa surrogates of spider (Araneae) diversity and their efficiency in conservation. *Biol Conserv* 117: 453-459.

49. Brennan KEC, Ashby L, Majer JD, Melinda L. Moir, John M. Koch (2006) Simplifying assessment of forest management practices for invertebrates: How effective are higher taxon and habitat surrogates for spiders following prescribed burning? *Forest Ecol Manag* 231: 138-154.
50. Rypstra AL, Carter PE, Balfour RA, Marshall SD (1999) Architectural features of agricultural habitats and their impact on the spider inhabitants. *J Arachnol* 27: 371-377.
51. Souza ALT (2007) Influência da complexidade estrutural do ambiente na seleção de habitats por aranhas. In: Gonzaga MO, Japyassú HF, & Santos AJ, eds. *Ecologia e Comportamento de Aranhas*. Rio de Janeiro: Interciência. pp. 25-44.
52. Entling W, Schmidt-Entling MH, Bacher S, Brandl R, Nentwig W (2010) Body size–climate relationships of European spiders. *J Biogeogr* 37: 477-485.
53. Cushman JH, Lawton JH, Manly BFJ (1993) Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia* 95: 30-37.
54. Dacke M, Doan TA, O'Carroll DC (2001) Polarized light detection in spiders. *J Exp Biol* 204: 2481-2490.
55. Vollrath F, Selden P (2007) The role of behavior in the evolution of spiders, silks, and webs. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38: 819-846.
56. Foellmer MW, Fairbairn D J (2005) Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia* 142: 653-662.
57. Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, et al. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
58. Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, et al. (2008) Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct Ecol* 22: 134-147.
59. Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecol* 86: 902–910.
60. Botta-Dukát Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J Veg Sci* 16: 533-540.
61. Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481-501.
62. Tilman D, Lehman C, Thomson K.T (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc Nat Acad Sci* 94: 1857-1861.

63. Podani J (1999) Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48: 331-340.
64. Dolédec S, Chessel D (1994) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biol* 31: 277-294.
65. Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84: 3078-3089.
66. Zadeh LA (1965) Fuzzy sets. *Inf Control* 8: 338-353.
67. Pillar VD, Orlóci L (1991) Fuzzy components in community level comparisons. In: Feoli E, & Orlóci L, eds. *Computer Assisted Vegetation Analysis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp. 87-93.
68. Pillar VD, Sosinski EE (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *J Veg Sci* 14: 323-332.
69. R Development Core Team (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org>.
70. Hibbert AC, Buddle CM (2008) Assessing the dispersal of spiders within agricultural fields and an adjacent mature forest. *J Arachnol* 36: 195-198.
71. Bonte D, Vandenbroecke N, Lens L, Maelfait JP (2003) Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proc R.Soc Lond* 270: 1601-1607.
72. Gibson CWD, Hambler C, Brown VK (1992) Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. *J Appl Ecol* 29: 132-142.
73. Moretti M, Conedera M, Duelli P, Edwards P (2002) The effects of wildfire on ground-active spiders in deciduous forests on the Swiss southern slope of the Alps. *J Appl Ecol* 39: 321-336.
74. Greenstone MH (1984) Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62: 299-304.
75. Halaj J, Ross DW, Moldenkel AR (1998) Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in Western Oregon forest canopies. *J Arachnol* 26: 203-220.
76. Stevenson BG, Dindal DL (1982) Effect of leaf shape on forest litter spiders: community organization and microhabitat selection of immature *Enoplognatha Ovata* (Clerck) (Theridiidae). *J Arachnol* 10:165-178.

77. Wagner JD, Toft S, Wise DH (2003) Spatial stratification in litter depth by forest-floor spiders. *J Arachnol* 31: 28-39.
78. Hatley C, MacMahon J (1980) Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture. *Environ Entomol* 9: 632-639.
79. Fidelis A, Pivello VR (2011) Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos? *Biodivers Bras* 2: 12-25.
80. Kevan PG (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *AnnRev Entomol* 28: 407-453.
81. Souza ALTD, Martins RP (2004) Distribution of plant-dwelling spiders: inflorescences versus vegetative branches. *Austral Ecol* 29: 342-349.
82. Aide TM (1993) Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74: 455-466.
83. Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu Rev Entomol* 47: 817-44.
84. Lopes CT, Vasconcelos HL (2011) Fire increases insect herbivory in a neotropical savanna. *Biotropica* 43: 612-618.
85. Safford HD, Harrison S (2004) Fire effects on plant diversity in serpentine vs sandstone chaparral. *Ecology* 85: 539-548.
86. Irgang BE (1974) Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul IX. Umbelliferae II, Gênero *Eryngium* L. Boletim do Instituto Central de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul 32: 1-86.
87. Fidelis A, Overbeck G, Pillar VDP, Pfadenhauer J (2008) Effects of disturbance on population biology of the rosette species *Eryngium horridum* Malme in grasslands in southern Brazil. *Plant Ecol* 195:55-67.
88. Hassal M, Tuck JM (2007) Sheltering behavior of terrestrial isopods in grasslands. *Invertebr Biol* 126: 46-56.
89. Persons MH, Uetz GW (1997) Foraging patch residence time decision in wolf spiders: Is perceiving prey as important as eating prey? *Ecoscience* 4: 1-5.
90. Bell JR, Wheeler CP, Cullen WR (2001) The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities: a review. *J Zool* 255: 377-387.

91. Rypstra AL, Schmidt JM, Reif BD, DeVito J, Persons MH (2007) Tradeoffs involved in site selection and foraging in a wolf spider: effects of substrate structure and predation risk. *Oikos* 116: 853-863
92. Malumbres-Olarte J, Vink CJ, Ross JG, Cruickshank RH, Paterson A (2012) The role of habitat complexity on spider communities in native alpine grasslands of New Zealand. *Insect Conserv Diver*. DOI: 10.1111/j.1752-4598.2012.00195.x
93. Mcnett BJ, Rypstra AL (2000) Habitat selection in a large orb-weaving spider: vegetation complexity determines site selection and distribution. *Ecol Entomol* 25: 423-432.
94. Cunha ER, Thomaz SM, Mormul RP, Cafofo EG, Bonaldo AB (2012) Macrophyte structural complexity influences spider assemblage attributes in wetlands. *Wetlands* 32: 369-377.
95. Langellotto GA, Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1-10.
96. Uetz GW, Burgesss WJ (1979) Habitat structure and colonial behavior in *Metepeira spinipes* (Araneae: Araneidae) an orb weaving spider from Mexico. *Psyche* 86: 79-90.
97. Viera C (2003) Spatial and temporal variability in webs of *Metepeira gressa* (Keyserling, 1892) (Araneae, Araneidae): a year field study. *An Biol* 25: 13-20.
98. MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press. 224 p.
99. Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, et al. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31: 79-92.
100. Finke DL, Denno RF (2002) Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83: 643-652.
101. Langellotto G, Denno RF (2006) Refuge from cannibalism in complex-structured habitats: implications for the accumulation of invertebrate predators. *Ecol Entomol* 31: 575-581.

Supporting Information

TABLES

Table S1. Description of spider data. Family affiliation used in the classification of spider feeding strategies, and number of individuals sampled in soil and vegetation in the study.

Feeding strategies	Spider families	Number of individuals		
		Soil	Vegetation	Total
Orb web	Araneidae, Tetragnathidae	5	413	418
Irregular web	Amaurobiidae, Dipluridae, Hahniidae, Linyphiidae, Pholcidae, Pisauridae, Theridiidae, Titanoecidae	141	49	190
Ground hunters	Corinnidae, Ctenidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Miturgidae, Oonopidae, Salticidae	192	-	192
Vegetation hunters	Anyphaenidae, Miturgidae, Oxyopidae, Philodromidae, Salticidae, Sparassidae, Thomisidae	-	955	955
	Total	353	1402	1755

Table S2. Summary of the results of plant functional resilience to fire. Probability values from analysis of variance in blocks with permutation test obtained for plant community indices between control and burned plots before and after fire (a.f). For CWM_all traits the analysis was multivariate. In case of significant differences, positive or negative effects of fire are showed in brackets.

Measures of plant community		p-values (fire effect)	
		Before fire	9 month a.f.
FD	All traits	0.804	0.126
	Morphological	0.843	0.295
	Life-form	0.667	0.036 (+)
CWM	All traits	0.642	<0.001
	Plant height	0.863	0.003 (-)
	Leaf width	0.902	0.009 (+)
	Leaf length	0.180	0.686
	Leaf area	0.706	0.190
	Graminoids	0.583	0.057 (-)
	Forbs	0.541	0.643
	Rosette	1.00	0.033 (+)

FIGURES

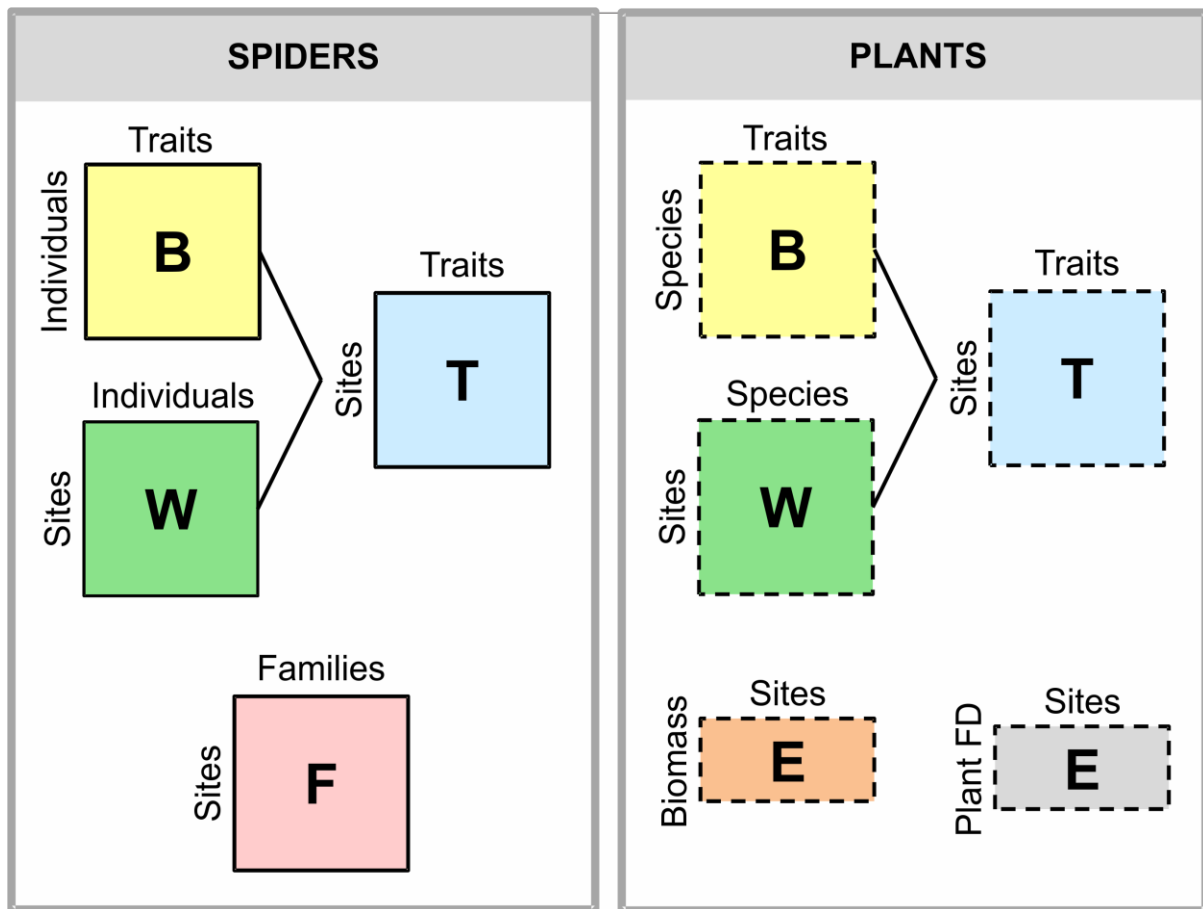


Figure S1. Matrices used in statistical analyses. Spider matrices are described by B_s (individuals by traits), W_s (plots by the presence of the individuals), and F_s (plots by the abundance of individuals classified in families). Plant matrices are described by B_p (species by traits), W_p (plots by the cover of species), and the environmental vectors E_{PB} (plots by aboveground biomass) and E_{FD} (plots by plant functional diversity). Matrix T is computed by matrix multiplication $T = WB$ for both spiders (T_s) and plants (T_p), and represent community weighted mean traits (CWM).

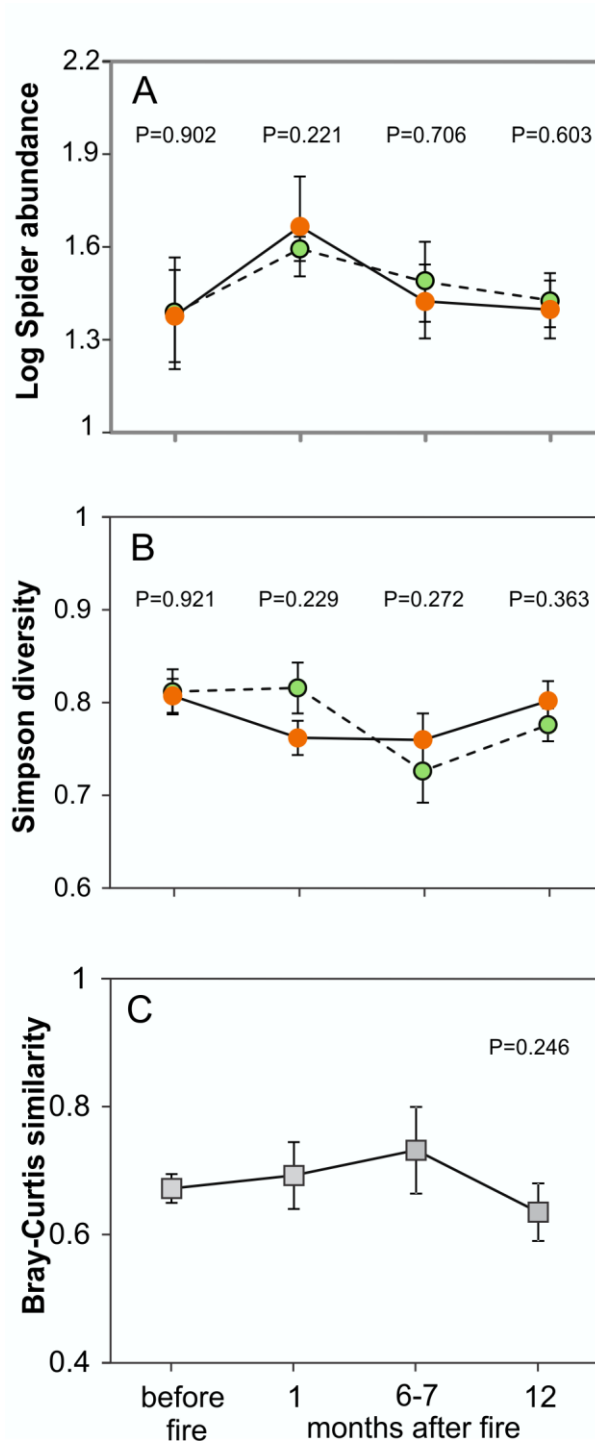


Figure S2. Spider community resilience to fire. Mean (\pm SE) of spider individual's abundance (log transformed) (A) and family Simpson diversity (B) in control (light-green symbols) and burned (dark-orange symbols) plots; and similarity coefficients of spider family composition (C) between control and burned plots in different sampling dates (before fire, 1, 6-7, 12 months after fire). Probability values from analysis of variance (A and B in blocks) with permutation tests are presented.

Instruções aos autores, *PLoS ONE*

Title. Manuscripts must be submitted with both a full title and a short title, which will appear at the top of the PDF upon publication if accepted. Only the full title should be included in the manuscript file; the short title will be entered during the online submission process.

The full title must be 150 characters or fewer. It should be specific, descriptive, concise, and comprehensible to readers outside the subject field. Avoid abbreviations if possible. Where appropriate, authors should include the species or model system used (for biological papers) or type of study design (for clinical papers).

The short title must be 50 characters or fewer and should state the topic of the paper.

Authors and Affiliations. All author names should be listed in the following order:

- First names (or initials, if used),
- Middle names (or initials, if used), and
- Last names (surname, family name)

Each author should list an associated department, university, or organizational affiliation and its location, including city, state/province (if applicable), and country. If the article has been submitted on behalf of a consortium, all author names and affiliations should be listed at the end of the article.

This information cannot be changed after initial submission, so please ensure that it is correct.

To qualify for authorship, a researcher should contribute to all of the following:

1. Conception and design of the work, acquisition of data, or analysis and interpretation of data
2. Drafting the article or revising it critically for important intellectual content
3. Final approval of the version to be published

All persons designated as authors should qualify for authorship, and all those who qualify should be listed. Each author must have participated sufficiently in the work to take public responsibility for appropriate portions of the content. Those who contributed to the work but do not qualify for authorship should be listed in the acknowledgments.

When a large group or center has conducted the work, the author list should include the individuals whose contributions meet the criteria defined above, as well as the group name.

One author should be designated as the corresponding author, and his or her email address or other contact information should be included on the manuscript cover page. This information will be published with the article if accepted.

See the *PLoS ONE* Editorial Policy regarding authorship criteria for more information.

Abstract. The abstract should:

- Describe the main objective(s) of the study
- Explain how the study was done, including any model organisms used, without methodological detail
- Summarize the most important results and their significance
- Not exceed 300 words

Abstracts should not include:

- Citations
- Abbreviations, if possible

Introduction. The introduction should:

- Provide background that puts the manuscript into context and allows readers outside the field to understand the purpose and significance of the study
- Define the problem addressed and why it is important
- Include a brief review of the key literature
- Note any relevant controversies or disagreements in the field
- Conclude with a brief statement of the overall aim of the work and a comment about whether that aim was achieved

Materials and Methods. This section should provide enough detail to allow suitably skilled investigators to fully replicate your study. Specific information and/or protocols for new methods should be included in detail. If materials, methods, and protocols are well established, authors may cite articles where those protocols are described in detail, but the submission should include sufficient information to be understood independent of these references. We encourage authors to submit detailed protocols for newer or less well-established methods as Supporting Information. These are published online only, but are linked to the article and are fully searchable. Further information about formatting Supporting Information files, can be found here. Methods sections of papers on research using human or animal subjects and/or tissue or field sampling must include required ethics statements. See the Reporting Guidelines for human research, clinical trials, animal research, and observational and field studies for more information. Methods sections of papers with data that should be deposited in a publicly available database should specify where the data have been deposited and provide the relevant accession numbers and version numbers, if appropriate. Accession numbers should be provided in parentheses after the entity on first use. If the accession numbers have not yet been obtained at the time of submission, please state that they will be provided during review. They must be provided prior to publication. Methods

sections of papers using cell lines must state the origin of the cell lines used. See the Reporting Guidelines for cell line research for more information. Methods sections of papers adding new taxon names to the literature must follow the Reporting Guidelines below for a new zoological taxon, botanical taxon, or fungal taxon.

Results, Discussion, and Conclusions. These sections may all be separate, or may be combined to create a mixed Results/Discussion section (commonly labeled "Results and Discussion") or a mixed Discussion/Conclusions section (commonly labeled "Discussion"). These sections may be further divided into subsections, each with a concise subheading, as appropriate. These sections have no word limit, but the language should be clear and concise.

Together, these sections should describe the results of the experiments, the interpretation of these results, and the conclusions that can be drawn. Authors should explain how the results relate to the hypothesis presented as the basis of the study and provide a succinct explanation of the implications of the findings, particularly in relation to previous related studies and potential future directions for research. *PLOS ONE* editorial decisions do not rely on perceived significance or impact, so authors should avoid overstating their conclusions. See the *PLOS ONE* Publication Criteria for more information.

Acknowledgments. People who contributed to the work but do not fit the *PLOS ONE* authorship criteria should be listed in the acknowledgments, along with their contributions. You must ensure that anyone named in the acknowledgments agrees to being so named.

Funding sources should not be included in the acknowledgments, or anywhere in the manuscript file. You will provide this information during the manuscript submission process.

References. Only published or accepted manuscripts should be included in the reference list. Manuscripts that have been submitted but not yet accepted should not be cited. Limited citation of unpublished work should be included in the body of the text only as "unpublished data." References must be listed at the end of the manuscript and numbered in the order that they appear in the text. In the text, citations should be indicated by the reference number in brackets. Journal name abbreviations should be those found in the NCBI databases. A number of reference software companies supply PLOS style files (e.g., Reference Manager, EndNote). Proper formatting of the references is crucial;

Tables. Tables should be included at the end of the manuscript. All tables should have a concise title. Footnotes can be used to explain abbreviations. Citations should be indicated using the same style as outlined above. Tables occupying more than one printed page should be avoided, if possible. Larger tables can be published as Supporting Information. Please ensure that table formatting conforms to our Guidelines for table preparation. Figure Legends. Figures should not be included in the manuscript file, but figure legends should be. Guidelines for preparing figures can be found here. Figure legends should describe the key messages of a figure. Legends should have a short title of 15 words or less. The full legend should have a description of the figure and allow readers to understand the figure without referring to the text. The legend itself should be succinct, avoid lengthy descriptions of methods, and define all non-standard symbols and abbreviations. Further information about figure legends can be found in the Figure Guidelines

CAPÍTULO III

Grassland burning effects on Thysanoptera assemblages: a functional perspective

com Adriano Cavalleri, Claire Röpke Ferrando, Milton de Souza Mendonça Jr. & Valério De Patta Pillar

Detalhe de
Holopothripes claritibiales
Thysanoptera
se alimentando
de uma folha

Foto: Adriano Cavalleri



Artigo a ser submetido na revista científica
Insect Conservation and Diversity
Wiley Online Library

Grassland burning effects on Thysanoptera assemblages: a functional perspective

Abstract

1. Under the consensus that biodiversity is complex and not sufficiently described based on a single dimension, there is a growing and well-succeeded trend of incorporating a trait-based functional view of community diversity in monitoring programs, which seems to offer good predictions on ecosystem response to disturbances and resilience.

2. Here we explore fire effects on Thysanoptera assemblages to grassland burning taking into account their functional aspects. For that, we performed a replicated small-scale fire experiment at fire-prone South Brazilian *Campos*, evaluating burned and unburned patches along one year. We collected 48 thrips species and classify them into feeding behavior, habitat requirement and morphological traits.

3. At one month after fire we find positive fire effects on leaf herbivores and thrips species associated with grasses, probably because of the fast sprout of vegetation and their increased palatability. At this time, we also noticed negative fire effects on fungal-feeding species, due to the absence of food and suitable host substrates. Resilience was not reached up to one year after fire, since at this time herbivore species were still benefitted in burned grasslands.

4. Fire, and the changes it induces on vegetation, seems to be an important trait environmental filter at *Campos*, sorting organisms with similar group of traits along the process of habitat recovery. Here we offer some directions on the research on functional traits, and also insights on the fire effects on Thysanoptera assemblages.

Key-words: thrips diversity, functional diversity, mean traits; resilience to fire

Introduction

In face of the global decline of biodiversity driven especially by land-use change through habitat loss and degradation (Foley *et al.*, 2005), effective ecological monitoring schemes have become crucial for the conservation of biodiversity (de Bello *et al.*, 2010). Evaluating biodiversity responses to disturbances can improve our ability to predict the loss of species, ecological functions and services, and clarify successional dynamics which can be translated into suitable land management planning (Biswas *et al.*, 2009; Rodrigues *et al.*, 2009). Under the consensus that biodiversity is complex and not sufficiently described based on a single dimension (e.g. taxonomic), there is a growing and well-succeeded trend of incorporating a trait-based functional view of community diversity in monitoring programs, clearly complementing the traditional indicators of biodiversity (Vandewalle *et al.*, 2010). As the organisms traits (e.g. feeding preferences, body size) are directly linked to the organisms fitness and performance in the ecosystem (Díaz *et al.*, 2007), their evaluation seem to offer good prediction capability on ecosystem response to disturbances and resilience (Podgaiski *et al.*, 2013; Moretti & Legg, 2009).

Here we investigate, for the first time in literature, habitat disturbance effects on thrips assemblages (Thysanoptera). Thrips are minute and abundant insects in terrestrial ecosystems, which have been neglected concerning community ecology studies and biodiversity monitoring (see Pinent *et al.*, 2006). The majority of the worldwide 6,000 described species is directly associated with green plants, being leaf or flower tissue suckers (Mound & Marullo, 1996); some species have even been notorious for causing extensive crop damage and vectoring viral diseases (Mound & Teulon, 1995; Morse & Hoddle, 2006). Moreover they may also be effective pollinators while feeding on pollen (Mound, 2004), fungivorous, contributing to decomposition food webs (Mound & Kibby, 1998), and facultative or obligate predators on small arthropods (Mound & Marullo, 1996; Cavalleri *et*

al., 2010). Thysanoptera species may vary remarkably in morphology, for instance, body size and regarding presence/absence of wings, which may influence their dispersive ability and colonization of new habitats (Mound, 2005). However, the lack of ecological studies examining the relationships between thrips assemblages, functional traits, and habitat features limits our understanding on drivers of community assembly for this group.

In the present study we focused on the disturbance induced by fire in highly diverse natural grasslands in South Brazil called *Campos*. Burnings are usually set at the end of winter in some regions of these ecosystems (e.g. high altitude plateau grasslands) to facilitate fast sprouting of fresh forage for livestock grazing and to reduce unwanted plant species (Pillar & Quadros, 1997; Behling *et al.*, 2007). It is known that burnings in *Campos* does not change the vegetation composition, but in the short-term it promotes an increase in plant species richness and evenness by momentarily reducing the proportions of dominant tussocks, litter and dead plant biomass (Overbeck *et al.*, 2005; Podgaiski *et al.*, 2013). The recently burned environment usually presents a simplification of the soil surface structure, reduced litter and moisture along with sprouted high quality young leaves (Podgaiski *et al.*, 2013; Podgaiski *et al.* submitted). By changing habitat structure, abiotic properties and resource availability grassland burnings may induce changes on arthropod community structure by ecologically filtering out species that do not tolerate a particular stress, and sorting species with a suitable group of traits that profit in the different stages of habitat recovering (Weiher & Keddy, 1995).

Specifically in this study we aim to explore fire effects on functional parameters of thrips assemblages. For that, we took into account thrips feeding behavior, habitat requirement and morphological traits obtained for thrips species sampled in a replicated burning experiment at *Campos* grassland. We calculated effect sizes and used bootstrapped confidence intervals to test whether the effects were different from what we would expect by chance. We evaluated thrips resilience time through comparisons among community

structure patterns at different times after fire. Although we consider this study essentially exploratory, we believe it may offer valuable insights to future studies on thrips functional approach and community assembly.

Methods

STUDY AREA AND EXPERIMENTAL DESIGN

We performed our burning experiment in a natural *Campos* grasslands (30°06'58" S, 51°41'05" W) at the Agricultural Research Station of the Federal University of Rio Grande do Sul, which is located at Eldorado do Sul county, Rio Grande do Sul state, Brazil. There is no dry or wet season in this region and the mean annual precipitation is at about 1400 mm; mean temperature in Summer is 25°C (January and February), and in Winter 9°C (June and July) (Moreno, 1961; Peel *et al.*, 2007). The experiment was conducted in seven blocks 50m apart from each other, each block comprised by two homogeneous plots of 10 x 10 m, six meters apart. One plot from each block was randomly burned in spring 2009, and another one was the control plot. More details on the study site and experimental design can be found in Podgaiski *et al.* (2013).

We sampled Thysanoptera assemblages in all 14 plots before the application of fire treatment to check on the initial community structure, and then approximately at 1 month, 6–7 months and 12 months after fire (a.f.). Overall, we evaluated 56 experimental units (14 plots x 4 sampling dates). Thrips were sampled from the vegetation with sweep net in four transects per plot in one morning and one afternoon. Soil thrips were collected with five pitfall traps per plot during four days in each sampling date. More details on the sampling methods can also be found in Podgaiski *et al.* (2013).

THRIPS SPECIES

Thrips were mounted on microscopic slides following Mound & Kibby (1998), and all species/morphospecies (henceforth species) were identified and deposited in the reference collection of Laboratório de Ecologia de Interações, at UFRGS (Brazil). We constructed a presence-absence thrips species matrix (**Matrix W**; Fig.1), and calculated the species richness *per* experimental unit and sampling time. As functional parameters of the thrips assemblages that might be affected by fire we attributed to all species soft (feeding behavior, and habitat requirement) and hard (morphological) traits.

FEEDING HABIT AND HABITAT REQUIREMENT TRAITS

Although the determination of thrips feeding behavior is difficult and only specifically known for few species groups (Mound & Teulon, 1995), we assigned each thrips species to one or more feeding habits (predator, fungal feeder, leaf or/and flower herbivore), and to whether or not associated with grasses, according to Mound & Marullo (1996) and selected literature. These traits denote the direct connection between the species and their requirements in the environment (food and habitat), and therefore it is expected that the fire-induced habitat changes influence the distribution of the species possessing the different traits. We calculated the number of species from each feeding habit and the number of species associated to grasses in each experimental unit and sampling time.

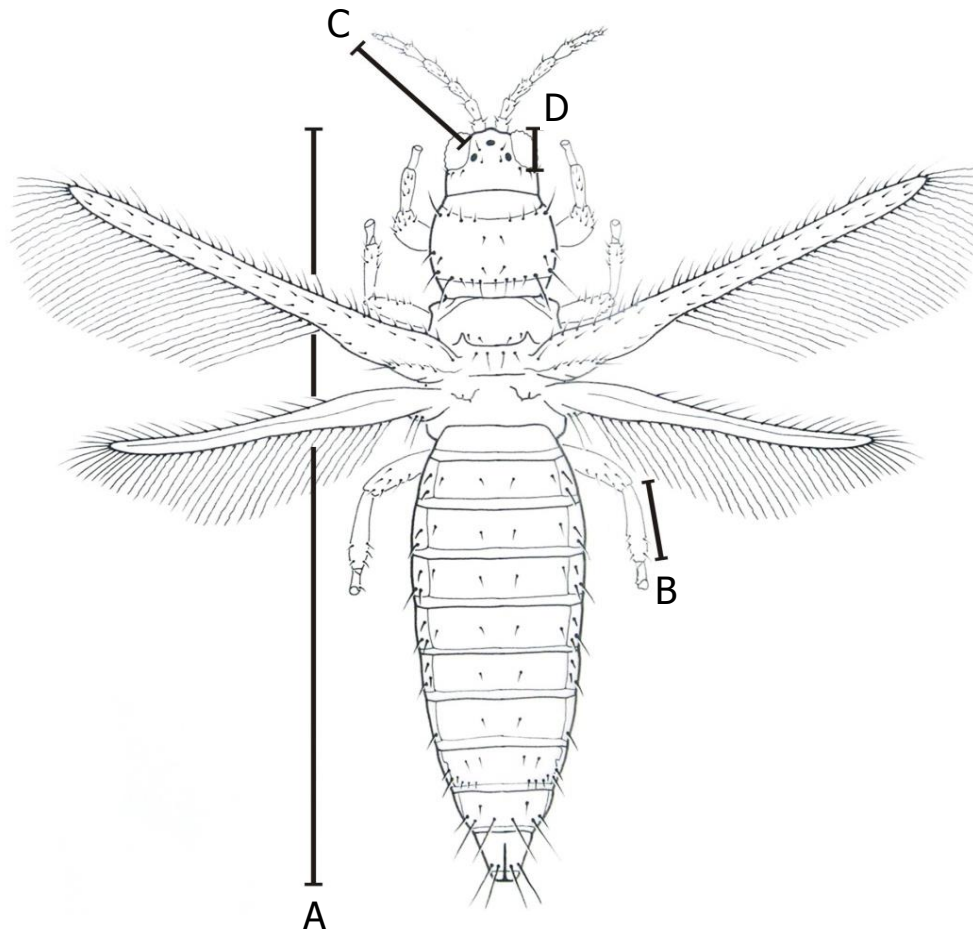


Figure 1. Morphological traits measured in thrips. (A) Body length; (B) Tibia length; (C) Antenna length; (D) Eye length.

MORPHOLOGICAL TRAITS

Morphological traits are assumed to be related to the adaptation of the species to the environment, and are correlated with several aspects of species life histories (Mound, 2005). Here we described each thrips species in five morphological traits (body, antenna, tibia and eye length, and wings presence or absence) shown in detail in Fig. 2 (**Matrix B**, Fig. 1, Supplementary Table 1). We measured morphological traits in all female individuals sampled in the study with a micrometer under an Olympus BX40 microscope. Most Thysanoptera

populations display a female-biased sex-ratio in nature, and in some species the males are rare or remain unknown (Lewis, 1973). In cases of species represented only by one or two females, we included information on morphological traits of individuals sampled in other inventories nearby the study region, aiming to complete at least three females measured *per* species. Thysanoptera species may be polymorphic, both within and between sexes (e.g. Mound, 2005), depending on environmental features (e.g. rearing temperature; Murai & Toda, 2001), and that such intraspecific morphological variability is possibly important to predict and understand functional responses to habitat disturbances (e.g. Podgaiski *et al.*, 2013). Thus here we worked on average traits described *per* species, assuming that interspecific variation would be more important than intraspecific variation.

We tested for allometry between body length and the appendix size (the length of tibia, antenna and eye), based in Matrix B, with simple regressions analyses, and all the allometric relationships were significant (Fig. 2A, B, C). Hence, each appendix size was then weighted by the body length measurement in each individual (Table 1).

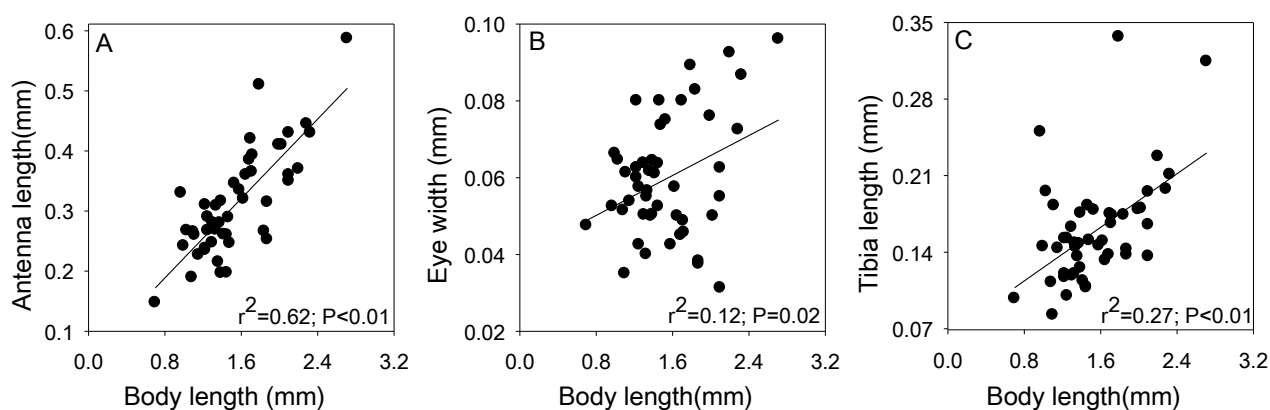


Figure 2. Allometric relationships between body and appendix size in 48 thrips species. Each point represents the average functional trait value for one species. r^2 and P-values are presented.

By multiplying matrices **W** and **B**, we obtained **Matrix T** ($T=WB$), which contains the thrips morphological community mean traits in each experimental unit. Mean traits are

usually calculated with a weighting factor of the species performance in the community (e.g. their abundance), and thus it is called Community Weighted Mean Traits (CWM). In our case, as we are working with presence/absence data for species, the morphological community mean traits represent unweighted averages (Cingolani *et al.*, 2007; Garnier & Navas, 2012). We also calculated Rao's quadratic entropy (Botta-Dukát, 2005) for morphological functional diversity (FD):

$$FD = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

where d_{ij} represents pairwise distances between thrips species calculated using Gower's index and p_i and p_j are the proportions of species i and j in the total community richness.

DATA ANALYSIS

We investigated fire effects on 1) species richness (all species), 2) species richness of each feeding habit separately, 3) species richness of grass associated thrips, 4) functional diversity (morphological traits only), and 5) the community mean of each morphological trait independently. For each response variable at each time after fire we measured the magnitude of the fire effect with the Glass's Δ effect size index (McGaw & Glass, 1980; Rosenthal, 2000) as:

$$\text{Glass's } \Delta = \frac{(\mu_{\text{Burned}} - \mu_{\text{Control}})}{\sigma_{\text{Control}}}$$

where μ_{Burned} is the mean of the response variable in burned plots, μ_{Control} is the mean of the response variable in control plots, and σ_{Control} is the standard deviation of the response variable in control plots. We used 95% bootstrapped confidence intervals (10,000 iterations) to test whether the effects were different from what we would expect by chance. The effects were considered to be non-significant when confidence intervals

overlapped the value zero (Rosenthal, 1994). Aiming to confirm the inexistence of previous stochastic effects in the experimental paired plots, we also performed this same analysis for the sampling performed before fire.

We calculated effect sizes and confidence intervals using the BootES package for R (R Development Core Team, 2010; Kirby & Gerlanc, 2013). In addition, we determinate the relationships between species richness and the thrips morphological FD with linear ($y=a+bx$) and saturating ($y=a+b*\ln(x)$) models, according to Beche & Statzner (2009) and Schmera *et al.* (2012) suggestions.

Results

DATA DESCRIPTION

We sampled a total of 48 thrips species distributed in four families (Table 1, Supplementary Table 1). Seventeen species were sampled exclusively from soil, 26 from vegetation, and 5 were sampled from both strata. Total species richness and species composition varied among time, with only three species in common to all sampling dates (*Carathrips* sp. 1; *Arorathrips texanus* and *Karnyothrips* sp.1; Table 1).

In the sampling performed before fire, which corresponded to the beginning of spring, we recorded 26 thrips species; the most frequent species was the fungal feeder *Carathrips* sp. 1 (present in 57% of the plots) (Table 1). We noticed that paired plots shared only 10 species (38%, Fig. 3) and many species were rare occurring in one to two patches (Table 1).

At one month a.f., in summer, we recorded 18 species, and the most representative was the grass-living *Arorathrips texanus* (57%). We did not find thrips individuals in two experimental plots (one burned and one control, from different blocks). At this period, eight

thrips species were recorded from burned plots (five were exclusive of this treatment) while 13 species were found in the controls (Fig. 3; Table 1).

For the winter season, 6–7 months after burning, we sampled 11 thrips species, and the fungivorous *Eurythrips watsoni* (50%) was the dominant species. All the 11 species were sampled in the control, and only three co-occurred in burned plots (Fig. 3; Table 1). As we did not find thrips in five experimental plots (one control plot and four burned plots) we did not analyzed statistically the data from this period.

Finally, at 12 months a.f. (late spring), we sampled 15 species; the flower-feeding *Frankliniella gemina* was the most frequent, being present in 86% of such plots. From the 10 species sampled in control plots, nine species were shared with burned plots, and five were exclusive of this treatment (Fig. 3; Table 1).

Table 1. Species of Thysanoptera and their frequencies (number of plots sampled; n=7 per treatment) across four sampling in control (C) and burned (B) treatments. The species are ordered by frequency of occurrence. a.f.: after fire.

Species / Sample	Before fire		1 month a.f.		6–7 months a.f.		12 months a.f.	
	C	B	C	B	C	B	C	B
<i>Arorathrips texanus</i>	4	2	2	6	1	1	1	1
<i>Carathrips</i> sp. 1	5	3	2		3	3	2	5
<i>Karnyothrips</i> sp. 1	2	1		3	2	1	1	2
<i>Eurythrips tarsalis</i>	3	3		1	1			
<i>Eurythrips watsoni</i>	4	3		1				
<i>Eurythrips</i> sp. 1	2	1			2			
<i>Neohydatothrips</i> sp. 1	1	1						2
<i>Haplothrips fiebrigi</i>	2						3	2
<i>Adraneothrips ?lepidus</i>		1	1					
<i>Chirothrips</i> sp.			1	5	1			
<i>Karnyothrips</i> sp. 2					1			1
<i>Frankliniella bertelsi</i>			1				3	2
<i>Heterothrips australis</i>			2				1	1
<i>Frankliniella gemina</i>			1				7	5
<i>Gastrothrips</i> sp.			1				1	1

<i>Malacothrips</i> sp. 1	2							
<i>Frankliniella platensis</i>	1							
<i>Hydatothrips</i> sp.	1							
<i>Lissothrips</i> sp.	1							
<i>Orthothrips</i> sp.	1							
<i>Sophiothrips</i> sp.	1							
<i>Dinurothrips vezenyii</i>	3	2						
<i>Liothrips</i> sp. 1	2	3						
<i>Arpediothrips</i> sp.	1	1						
<i>Eschatothrips</i> sp.		2						
<i>Allothrips</i> sp.		1						
<i>Bradythrips hesperus</i>		1						
<i>Chortothrips valens</i>		1						
<i>Frankliniella</i> sp. 1		1						
<i>Frankliniella</i> ? <i>graminis</i>		1						
<i>Frankliniella nakaharai</i>		1						
<i>Malacothrips</i> sp. 2		1						
<i>Frankliniella frumenti</i>				1				
<i>Heliothrips haemorrhoidalis</i>				1				
<i>Holothrips</i> sp.				1				
<i>Stomatothrips</i> sp.				1				
<i>Frankliniella schultzei</i>				2	4			
<i>Bregmatothrips venustus</i>					5			
<i>Eurythrips</i> sp. 2					1			
<i>Terthrothrips</i> sp.						1		
<i>Karnyothrips</i> sp. 3						1		
<i>Psalidothrips</i> sp.						1		
<i>Neohydatothrips flavens</i>						1		
<i>Frankliniella</i> ? <i>bondari</i>							1	
<i>Frankliniella serrata</i>							2	4
<i>Carathrips</i> sp. 2								4
<i>Frankliniella insularis</i>								1
<i>Thrips australis</i>								1
Total species richness	17	19	13	8	11	3	10	14

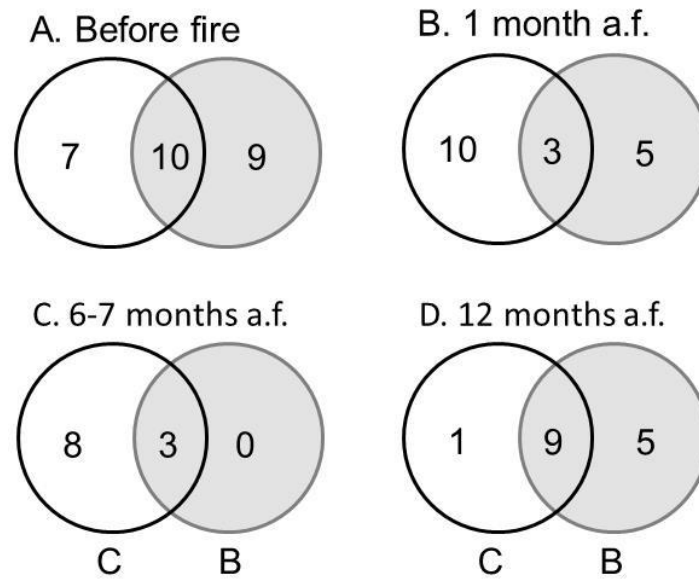


Figure 3. Venn diagram representing shared and exclusive thrips species between treatments (C: control plots; B: burned plots) for different sampling dates before and after fire.

Functional traits

From the 48 sampled thrips species 20 were fungal feeders, 17 flower feeders, 12 leaf feeders, four predators, and seven were recorded as using graminoid plants as host plants (Matrix B, Supplementary Table 1). Species richness and morphological diversity were positively related in both linear ($r^2 = 0.57$), and saturating models ($r^2 = 0.66$), but the later showed a better fit (Fig. 6).

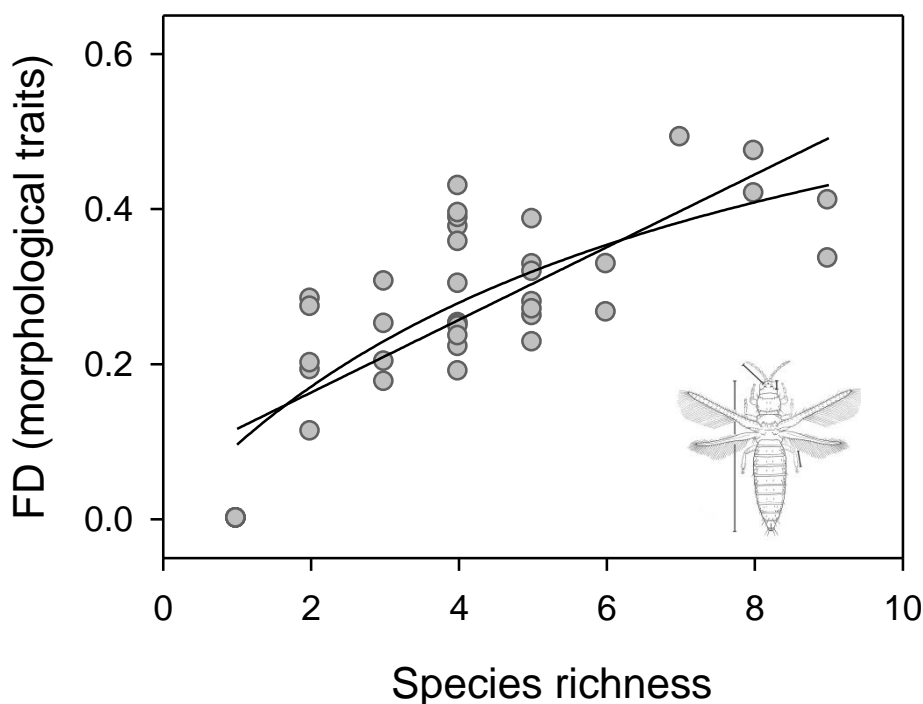


Figure 4. Relationship between species richness and functional diversity of thrips assemblages in a grassland ecosystem. Each point represents one experimental unit. The solid line represents the linear model ($r^2=0.57$), and the dotted line the saturating model ($r^2= 0.66$).

FIRE EFFECTS ON THRIPS ASSEMBLAGES

As expected, the before fire sampling revealed small effect sizes and non-significantly different from zero for all response variable studied (Fig. 5A and 6A). At one month a.f. we found negative fire effects on species richness of fungal feeder thrips ($\Delta=-0.82$) while positive effects on species richness of leaf herbivores ($\Delta=2.8$) and thrips associated with grasses ($\Delta=1.6$; Fig. 5B). Regarding morphological traits, at this time we only found fire effects on the thrips relative antenna size ($\Delta=-1.7$; Fig. 6B), meaning that thrips species found in burned patches presented decreased antenna size in relation to their body in comparison to control patches. At 12 months a.f. the positive effects of fire on the leaf herbivores richness still kept significant ($\Delta=1.5$; Fig. 5C), and for morphological variables there was no-significant effect.

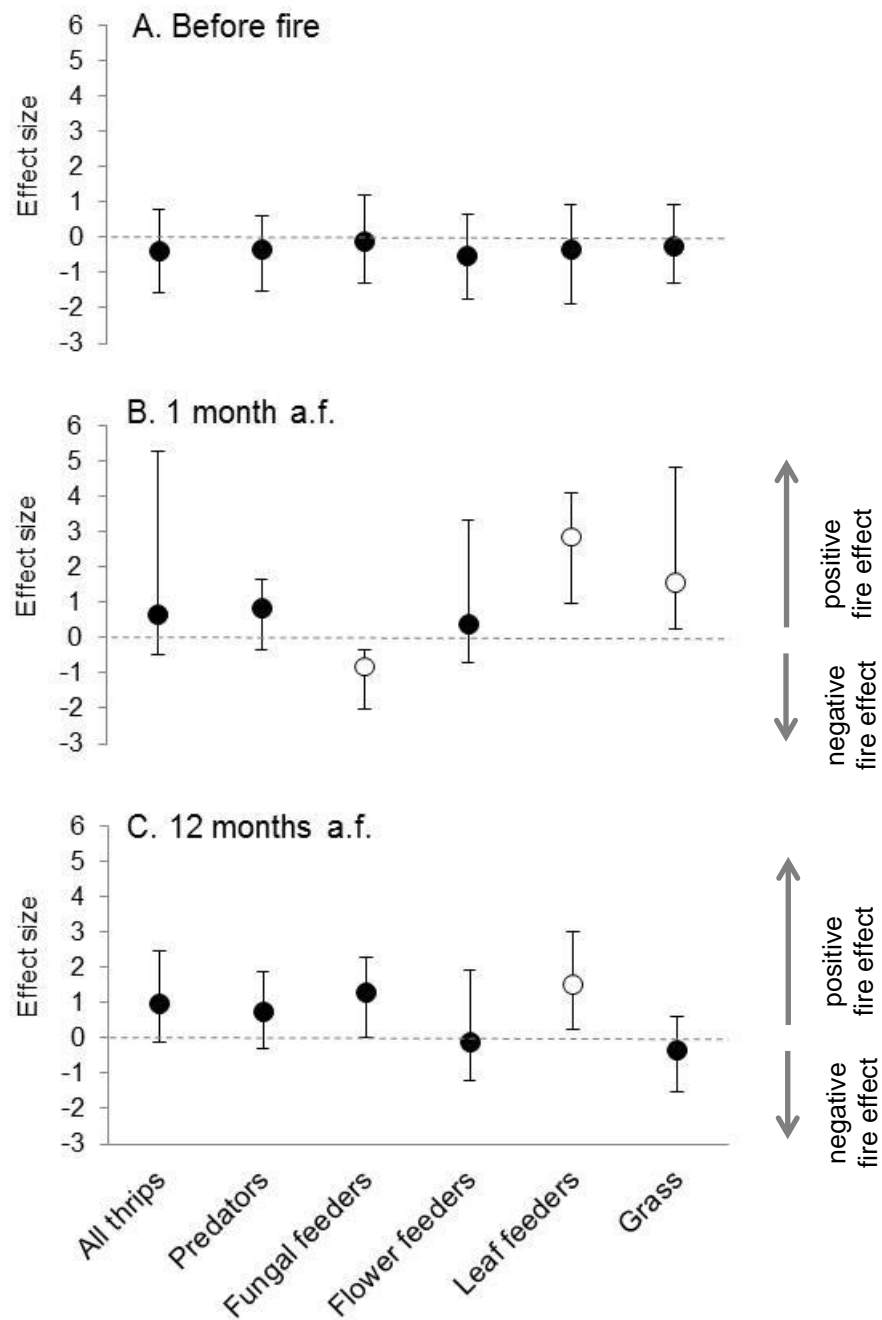


Figure 5. Mean effect sizes ($Glass' \Delta$) of fire on species richness (all species, each feeding habit and grass associated thrips) and their bootstrapped 95% confidence intervals for sampling performed before fire (no applied treatments, A), 1 month (B) and 12 months after fire (C). Confidence Intervals overlapping the value zero indicate a non-significant effect size based on $P < 0.05$. Symbols in white indicate effect sizes different from the null expectation.

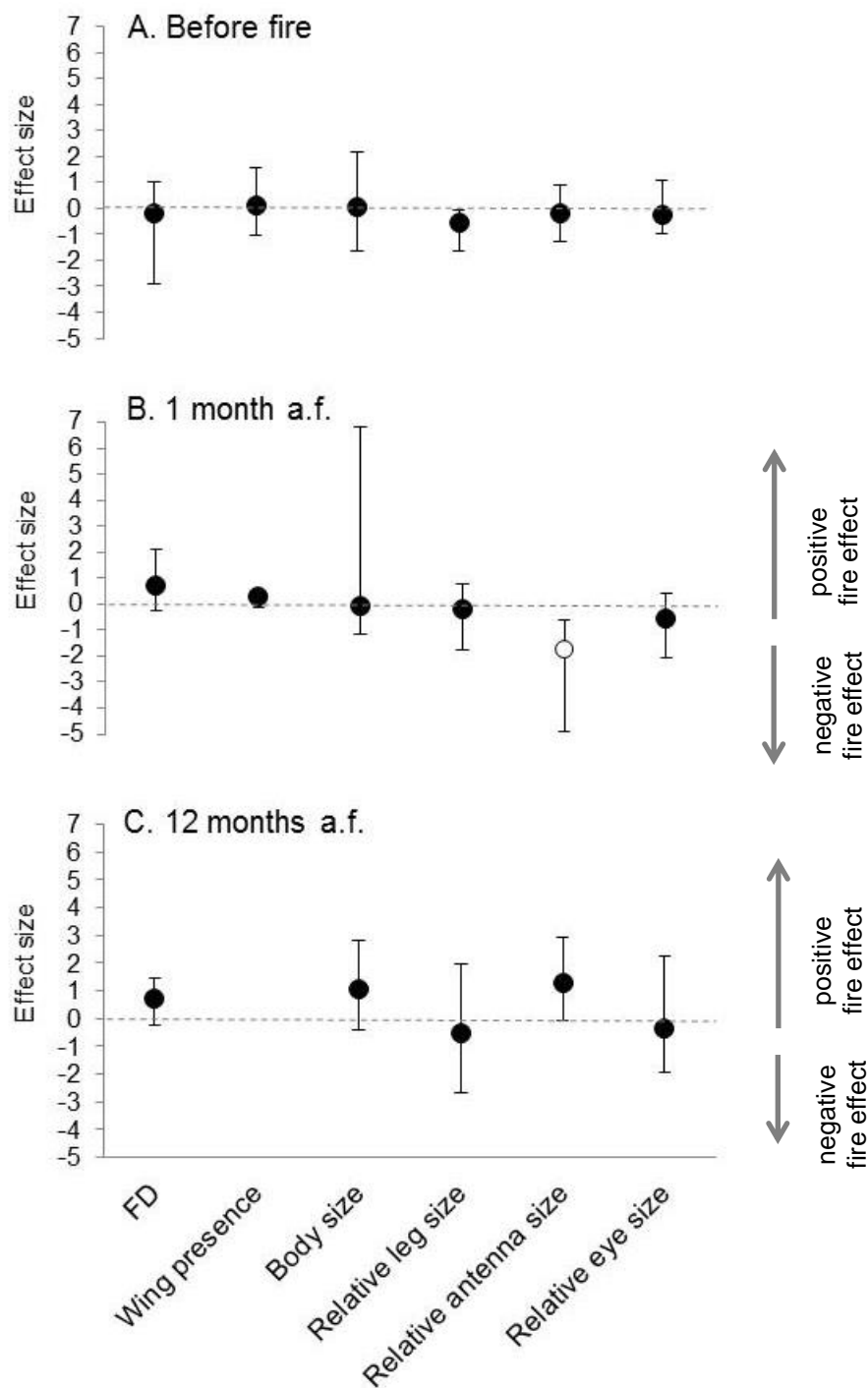


Figure 6. Mean effect sizes ($Glass' \Delta$) of fire on thrips FD and community mean morphological traits (body, relative leg, relative antenna, and relative eye size) and their bootstrapped 95% confidence intervals for sampling performed before fire (no applied treatments, A), 1 month (B) and 12 months after fire (C). Confidence Intervals overlapping the value zero indicate a non-significant effect size based on $P < 0.05$. Symbols in white indicate effect sizes different from the null expectation. Wing presence was not analyzed at 12 months a.f. because there was no variability for them.

Discussion

Here we explored short-term fire effects on Thysanoptera assemblages and their resilience in subtropical grasslands. Direct thrips mortality by fire was probably high following the almost complete combustion of plant dead and green biomass in the burned experimental plots. Nevertheless, similarly to the findings on spider assemblages from this same system (Podgaiski *et al.*, 2013), it seems that the small burned patches size and the postburn vegetation resprouting clearly facilitated and attracted the recolonizing thrips community (Podgaiski *et al.*, 2013, Swengel, 2001). Besides no fire effect were found on the overall thrips species richness and FD at any sampling date after fire, we identified trait environmental filtering patterns (Keddy, 1992; Poff, 1997) caused by the changes induced by fire in the grassland habitat structure, likely benefiting or filtering out recolonizing thrips species with a specific set of traits.

Plant communities are well adapted to fire regimes at South Brazilian grasslands, and vegetation regrowth occurs shortly after fire (Overbeck *et al.*, 2005; Overbeck & Pfadenhauer, 2007). Geophytes and small herbs appear in high frequencies immediately following habitat openness (Overbeck *et al.*, 2005). Caespitose grasses, which represent the major life form cover in these ecosystems, have densely packed basal leaf sheaths allowing protection of its meristems from fire (Sarmiento, 1992, Overbeck & Pfadenhauer, 2007). Therefore such life form take advantage of a high input of nutrients, sprout rapidly and increase their growth and reproductive rates after fire (Trindade & da Rocha, 2001; Overbeck & Pfadenhauer, 2007). Young plant tissues are in general more vulnerable to herbivory than mature tissues (Price, 1991) and nutrient concentrations, especially nitrogen, are highest at this stage, which turns plants out more palatable and attractive to herbivore insects (Price, 1991; Aide, 1993). The great offer of high-quality resources explain the benefits found by leaf-feeding thrips species in recently burned patches, pattern that was still conserved one year a.f. Such results may have implications to integrated pest

management actions, showing that control of herbivore pest species by fire may likely have opposite trends.

Our results also demonstrated that thrips species associated to grasses were benefited in recently burned patches. While undisturbed areas present increased cover and biomass of graminoid plants, the sprouted young grasses may be very attractive to thrips species that depend on them. Plants of the family Poaceae support a particularly large diversity of Thysanoptera (Mound *et al.*, 2013), especially among Thripidae (Mound, 2011). *Arorathrips texanus* and *Chirothrips* sp. are species that feed and breed only in grass florets (Nakahara & Footitt, 2012) and were much more frequent in burned patches at one month a.f. than in the control (Table 1). *Bregmatothrips venustus* is a grass herbivore that only occurred in burned patches at this time (Table 1) which possibly uses various Poaceae as host (Mound & Marullo, 1996). These grass-living thrips have a highly specialized body structure which is presumably an adaptation to their strict biology. For instance, *Arorathrips* and *Chirothrips* species usually have body strongly compressed dorsally, prothorax trapezoidal in shape and relatively short antennae. These characters are likely to be important characteristics for living in tiny spaces beneath Poaceae spikelets and inside florets. Indeed, for the sampling of one month a.f. these three most frequent species presented the lowest values of antenna relative size compared to all other species (see Supplementary Table 1), and it certainly had an influence on the negative fire effect found for this trait at this period of time (Fig. 6B).

Thrips species adopting a fungus-feeding habit suffered a short-term negative fire effect. Thrips species such as *Carathrips* sp., *Adraneothrips ?lepidus*, *Gastrothrips* sp. and *Holothrips* sp. that are generally found in senescent biomass and presumably feed on hyphae or their breaking products (Mound & Marullo, 1996) were not found in burned areas one month a.f., only in undisturbed grasslands. Dead stand plant material and litter layer constitute a very flammable fuel, and consequently recently burned environments presents a

sharp reduction of these substrates (Fidelis et al., 2012), along with altered soil surface hydro-physical properties reduced moisture and increased solar radiation (Podgaiski et al., submitted; Verhoef *et al.* 2000). Fungivorous thrips species responded negatively to the absence of food and suitable host substrates, and their distribution followed their ecological requirements. Therefore, fungal feeding thrips returned to similar frequencies to control areas after one year, when probably resource conditions were restored. Similarly, Rutigliano *et al.* (2013) verified a significant positive correlation between the fungivorous fauna (mostly springtails) and the active fungal mycelium mass in Mediterranean maquis, where both were reduced in burned areas.

Even though in this study we are not evaluating seasonality effects on thrips community, it seems that the winter season in *Campos* grassland (which corresponded to the samplings of 6–7 months a.f.) was critical to Thysanoptera richness, as it usually is for many other arthropods groups in subtropical Brazil (Mendonça & Romanowski, 2012; Linzmeier & Ribeiro-Costa, 2013). We registered a decreased number of thrips species at this time when compared to the other sampling times, and it does not allowed us to test directly fire effects in the community. From the eleven species found in the unburned grassland matrix, only three thrips species inhabit burned patches, and these species represented the three most frequent species in the entire study (*Carathrips* sp. 1; *Arorathrips texanus* and *Karnyothrips* sp. 1; Table 1). Possibly some thrips populations die out during the relatively rigorous winters at *Campos*, while others spend this season at soil as pupae (see Stannard, 1968). Indeed, Pinent *et al.* (2005) also referred a low richness and abundance of thrips during the winter when compared to the warm spring and summer seasons at South Brazil. Particularly, thrips species preferred habitats with a more buffered microclimate during winter time, avoiding burned open sites with reduced biomass (Podgaiski *et al.*, submitted; Podgaiski *et al.*, 2013).

Here we additionally show that morphological FD is positively related to species richness in Neotropical grassland thrips fauna. Assemblages with more species have higher morphological FD than assemblages with fewer species. However, since a saturating model (logarithmic) adjusted better to explain this relationship than a linear model, care is needed when treating species richness as a proxy for FD. The saturating model indicates a level of redundancy in species' contributions to FD, because the chance of adding a species with particularly unique/complementary traits decreases as the number of species increases (Petchey & Gaston, 2002). The same pattern was found for Schmera *et al.* (2012) and Brêche & Statzner (2009) for stream invertebrate groups. On the other hand, Bihn *et al.* (2010) did not find any evidence for saturation in the relationship between FD and tropical litter ant species.

Many studies are presently confirming that a functional trait-based approach of biodiversity facilitates the understanding of community assembly, and the identification of mechanistic relationships between environmental features and biodiversity patterns (Hooper *et al.* 2005). Therefore, there is an urgent need for monitoring human actions on the patterns of functional diversity in natural assemblages (Bihn *et al.*, 2010). The use of a functional approach to evaluate community responses to disturbances has been commonly applied to plant community studies (Lavorel & Garnier, 2002, Cornelissen *et al.*, 2003; Garnier *et al.*, 2007), and only more recently has been advancing through community assembly understanding in animal groups (Mouillot *et al.*, 2007; Moretti *et al.*, 2009; Makkonen *et al.*, 2011, Gerish *et al.*, 2011; Podgaiski *et al.*, 2013). This is the first empirical study with Thysanoptera investigating their responses to habitat disturbance, both incorporating taxonomical and functional aspects. We explored potential response traits in thrips species for the first time, and there is still a long way to fully identify the best traits to be incorporated into a trait-based response-and-effect framework (e.g. Suding *et al.*, 2008)

for Thysanoptera. Here we offer some directions on the research on functional traits, and also insights on the fire effects on thrips assemblages.

Acknowledgments

We are indebted to Camila S. Goldas for help in field and lab work. The project was supported by grants from CNPq, Brazil, to VDP (479083/2008-8 and 306573/2009-1). LRP received PhD Scholarships from CAPES, Brazil.

References

- Aide, T.M. (1993) Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, **74**, 455-466.
- Bêche, L.A. & Statzner, B. (2009) Richness gradients of stream invertebrates across the USA: taxonomy- and trait-based approaches. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 3909–3930.
- Behling, H., Pillar, V.D., Müller, S.C. & Overbeck, G.E. (2007) Late-Holocene fire history in a forest–grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*, **10**, 81-90.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010) Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, **91**, 782-792.
- Biswas, S.R., Mallik, A.U., Junaid, K.C., Nishat, A. (2009) A unified framework for the restoration of Southeast Asian mangroves-bridging ecology, society and economics. *Wetlands Ecology Management*, **17**, 365-383.
- Botta-Dukát, Z. (2005) Rao’s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 533-540.

Cavalleri, A., Kaminski, L.A. & Mendonça Jr, M.S. (2010). Ectoparasitism in *Aulacothrips* (Thysanoptera: Heterothripidae) revisited: host diversity on honeydew-producing Hemiptera and description of a new species. *Zoologische Anzeiger*, **249**, 209-221.

Cingolani, A.M, Cabido, M., Gurrich, D.E., Renison, D. & Díaz, S. (2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, **18**, 911-920.

Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurrich, 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 standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.

de Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A. & Harrison, P.A. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2873-2893.

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**, 20684-20689.

Fidelis, A., Overbeck, G., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2008) Effects of disturbance on population biology of the rosette species *Eryngium horridum* Malme in grasslands in southern Brazil. *Plant Ecology*, **195**, 55-67.

Fidelis, A., Blanco, C.C., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2012) Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 552-562.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science*, **309**, 570-574.

Garnier, E. & Navas, M. (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 365–399.

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

- Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K. & Dziock, F. (2011) More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, **121**, 508-515.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **71**, 3-35.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- 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.
- Lewis, T. (1973) *Thrips, their biology, ecology and economic importance*. Academic Press London.
- Linzmeier, A.M. & Ribeiro-Costa, C.S. (2013) Seasonal pattern of Chrysomelidae (Coleoptera) in the state of Paraná, southern Brazil. *Biota Neotropica*, **13**, 153-162.
- Lopes, C.T. & Vasconcelos, H.L. (2011) Fire increases insect herbivory in a neotropical savanna. *Biotropica*, **43**, 612-618.
- Makkonen, M., Berg, M.P., van Hal, J.R., Callaghan, T.V., Press, M.C. *et al.* (2011) Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 377-384.
- Mendonça, JR., M.S. & Romanowski, H.P. (2013) Population ecology of the multivoltine Neotropical gall midge *Eugeniomyia dispar* (Diptera, Cecidomyiidae). *Iheringia, Série Zoológica*, **102**, 170-176.
- MMA, Ministério do Meio Ambiente (2000) Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos. *Relatório Técnico*, Brasília.
- Moreno, J.A. (1961) *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Moretti, M., de Bello, F., Roberts, S.P.M., Potts, S.G. (2009) Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 98-108.
- Moretti, M. & Legg, C. (2009) Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography*, **32**, 299-309.

- Morse, J.G. & Hoddle M.S. (2006). Invasion Biology of Thrips. *Annual Review of Entomology*, **51**, 67-89.
- Mouillot, D., Dumay, O. & Tomasini, J.A. (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **71**, 443-456.
- Mound, L. A. & Teulon, D.A.J. (1995).Thysanoptera as phytophagous opportunists. *Thrips biology and management* (ed. By B.L. Parker & M. Skinner) pp. 2–19. Plenum, New York.
- Mound, L.A. & Marullo, R. (1996) The thrips of Central and South America: an introduction (Insecta: Thysanoptera). *Memoirs on Entomology International*, **6**, 1–488.
- Mound, L.A. & Kibby, G. (1998) *Thysanoptera - An identification guide*. CAB Internationa, Wallingford.
- Mound, L.A. (2005) Fighting, Flight and Fecundity: Behavioural Determinants of Thysanoptera Structural Diversity. *Insects Phenotypic Plasticity* (ed. by T.N. Ananthakrishnan and D. Whitman), pp. 81-106. Science Publishers, Inc., Enfield, NH, USA.
- Mound, L.A. (2004) Thysanoptera – Diversity and Interactions. *Annual Review of Entomology*, **50**, 247-269.
- Murai, T. & Toda, S. (2002) Variation of *Thrips tabaci* in color and size. *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera*. (ed. by R., Marullo & L.A., Mound) pp. 377–378. Australian National Insect Collecttion, Canberra.
- Nakahara, S. & Foottit, R.G. (2012) Review of *Chirothrips* and related genera (Thysanoptera: Thripidae) of the Americas, with descriptions of one new genus and four new species. *Zootaxa*, **3251**, 1–29.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 655-664.
- Overbeck, G.E. & Pfadenhauer, J. (2007) Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora*, **202**, 27-49.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & MCMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**, 1633-1644.
- Pillar, V.D. & Quadros, F.L.F. (1997) Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. *Coenoses*, **12**, 119-126.
- Pinent, S.M.J.; Pinent, C.E.C.; Romanowski, H.P.; Redaelli, L. & Cavalleri, A. (2005) Diversity, similarity and seasonal variation of the thysanopterofauna in Itapuã State Park, Viamão, RS, Brazil.

Journal of Insect Science, **7**, 32-33.

Pinent, S.M.J.; Romanowski, H.P.; Redaelli, L. & Cavalleri, A. (2006) Species composition and structure of Thysanoptera communities in different microhabitats at Parque estadual de Itapuã, Viamão, RS. *Brazilian Journal of Biology*, **66**, 765-779.

Podgaiski, L.R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça, Jr, M.M. & Pillar, V.D. (2013) Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian Grasslands. *PLoS ONE*, **8**, e60207.

Podgaiski, L.R., Goldas, C.S., Ferrando, C.P.R., Silveira, F.S., Joner, F., Overbeck, G.E., Mendonça, Jr, M.M. & Pillar, V.D. Burning effects on detritivory and litter decaying processes in *Campos* grasslands. (Submitted)

Poff, N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, **16**, 391-409.

Price, P.W. (1991) The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, **62**, 244–251.

Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S. & Nave, A.G. (2009) On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, **142**, 1242-1251.

Sarmiento, G. (1992) Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 325–336.

Schmera, D., Baur, B. & Eros, T. (2012) Does functional redundancy of communities provide insurance against human disturbances? An analysis using regional-scale stream invertebrate data. *Hydrobiologia*, **693**, 183–194.

Stannard, L.J. (1968) The Thrips, or Thysanoptera, of Illinois. *Illinois Natural History Survey Bulletin, Urbana*, **29**, 215-552.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., III, Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. & Navas, M. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1-16.

Swengel, A.B. (2001) A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1141-1169.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004)

Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79-92.

Trindade, J.P.P. & da Rocha, M.G. (2001) Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do fogo. *Ciência Rural*, **31**, 1057-1061.

Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Martins da Silva, P., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J. & Woodcock, B.A. (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2921-2947.

Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159-165.

Supplementary Table 1 Thysanoptera species/morphospecies described by morphological functional traits, feeding guild (Pr= predator; Flo= Flower-feeding; Fu= Fungivorous; Le= Leaf-feeding) and grass association.

Species / Traits	Body size	Relative leg size	Relative antenna size	Relative eye size	Wing	Feeding guild	Grass association
Aeolothripidae							
<i>Stomatothrips</i> sp.	1.79	0.34	0.51	0.09	1	Pr	yes
Heterothripidae							
<i>Heterothrips australis</i> Pereyra & Cavalleri	1.00	0.15	0.24	0.07	1	Flo	no
Phlaeothripidae							
<i>Adraneothrips aff. lepidus</i>	1.34	0.14	0.31	0.06	1	Fu	no
<i>Allothrips</i> sp.	2.10	0.17	0.36	0.06	0	Fu	no
<i>Bradythrips hesperus</i> Hood & Williams	1.88	0.14	0.25	0.04	0	Fu	no
<i>Carathrips</i> sp. 1	1.31	0.12	0.28	0.05	1	Fu	no
<i>Carathrips</i> sp. 2	2.00	0.18	0.41	0.08	1	Fu	no
<i>Chortothrips valens</i> (Hood)	2.10	0.14	0.35	0.03	0	Fu	no
<i>Eschatothrips</i> sp.	1.71	0.17	0.37	0.05	0	Fu	no
<i>Eurythrips</i> sp.1	1.58	0.15	0.34	0.04	0	Fu	no
<i>Eurythrips</i> sp.2	1.69	0.14	0.39	0.05	0	Fu	no
<i>Eurythrips tarsalis</i> Hood	1.93	0.14	0.31	0.04	1	Fu	no
<i>Eurythrips watsoni</i> Hood	1.72	0.17	0.39	0.05	1	Fu	no
<i>Gastrothrips</i> sp.	2.33	0.21	0.43	0.09	1	Fu	no
<i>Haplothrips fiebrigi</i> Priesner	1.82	0.17	0.27	0.08	1	Flo	no
<i>Holothrips</i> sp.	1.65	0.13	0.36	0.05	0	Fu	no
<i>Karnyothrips</i> sp.1	1.40	0.11	0.26	0.06	1	Pr, Le	no
<i>Karnyothrips</i> sp.2	1.45	0.11	0.26	0.05	1	Pr, Le	no
<i>Karnyothrips</i> sp.3	1.63	0.15	0.32	0.06	0	Pr, Le	no
<i>Liothrips</i> sp.1	2.65	0.31	0.59	0.10	1	Le	no
<i>Lissothrips</i> sp.	1.33	0.12	0.27	0.04	0	Le	no
<i>Malacothrips</i> sp.1	2.18	0.20	0.45	0.07	0	Fu	no
<i>Malacothrips</i> sp.2	1.25	0.10	0.27	0.04	0	Fu	no
<i>Orthothrips</i> sp.	2.03	0.18	0.41	0.05	0	Fu	no
<i>Psalidothrips</i> sp.	1.70	0.18	0.42	0.08	1	Fu	no

<i>Sophiothrips</i> sp.	1.10	0.08	0.27	0.04	0	Fu	No
<i>Terthrothrips</i> sp.	2.10	0.20	0.43	0.06	1	Fu	no
Thripidae							
<i>Arorathrips texanus</i> (Andre)	1.36	0.13	0.20	0.05	1	Flo	yes
<i>Arpediothrips</i> sp.	1.25	0.15	0.29	0.06	0	Fu, Le	no
<i>Bregmatothrips venustus</i> Hood	1.36	0.14	0.22	0.06	1	Le	yes
<i>Chirothrips</i> sp.	1.46	0.11	0.20	0.06	1	Flo	yes
<i>Dinurothrips vezenyii</i> Bagnall	1.53	0.18	0.35	0.08	0	Le	no
<i>Frankliniella</i> sp.1	1.38	0.15	0.28	0.05	1	Flo	no
<i>Frankliniella aff. bondari</i>	1.23	0.12	0.24	0.06	1	Flo	yes
<i>Frankliniella aff. graminis</i>	1.23	0.12	0.24	0.06	1	Flo	yes
<i>Frankliniella bertelsi</i> (De Santis)	1.08	0.11	0.19	0.05	1	Flo	no
<i>Frankliniella frumenti</i> Moulton	1.33	0.15	0.27	0.06	1	Flo	yes
<i>Frankliniella gemina</i> Bagnall	1.15	0.14	0.23	0.05	1	Flo	no
<i>Frankliniella insularis</i> (Franklin)	1.47	0.18	0.29	0.08	1	Flo	no
<i>Frankliniella nakaharai</i> Sakimura & O'Neill	0.70	0.10	0.15	0.05	1	Flo	no
<i>Frankliniella platensis</i> De Santis	2.20	0.23	0.37	0.09	0	Flo	no
<i>Frankliniella schultzei</i> (Trybom)	1.30	0.16	0.25	0.06	1	Flo	no
<i>Frankliniella serrate</i> Moulton	1.45	0.15	0.25	0.07	1	Flo	no
<i>Heliothrips haemorrhoidalis</i> (Bouché)	1.23	0.15	0.31	0.08	1	Le	no
<i>Hydatothrips</i> sp.	0.97	0.25	0.33	0.05	1	Le, Flo	no
<i>Neohydatothrips flavens</i> (Moulton)	1.05	0.18	0.26	0.06	1	Le	no
<i>Neohydatothrips</i> sp.1	1.03	0.20	0.27	0.06	1	Le	no
<i>Thrips australis</i> (Bagnall)	1.39	0.18	0.32	0.06	1	Flo	no

Instruções aos autores, *Insect Conservation and Diversity*

Editorial policy. Papers submitted to *Insect Conservation & Diversity* should be original research papers on aspects pertaining mainly to aspects of insect conservation and diversity. Papers concerning other arthropods will also be considered. Reviews, Mini-Reviews, short communications detailing innovative techniques or methodological approaches, and thought provoking forum-type articles on any aspect of insect conservation ranging from policy matters to conjecture based on a solid science base are welcomed. Papers should be in clear concise English and written in the passive voice. They must not have been published or accepted for publication by any other journal, or be under consideration for publication in another journal. Submission of a manuscript to *Insect Conservation and Diversity* implies that all persons listed as authors qualify for authorship, and that all who qualify have been listed. Papers will be subjected to peer-review by at least two independent referees, to ensure that articles are both rigorous and readable. Ethical considerations will be taken into account in considering the acceptability of papers, and the editors' decision on this, as on other aspects, will be final. *Insect Conservation and Diversity* is a member of and subscribes to the principles of the Committee on Publication Ethics.

Conflict of Interest. *Insect Conservation and Diversity* requires that all authors disclose any potential sources of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise, which might be perceived as influencing an author's objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or indirectly related to the work that the authors describe in their manuscript. Potential sources of conflict of interest include but are not limited to patent or stock ownership, membership of a company board of directors, membership of an advisory board or committee for a company, and consultancy for or receipt of speaker's fees from a company. The existence of a conflict of interest does not preclude publication in this journal. It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and to collectively list in the manuscript (under the Acknowledgment section) and in the online submission system ALL pertinent commercial and other relationships.

Ethical Guidelines. The journal expects authors to abide by the guidelines of those statutory bodies, or, discipline that are specific to the country of origin, or, execution of the research.

Pre-submission English Language Editing. Authors for whom English is a second language are asked to consult a native English speaker before submission of their manuscript. Alternatively, authors may choose to have their manuscript professionally edited before submission. A list of independent suppliers of editing services can be found at: http://authorservices.wiley.com/bauthor/english_language.asp. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Manuscript Submission. All material must be submitted electronically via the *Insect Conservation and Diversity* Manuscript Central site at: <http://mc.manuscriptcentral.com/icdiv>

Manuscripts which do not conform to ALL the standards outlined here will be returned to the author(s) with a request that they are edited to meet these standards. All authors listed in the manuscript must be listed on the electronic system, with a working email address provided for each, as part of the submission process. For submission assistance or questions please contact the [Editorial Office](#) or for technical support contact ScholarOne directly (ts.mcsupport@thomson.com).

Preparation of the manuscript and Manuscript Requirements

Authors may examine recent issues for details of acceptable style and format. All manuscripts must be submitted as A4 **Microsoft Word** documents with wide margins. Lines must be double spaced, and must be numbered consecutively throughout the entire manuscript. Pages should also be numbered. Section and sub-section headings should not be numbered. All manuscript submissions **must** include a Title, Running title, Abstract, Keywords and Author details. Only Forum, Policy, Comment/Debate and Short Communications may exclude Keywords and Abstract. All original articles should include the above, followed by an Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References, Tables and Figures. Each table should be presented on a separate sheet. Figure legends should also be grouped together on a separate sheet. Original articles should not exceed 6000 words of text (12 printed pages) without references, though longer articles with merit may be accepted – please contact the Editor-in-Chief before making such a submission.

Short communications should be limited to 1500 words of text without references and have a combined Results and Discussion section. They should also include no more than one figure and one table.

Scientific names of genus, species and subspecies should be italicised. The full name must be used when first mentioned in the manuscript, with the abbreviation used thereafter. The taxonomic affiliation and authority should also be given at the first mention of a species. Abbreviations must be explained in the text. Authors are asked to use the International System of Units (SI). Please contact the Editor-in-Chief or Editorial Office with any queries.

Manuscript Title. Please limit to a maximum of 20 words. **Manuscript running title.** Please provide a short title (running head), with a maximum of 40 characters including spaces. **Abstract.** A self-contained abstract, not exceeding 250 words, must be presented as a series of factual, numbered statements. **Keywords.** Provide a maximum of 10 keywords. **Author details.** The name, full postal address, telephone number, fax number and email address of the author to whom readers should address correspondence and offprint requests should be given on the first page (this will appear as a footnote in the journal and the publishers will send proofs to this author and address unless contrary instructions are written on the manuscript). Present addresses of all authors should also be provided.

Statistics. To reduce confusion, Insect Conservation & Diversity has a standard set of guidelines for the presentation of statistical analyses. Click here for a list of [commonly used abbreviations](#) and their definitions; assuming conformity, these do not need to be explained in the text. Authors must however, clearly state what statistical approaches were used in their analyses (supported where relevant by adequate references) in the Materials and Methods section. Where statistics are presented in the text, we ask that the authors follow the presentation guidelines provided below. After an analysis of variance, further simultaneous testing of treatment means should not be done, except for specific comparisons planned prior to the experiment. Simple measures of variability (e.g. SE, LSD, CI) should always accompany means. The same data should not be given in both tables and figures. We would also request that authors ensure a match between the tests used and figures provided in the text. For example, where non-parametric tests are used (e.g. Kruskal-Wallis ANOVA), it is inappropriate to present the mean and standard error of the analysed data. Instead the median and an indicator of variation about the median (e.g. inter-quartiles) should be provided.

References. Authors must use the Harvard (author-date) system. The reference list should be in alphabetical order according to the author surnames. All authors' names and the full title of the article must be included. Journal and periodical titles should be given in full. Only articles which have been published or accepted for publication may be included in the reference list. In the text, unpublished studies should be referred to as such, or as personal communication with the author's surname and initials. It is the author's responsibility to obtain permission from their colleagues to include their work as personal communication. In the running text, citations should be made as per the following examples. For up to two authors, give the surnames separated by '&'. For more than two authors, give the surname of the first author followed by '*et al.*' As part of the sentence: Fox (2013), or Stork & Hammond (2013), or Didham *et al.*, (2013). When in parentheses: (Fox, 2013; Stork & Hammond, 2013; Didham *et al.*, 2013). If the reference would require the same author abbreviation but different years: Leather *et al.* (2008, 2011) or (Leather *et al.*, 2008, 2011).

a. Journal articles. Fuller, R.J., Oliver, T.H. & Leather, S.R. (2008) Forest management effects on carabid beetle communities in coniferous and broadleaved forests: implications for conservation. *Insect Conservation and Diversity*, **1**, 242-252. **b. From books, or other non-serial publications.** Samways, M.J. (2005) *Insect Diversity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. **c. From reference book contributions.** Hunter, M.D. (1994) The search for pattern in pest outbreaks. *Individuals, Populations and Patterns in Ecology* (ed. by Footitt, R.G. & Adler, P.H.), pp. 443-448. Intercept, Andover, UK. **d. Work which has been accepted for publications.** Leather, S.R. (In press) Editorial. *Insect Conservation and Diversity*. **e. From websites.** Insect Conservation and Diversity (2014) Insect Conservation and Diversity Author Guidelines. <[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1752-4598/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1752-4598/homepage/ForAuthors.html)> 2nd April 2014.

Tables. Tables must be self-explanatory and accompanied by legends. Each Table must be presented on a separate sheet with their pertaining Table legend. Tables should be created using the table function in MS Word. Please number Tables consecutively in the order in which they occur within the manuscript text.

Figures and Preparation of Artwork. Figures should be self-explanatory and accompanied by legends. Figure legends should be presented grouped, as a list included in the main text of the manuscript following the References and Tables. Figures should then be uploaded on separate sheets in the document, or separately during the submission process. Please number Figures consecutively in the order in which they occur within the manuscript text. Prepare your figures according to the publisher's [Electronic Artwork Guidelines](#). All figures must be provided as high quality images, in **TIFF** or **EPS** format. Although low quality images (GIF/JPG) are adequate for review purposes, print publication requires high quality images (TIFF/EPS) to prevent the final product being blurred or fuzzy. If you submit your figures as GIF/JPG, the Editorial Office will request that the high-quality electronic figures of the figures are provided once your paper has been accepted. **Lineart.** Create EPS files for images containing lineart. EPS files should be saved with fonts embedded (and with a TIFF preview if possible). The following packages can be used to create EPS files: Adobe Illustrator 7.0 and above, Deneba Canvas 6.0 and above, CoreDRAW 7.0 and above, SigmaPlot 8.01 and above. Other programs may also be able to create EPS files - use the SAVE AS or EXPORT functions. EPS files can be produced from other applications [e.g. PowerPoint, Excel (see Electronic Artwork Guidelines)] BUT results can be unpredictable (e.g. fonts and shading not converted correctly, lines missing, dotted lines becoming solid). **Half-tones/photographs.** Create TIFF files images containing half-tones/photographs. For scanned images, the scanning resolution (at final image size, see above for a guide to sizes) should be as follows to ensure adequate reproduction: lineart, >800 d.p.i.; half-tones, >300 d.p.i. Figures containing both halftone and line images, >600 d.p.i. The following programs can be used to create TIFF files: Adobe Photoshop 4.0 and above, Adobe Illustrator 9.0 and GraphPad Prism 3. Other programs may also be able to create TIFF files - use the SAVE AS or EXPORT functions. Black and white images should be supplied as 'grayscale'; colour images should be supplied as CMYK. Multipart figures should be supplied in the final layout in one file, labelled as (a), (b) etc. Supply figures at final size widths if possible: 80 mm (single column) or 165 mm (double column). Use sans serif, true-type fonts for labels if possible, preferably Arial or Helvetica, or Times (New) Roman if serif font is required. Ensure all lines and lettering are clear.

Supporting Information/Supplementary Material. 'Supporting Information' important to the findings of a paper which cannot be included in the printed copy due to space or format constraints is made available on the Publisher's website when a paper is published. Supporting Information should be succinct, not normally exceeding 1500 words, and no more than 5 tables and figures. It should be designed to allow for complete understanding of the manuscript. In addition to text, figures and tables, Supporting Information can include data files (e.g. extensive species lists and tables of information) and video files (the most common video file types are supported, providing they do not exceed 50MB). Authors wishing to submit large files are advised to contact the Editor-in-Chief. This Information should enhance a reader's understanding of the paper, but is not essential to the understanding of the paper. All Supporting Information should be self-explanatory. All such material must accompany manuscripts when they are originally submitted and will be reviewed with the main paper. Supporting Information provided with a manuscript submission will not be edited or altered during the Production process, and a proof will not be supplied. The arrangements for depositing the material on the web will be made by the Publisher after the manuscript has been accepted for publication.

Colour Work Agreement forms. It is the policy of Insect Conservation and Diversity for authors to pay the full cost for the reproduction of their colour artwork. Therefore, please note that if there is colour artwork in your manuscript when it is accepted for publication, Blackwell Publishing require you to complete and return a [Colour Work Agreement form](#) before your paper can be published. This form can be downloaded as a PDF* (portable document format) file from the internet. If you are unable to access the internet, or are unable to download the form, please contact the Production Editor at icad@wiley.com and they will be able to email or fax a form to you.

Correspondence All correspondence should be addressed to the Editor-in-Chief: [Professor Simon R. Leather](#), Editor-in-Chief, Insect Conservation & Diversity, Department of Crop & Environmental Sciences

Harper Adams University, Newport, Shropshire, TF10 8NB, U.K.

CAPÍTULO IV

Avaliação da atividade alimentar dos invertebrados de solo em campos do sul do Brasil – *bait-lamina test*

com *Fernanda Schmidt Silveira & Milton de Souza Mendonça Jr*

Pares de *bait-lamina* horizontal e vertical instalados no solo para avaliar a atividade dos detritívoros

Foto: Luciana Podgaiski



Artigo publicado na revista científica
Entomobrasilis 4(3):108-113 (2011)
Projeto Entomologistas do Brasil

Avaliação da atividade alimentar dos invertebrados de solo em campos do sul do Brasil – *bait-lamina test*

Resumo

Esse trabalho tem como finalidade fornecer informações sobre um teste pioneiro (*bait-lamina test*) utilizado nos Campos do Sul do Brasil com a finalidade de avaliar a atividade alimentar dos invertebrados do solo – um indicativo de taxas de decomposição da serapilheira nos ecossistemas. Descreve-se o comportamento alimentar durante dois meses, acessando a profundidade do solo (0-8 cm) na qual ocorre maior consumo e analisando duas formas de quantificação deste consumo (técnica conservativa X técnica prática) em dois diferentes ecossistemas campestres. Foram estabelecidas 100 unidades amostrais (u.a.) independentemente em cada área (pastejada e não pastejada), adicionando a cada uma duas *bait-lamina*, uma disposta horizontalmente na superfície do solo, e outra verticalmente dentro do solo. Para cada data amostral (9, 16, 22, 29 e 65 dias de exposição) foram sorteadas 20 u.a. para análise. Foi observado grande consumo desde o início da exposição, tanto na superfície quanto dentro do solo. A atividade da fauna diferiu com a profundidade do solo, sendo maior na superfície e na profundidade de 6,5-8 cm. Em relação às diferentes técnicas, ambas revelaram resultados similares quando se compararam as duas áreas. A área pastejada demonstrou menor atividade dos invertebrados quando comparada a não pastejada. Esses resultados constituem base para futuras pesquisas no Brasil, relatando que o teste de *bait-lamina* nos Campos Sulinos pode oferecer resultados otimizados após cerca de uma quinzena de dias de exposição.

Palavras-chave: detritívoros; decomposição; integridade funcional do solo; Pampa

Abstract

Evaluation of soil invertebrate feeding activity in South Brazilian Campos – bait lamina test

The aim of this work is to inform about a pioneer bait-lamina test in the South Brazilian Campos to evaluate the soil invertebrates feeding activity which is an approaching to leaf litter decomposition rates in the ecosystems. The feeding activity was tested during two months, across 8 cm of soil depth and employing a comparison between two techniques of consumption quantification (conservative technique vs. practical technique) in two different grassland areas (grazed and not grazed) were described. One hundred independent sampling units (s.u.) were established on each area, and in each s.u. two bait-lamina were inserted: one horizontally and another vertically. For each sampling date (9, 16, 22, 29 e 65 days of exposition), 20 s.u. were sorted and analysed. We observed a high feeding activity from the beginning of the experiments, both in the surface and within the soil. Soil fauna feeding activity differed according to soil depth, being higher on the surface and for 6.5-8 cm deep in the soil. Both techniques lead to similar results when the two areas were compared. The grazed site showed lower invertebrate feeding activity than the site not grazed. These findings constitute a basis for future researches in Brazil, relating that the bait-lamina test can offer useful results around fifteen days of exposition.

Keywords: soil detritivores; decomposition; functional soil integrity; Pampa

Introdução

A decomposição da serapilheira (camada de restos vegetais secos sobre o solo) é um processo crucial para a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas naturais e manejados pelo homem, possibilitando o retorno de nutrientes ao solo, garantindo sua fertilidade e manutenção da sua produtividade (WARDLE 1999). Em um ambiente natural, este processo ecológico pode ser modelado principalmente por três fatores (HÄTTENSCHWILER *et al.* 2005): 1) pelas características físico-químicas locais (solo, clima, microclima), 2) pela diversidade, composição e qualidade química das plantas que o compõem e 3) pela diversidade e composição dos organismos da biota do solo, em seus diferentes grupos funcionais. Muitas práticas modernas de uso da terra interferem diretamente nestes fatores, o que subseqüentemente debilita o processo (NEHER 1999). Alguns métodos são amplamente conhecidos e empregados para acessar o *status* da decomposição nos ecossistemas sob variados impactos, como é o caso das bolsas de serapilheira ou *litter-bags* (e.g. DIDHAM 1998, ZHANG *et al.* 2008, PODGAISKI & RODRIGUES 2010). Entretanto, outros métodos também eficientes e com muitas vantagens são pouco utilizados e divulgados, como é o caso do ensaio de *bait-lamina* (KRATZ 1998).

O ensaio de *bait-lamina* foi desenvolvido originalmente por VON TÖRNE (1990) como uma maneira de mensurar a atividade alimentar dos organismos do solo *in situ*. Existem diversos grupos funcionais de invertebrados de solo, mas os que estão diretamente relacionados à decomposição são os transformadores da serapilheira (detritívoros), como ácaros, colêmbolas, isópodes, diplópodes, minhocas, cupins e alguns besouros (LAVELLE 1996). Desta forma, considera-se que medidas do consumo alimentar da biota do solo são indicadoras de taxas de decomposição (REINECKE *et al.* 2008) e da integridade funcional do solo (FILZEK *et al.* 2004). Trabalhos utilizando o ensaio de *bait-lamina* em diversas regiões do globo e em laboratório vêm testando principalmente os impactos oriundos da contaminação química do solo (GEISSEN & BRÜMMER 1999; PAULUS *et al.* 1999; FILZEK *et al.*

2004, ANDRÉ, 2009) e de diferentes sistemas de uso da terra (RÖMBKE *et al.* 2006, REINECKE *et al.* 2008, HAMEL *et al.* 2007, DIEKÖTTER *et al.* 2010, ROZEN 2010). No Brasil, é de conhecimento dos autores, que o único trabalho publicado com essa técnica se limita ao bioma Amazônico, realizado por RÖMBKE *et al.*(2006) comparando diferentes sistemas florestais.

O teste de *bait-lamina* consiste na exposição no solo de varetas (lâminas) que apresentam pequenos orifícios preenchidos manualmente com uma massa artificial feita com substâncias orgânicas (*bait*). Assume-se que o desaparecimento desta massa no solo durante um período de tempo é diretamente associado ao consumo pelos invertebrados do solo (não-microorganismos). Todavia, na literatura há divergências na classificação deste consumo. KRATZ (1998) descreve na metodologia que os orifícios das *bait-lamina* devem ser classificados em consumidos ou não, e sugere que este exame seja feito contra a luz, sendo a alimentação registrada quando esta atravessar a *bait*. No entanto, é observado que alguns trabalhos analisam os orifícios das lâminas de uma maneira refinada e conservadora, contabilizando mínimos indícios de alimentação (*e.g.* REINECKE *et al.* 2002 – análise em estereomicroscópio; REINECKE *et al.* 2008 – análise em *scanner*), enquanto outros o fazem de forma mais grosseira e prática, distinguindo somente orifícios vazios (*e.g.* VAN GESTEL *et al.* 2003; RÖMBKE *et al.* 2006). Geralmente, as *bait-lamina* são mantidas em campo entre 10-20 dias em regiões temperadas (KRATZ 1998), ou até que 10-40% da massa nutritiva seja consumida, sendo o período mais apropriado dependente de cada região (TERRA PROTECTA 1999). Por exemplo, HAMEL *et al.* (2007) em área de campo no Canadá, verificaram que após 65 dias o consumo médio de *bait* foi de 2,7%; já para a região de floresta tropical (Amazônia), em dois dias de exposição o consumo variou de 27 a 70% (RÖMBKE *et al.* 2006). Em vista disso, é aconselhável a realização de ensaios piloto que forneçam embasamento e subsídios para pesquisas em cada região (RÖMBKE *et al.* 2006; TERRA PROTECTA 1999).

Este trabalho tem a finalidade de relatar o uso pioneiro do ensaio de *bait-lamina* nos Campos do Sul do Brasil. Desta forma, objetivamos 1) descrever o comportamento alimentar dos invertebrados de solo nas *bait-lamina* ao longo de dois meses; 2) acessar a profundidade do solo (0-8 cm) em que está ocorrendo o maior consumo alimentar e 3) analisar duas formas de quantificação do consumo alimentar nas *bait-lamina* (técnicas conservadora vs. prática) na comparação entre duas áreas de ecossistema campestre: um pastejado (principal atividade econômica e cultural nos Campos, OVERBECK *et al.* 2007) e outro sem a influência do pastejo.

Material e Métodos

As *bait-lamina* consistiram em varetas (lâminas) de plástico resistente com 120 mm de comprimento, 6 mm de largura e 1 mm de espessura, com 16 orifícios de 2 mm de diâmetro, espaçados 5 mm entre si - as quais foram fabricadas através de procedimento industrial terceirizado. Como massa nutritiva (*bait*) a ser consumida pela fauna de solo, usou-se uma mistura homogênea de celulose em pó (70%), farinha de trigo (27%) e carvão ativado (3%) (TERRA PROTECTA 1999, HOBBELEN *et al.* 2006, VAN GESTEL *et al.* 2003, RÖMBKE *et al.* 2006). De acordo com os autores, substâncias com aproximadamente estas concentrações assemelham-se aos materiais orgânicos vegetais encontrados em campo. Para o preparo da mistura, adiciona-se pequena quantidade de água destilada como solvente, e mexem-se os ingredientes até se obter uma pasta homogênea. Os orifícios das *bait-lamina* são preenchidos com esta pasta manualmente, com faca ou espátula, e as lâminas são limpas com pano úmido ou papel absorvente. Após secagem a temperatura ambiente, a substância tende a reduzir seu volume dentro dos orifícios das lâminas, e por isso, repete-se o procedimento anterior por mais uma ou duas vezes, ou até que as perfurações fiquem completamente preenchidas após secas. Este cuidado é extremamente

necessário, pois com possíveis espaços vazios nos orifícios, poderá ocorrer contaminação com barro e também uma interpretação errônea dos resultados (falso consumo).

Os experimentos foram desenvolvidos entre fevereiro e abril de 2010 (verão-outono) em ecossistemas campestres (Bioma Pampa; IBGE 2004) na Estação Experimental Agronômica da UFRGS (30°05'22"S; 51°39'08" W), situada no município de Eldorado do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. O clima na região é considerado temperado, com invernos frios e verões quentes, sem estação chuvosa (Tipo Cfa de acordo com classificação de Köppen-Geigen, PEEL *et al.* 2007). Durante o período de estudo, as médias das temperaturas mínima e máxima foram respectivamente 18 e 27,5 °C; a precipitação foi bem distribuída, com acúmulo total de 192 mm de chuva (Figura 1). O solo da região é argissolo vermelho-escuro distrófico típico ou arênico, cujo perfil, em condições naturais, apresenta no horizonte A, respectivamente, 470, 220 e 310 g.kg⁻¹ de areia, silte e argila, e teores de Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, Na⁺ e valor T iguais a 1,6, 1,3, 0,41, 0,15 e 8,5 cmolc kg⁻¹, respectivamente (CARPENEDO 1994). O terreno é levemente ondulado (coxilhas) com córregos que apresentam mata ciliar desenvolvida.

Para os experimentos foram selecionadas duas área campestres adjacentes com aproximadamente 50 ha cada: uma pastejada por gado (pecuária conservativa – com baixa carga animal e rotatividade de áreas), e outra, excluída da influência do gado desde 2006 (4 anos). Em cada uma das áreas, ao final de fevereiro de 2010, foram estabelecidos 100 pontos independentes, espaçados de dois em dois metros, ao longo das encostas das coxilhas. Somente uma mesma altura nas encostas das coxilhas foi selecionada para uma maior homogeneização da área relativa ao experimento. Em cada ponto foram adicionadas duas *bait-lamina* (uma horizontalmente na superfície do solo, e outra inserida verticalmente dentro do solo), totalizando 400 *bait-lamina* no experimento (200 por área).

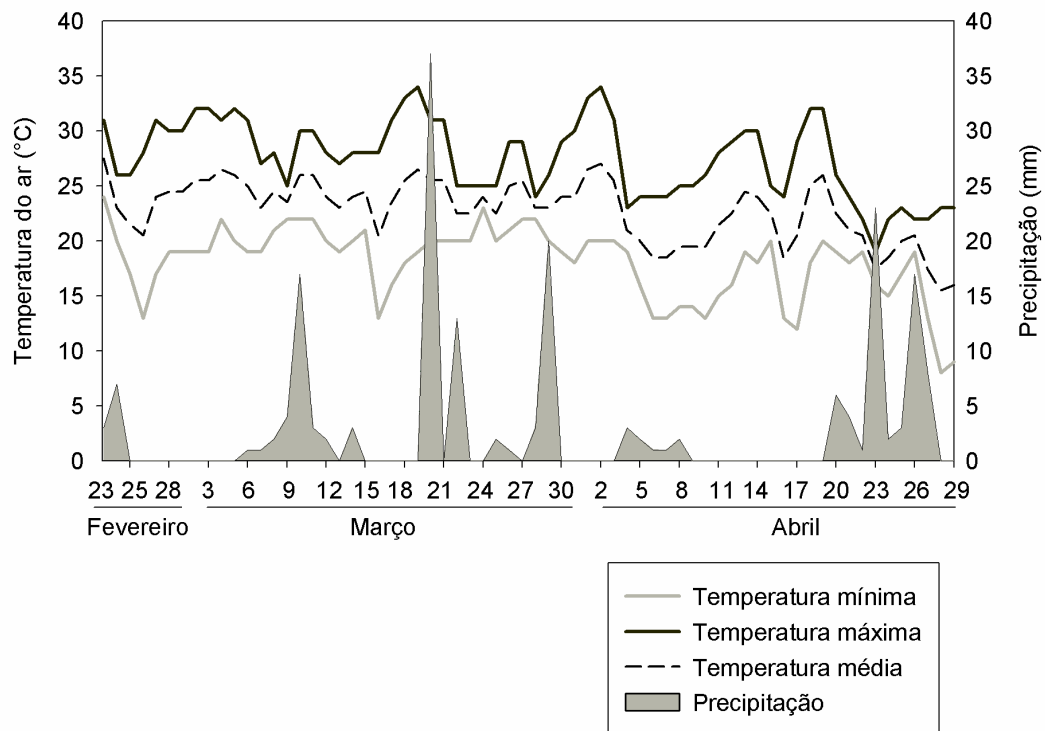


Figura 1. Precipitação e temperatura (média, máxima e mínima) durante o período de estudo para a região metropolitana de Porto Alegre, RS, próxima ao sítio de estudo.

O ajuste das *bait-lamina* verticais no solo se deu com a inserção prévia de um instrumento com espessura semelhante a da lâmina (neste estudo, um formão para madeira - 3/8"), para evitar que a mesma raspe no solo, ou até mesmo quebre, se o solo estiver muito compacto. As *bait-lamina* horizontais foram presas na superfície com um arame em formato de "U" invertido. As amostragens foram realizadas em cinco períodos: 9, 16, 22, 29 e 65 dias após a instalação, desta forma, sendo o experimento finalizado no final de abril de 2010. Em cada período amostral, foram selecionados aleatoriamente 20 pontos em cada área, dos quais foram coletadas 80 *bait-lamina* (40 horizontais e 40 verticais). Estas foram levadas a laboratório, onde ficaram armazenadas sob refrigeração até a sua triagem.

Na triagem, vistoriaram-se todos os orifícios das *bait-lamina* em estereomicroscópio. Para a quantificação do consumo alimentar em cada orifício utilizaram-se três categorias,

para as quais a massa nutritiva foi: (1) não consumida, (2) parcialmente ou (3) totalmente consumida (Figura 2). Em caso de contaminação com barro, retirou-se cuidadosamente todo o conteúdo de dentro do orifício da *bait-lamina*, e observou-se a presença ou não da massa nutritiva no estereomicroscópio. Havendo massa, esta foi inserida na categoria número 2; em não havendo, considerou-se como categoria 3. Como *técnica conservadora* da quantificação do consumo alimentar, considerou-se o somatório das categorias 2 e 3 (%), e como *técnica prática*, somente a categoria 3 (%). Além disto, para as *bait-lamina* verticais foi anotado o consumo em cada posição (1 a 16), que correspondem às diferentes profundidades do solo (0,5 a 8,0 cm).

Para a descrição do comportamento alimentar e evolução das categorias de consumo ao longo de dois meses as lâminas horizontais (superfície do solo) e verticais (dentro do solo) foram analisadas separadamente. Para a análise do consumo alimentar em relação a profundidade do solo, compararam-se cinco categorias de profundidade: 0) superfície, 1) 0,5- 2 cm, 2) 2,5- 4 cm, 3) 4,5-6 cm e 4) 6,5- 8 cm, a partir de análise de variância com teste de aleatorização (PILLAR & ORLÓCI 1996). Neste caso, foi utilizada a técnica conservadora, e os períodos amostrais foram considerados blocos. Para a comparação da eficiência das técnicas de quantificação do consumo alimentar foram realizadas análises de variância com aleatorização testando efeitos das áreas (campo pastejado e campo excluído de pastejo) e dos períodos amostrais no consumo das *bait-lamina* considerando cada técnica independentemente. Os testes estatísticos foram realizados com base em 999 permutações e com distância euclidiana como medida de semelhança (PILLAR & ORLÓCI 1996) no software MULTIV (PILLAR 2006), e foram escolhidos por evitar pressuposições implícitas dos métodos clássicos paramétricos.

Resultados e Discussão

Sob as condições de verão e início de outono (Figura 1) em ecossistemas campestres no sul do Brasil, o ensaio de *bait-lamina* mostrou-se eficiente em avaliar a atividade alimentar da fauna de solo. Durante as triagens, foram visualizados diversos organismos que desempenham importante papel no processo de decomposição da matéria orgânica e na ciclagem de nutrientes (LAVELLE 1996, HÄTTENSCHWILLER *et al.* 2005), tais como fungos, ácaros oribatídeos, nematódeos (Figura 2) e anelídeos - estes últimos, conhecidos por serem altamente correlacionados com o desaparecimento do material nutritivo em *bait-lamina* (VAN GESTEL *et al.* 2003; FÖRSTER *et al.* 2004).

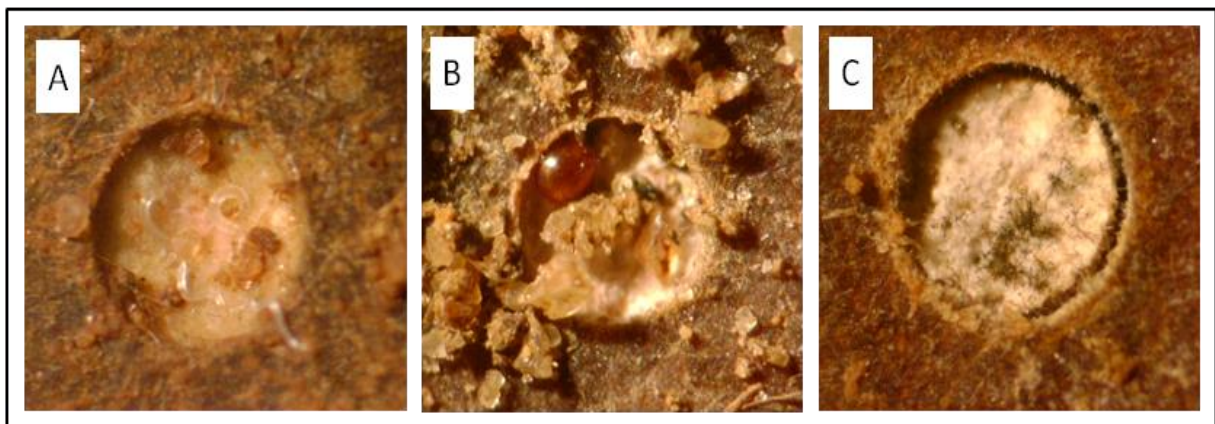


Figura 2. Organismos nas bait lamina consumindo a isca: nematódeos (A), ácaro oribatídeo (B) e fungos (C).

Nas *bait-lamina* dispostas na superfície do solo (horizontais), aos nove dias cerca de 56% já apresentaram algum indício de consumo, e após um mês de exposição este consumo alcançou 99%. Nas *bait-lamina* verticais, os indícios de alimentação alcançaram 21% aos nove dias, 63% aos 16 e 90% aos 29 dias. Ao final do estudo praticamente todas as *bait* haviam sido utilizadas. Este elevado consumo alimentar desde o início do estudo

indica a necessidade de futuras avaliações em período inferior ao mínimo intervalo avaliado aqui.

A evolução das categorias de consumo alimentar (cat. 1, 2 e 3) ao longo do tempo nas lâminas horizontais e verticais é descrita na Figura 3. Nas *bait-lamina* horizontais (Figura 3A), os orifícios completamente consumidos (cat. 3) aumentaram quase linearmente (correlação linear simples, $r = 0,88$) desde os nove dias (44%) até os 65 dias (84%). Os orifícios com *bait* parcialmente consumida (cat. 2) oscilaram somente de 10 a 30% durante o período. Tendo como base as *bait-lamina* verticais (Figura 3B), percebemos que os orifícios na cat. 3 também apresentaram comportamento linear ($r = 0,99$), e que variaram de 7% a 46% no período do estudo. A cat. 2, ao contrário do encontrado na superfície do solo, aumentou consideravelmente dos nove (13%) aos 22 dias (71%) e decaiu até os 65 dias (53%), representando a transformação da cat. 2 na cat. 3.

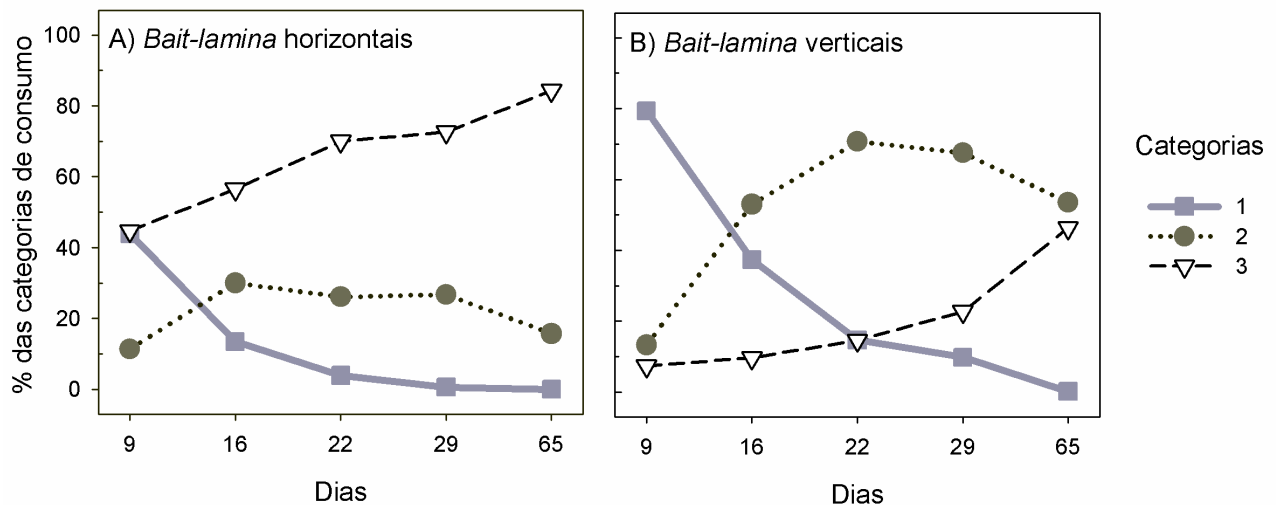


Figura 3. Consumo alimentar em *bait lamina* horizontais (A) e verticais (B) ao longo dos períodos de exposição nas diferentes categorias analisadas.

O consumo alimentar médio de *bait* foi diferente no gradiente de profundidade do solo ($P = 0,001$). Considerando-se dados das datas amostrais em blocos (com exceção do tempo de 65 dias no qual quase 100% das *bait* foram consumidas), a análise de contrastes

revelou maior atividade alimentar na superfície (*bait-lamina* horizontais - 84,4%) do que dentro do solo (Figura 4). Resultado como este também foi encontrado por GEISSEN & BRÜMMER (1999), e corrobora o fato de que grande parte da atividade de detritivoria realmente ocorre neste sítio, associada à produção e decomposição da matéria orgânica senescente (COLEMAN *et al.* 2004). No entanto, isto também pode estar representando uma facilitação direta dos fatores abióticos como insolação e precipitação na degradação da *bait*, os quais não afetam as *bait-lamina* inseridas dentro do solo.

A profundidade de 6,5-8 cm apresentou taxa de consumo alimentar de 68,8%, sendo em média significativamente superior às profundidades de 0,5-2 cm (63,2%) e 2,5-4 cm (61,6%), mas não à de 4,5-6 cm (64,1%). Estas três últimas profundidades não diferiram entre si (Figura 4). Estes resultados são, de certa forma, contrastantes com os resultados encontrados na literatura. Pesquisas como as de GEISSEN & BRUMMER (1999), FILZEK *et al.* (2004), RÖMBKE *et al.* (2006), CASABÉ *et al.* (2007) e HAMEL *et al.* (2007) verificaram consumo alimentar gradual decrescente com a profundidade do solo; mas outros trabalhos demonstram que esta estratificação é dependente do perfil do solo, condições climáticas e de suas comunidades bióticas (GONGALSKY *et al.* 2004). No presente estudo, um grande consumo alimentar nas maiores profundidades (6,5-8 cm) pode representar uma ação acentuada de minhocas neste extrato; no entanto pesquisas complementares seriam necessárias para confirmar esta suposição.

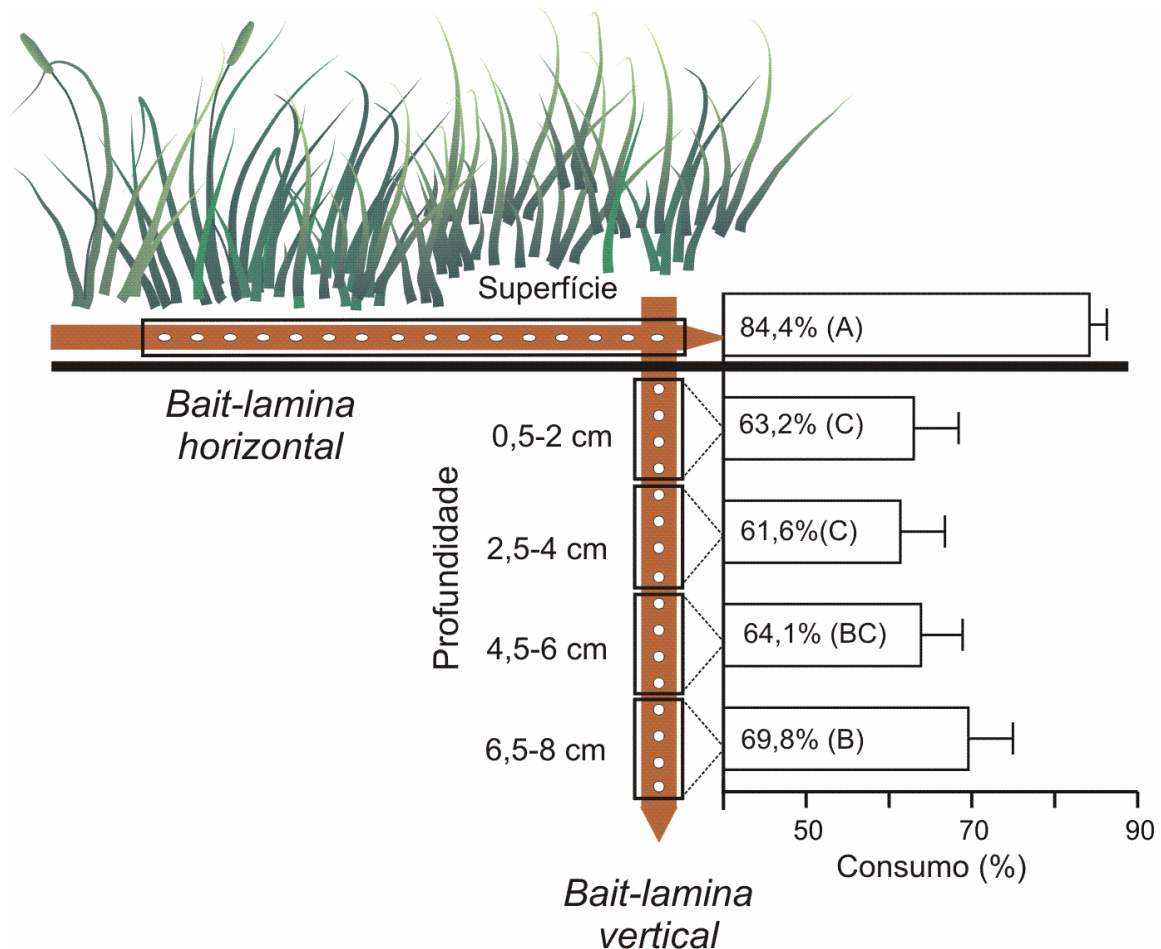


Figura 4. Consumo alimentar médio em *bait-lamina* de acordo com a profundidade do solo. Letras iguais demonstram que não há diferença estatística (teste de permutação). Para a análise, os períodos amostrais foram considerados blocos.

Considerando-se as duas técnicas de obtenção de dados de consumo alimentar, denominadas aqui de conservadora e de prática, verificou-se que ambas apresentaram resultados similares quanto a influência do pastejo por gado (Figura 5). Apesar de uma tendência evidente em todas as amostragens, somente no período de 16 dias foi verificada diferença significativa entre área pastejada e área excluída de pastejo para as duas técnicas (Figura 5). De acordo com estas informações, percebem-se dois aspectos pertinentes: 1) as duas técnicas fornecem a mesma conclusão, e neste ponto de vista, a técnica prática - apesar de menos precisa- poderia ser mais conveniente em estudos de campo com grande esforço amostral, pois é mais rápida e pode até mesmo ser

interpretada em campo; e 2) um período de exposição das lâminas em torno de 16 dias otimizou a diferenciação da atividade alimentar da fauna do solo entre as áreas. Este período de tempo é semelhante ao encontrado por outros autores para obtenção de resultados significativos na discriminação de tratamentos. Por exemplo, ANDRÉ *et al.* (2009), determinaram 14 dias como o tempo ideal para distinção entre locais contaminados em Portugal, e GONGALSKY *et al.*, 2004, na Rússia, verificaram que 10 dias foi o tempo mínimo para ganhar resultados significativos na comparação entre diferentes ecossistemas florestais.

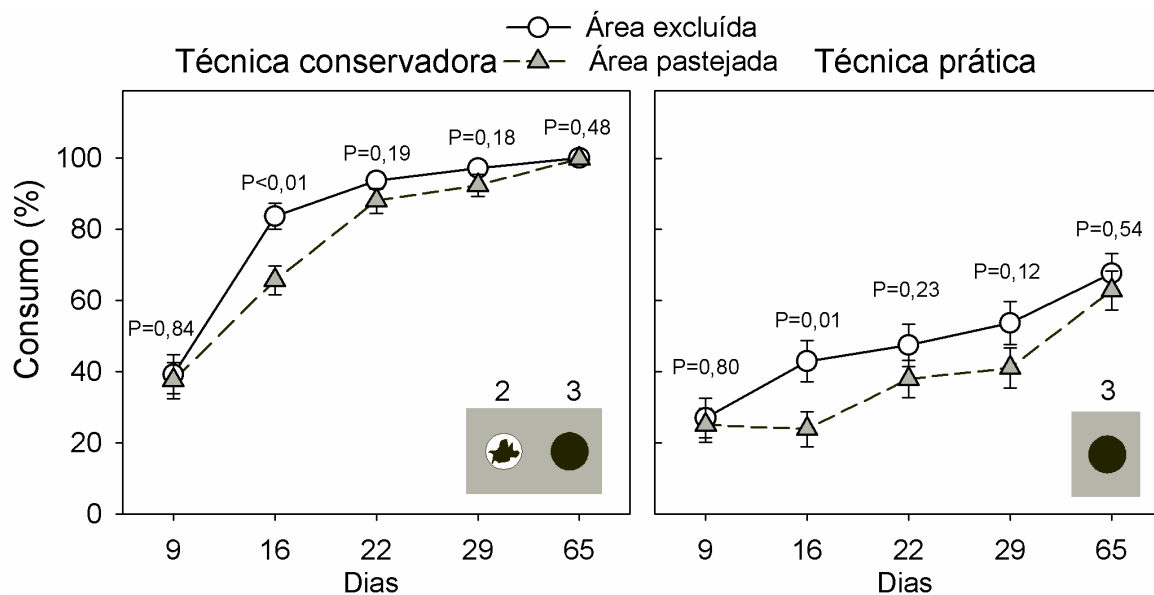


Figura 5. Comparação da atividade alimentar da fauna do solo entre área excluída de pastejo e área pastejada considerando duas técnicas de quantificação de consumo (conservadora- cat. 2 +3) e prática (cat. 3) ao longo do período de exposição das lâminas.

A área pastejada apresentou menor atividade alimentar da fauna do solo do que a área excluída de pastejo (Figura 5). Apesar da falta de replicações de áreas- o que valida este resultado somente para a região do estudo - é possível sugerir que o gado atue modificando propriedades bióticas e abióticas locais que influenciam no processo de

decomposição. Solos pastejados tendem a ser mais compactos devido a pressão dos cascos dos animais na superfície do solo, o que diminui sua densidade e porosidade (GIAROLA *et al.* 2007, FIDALSKI *et al.* 2008), e pode afetar a abundância, diversidade e distribuição espacial da fauna de solo ao restringir o número de poros habitáveis por esses (KING & HUTCHINSON 1976, BARDGETT & COOK 1998). Como campos pastejados apresentam redução significativa da biomassa vegetal acima do solo e menor quantidade de serapilheira sobre este, podem apresentar temperatura mais elevada devido a uma exposição mais direta ao sol e uma tendência menor a infiltração de água (MIGUEL *et al.* 2009), os quais também influenciam a atividade biológica da fauna de solo e os resultados do ensaio de *bait-lamina* (GONGALSKY *et al.* 2008). A área excluída de pastejo por quatro anos avaliada neste estudo pode ter se recuperado um pouco destas deficiências nos seus atributos edáficos, e desta forma, oferecido um habitat de melhor qualidade aos invertebrados que atuam no processo de decomposição. Diversos autores ainda citam fatores indiretos que afetam invertebrados e processos do solo pela alteração da quantidade e qualidade dos recursos que entram no mesmo (*e.g.* BARDGETT & WARDLE 2003), entretanto eles parecem ser idiossincráticos, geralmente variando entre ecossistemas com diferentes fertilidades.

O ensaio de *bait-lamina* apresenta muitas potencialidades de uso no Brasil. Acessar o *status* da atividade dos invertebrados de solo, o qual é um indicativo das taxas de decomposição da matéria orgânica, em ambientes manejados pelo homem é cada vez mais desejável visto a crescente demanda pelo uso sustentável da terra. O ensaio pode ser aplicado em diversas ocasiões para comparação da atividade biológica entre tratamentos que se situem em parcelas próximas, por exemplo, para acessar o impacto do avanço de práticas agrícolas, silviculturais e agropastoris sobre áreas naturais, de técnicas de manejo do campo – como o uso do fogo, do uso de lavouras com e sem pesticidas, restauração e remediação de áreas degradadas e/ou contaminadas, etc (veja mais em KRATZ 1998). O

ideal é que esta técnica não seja negligenciada, visto a sua potencialidade em oferecer resultados rápidos e fáceis de interpretar.

Agradecimentos

A CAPES pela concessão da bolsa a primeira autora, à Embrapa Pecuária Sul pelo patrocínio na confecção das *bait-lamina*, a Fernando Joner e Vagner Luis Camilotti pelo auxílio e idéias dados ao trabalho.

Referências

- André, A., S.C. Antunes, F. Gonçalves & R. Pereira, 2009. Bait-lamina assay as a tool to assess the effects of metal contamination in the feeding activity of soil invertebrates within a uranium mine area. *Environmental Pollution*, 157: 2368-2377.
- Bardgett, R.D. & R. Cook, 1998. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology*, 10: 263-276.
- Bardgett, R.D. & D.A. Wardle, 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84: 2258-2268.
- Carpeneo, V., 1994. Compressibilidade de solos em sistemas de manejo. Tese de (Doutorado)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 106p.
- Casabé, N., L. Piola, J. Fuchs, M.L. Oneto, L. Pamparato, S. Basack, R. Giménez, R. Massaro, J.C. Papa & E. Kesten, 2007. Ecotoxicological assessment of the effects of glyphosate and chlorpyrifos in an Argentine soya field. *Journal of Soils and Sediments*, 7: 232-239.
- Coleman, C., D.A. Jr. Crossley & P.F. Hendrix, 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*. Elsevier Academic Press, San Diego, 384p.
- Didham, K.R., 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.

- Diekötter, T., S. Wamser, V. Wolters & K. Birkhofer, 2010. Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137: 108-112.
- Fidalski, J., C.A. Tormena, U. Cecato, L.M. Barbero, S.M. Lugão & M.A.T. Costa, 2008. Qualidade física do solo em pastagem adubada e sob pastejo contínuo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43:1583-1590.
- Filzek P.D., D.J. Spurgeon, G.B.C. Svendsen & P.K. Hankard, 2004. Metal Effects on soil invertebrate feeding: measurements using the bait-lamina method. *Ecotoxicology*, 13: 807–816.
- Geissen, V. & G.W. Brümmer, 1999. Decomposition rates and feeding activities of soil fauna in deciduous forest soils in relation to soil chemical parameters following liming and fertilization. *Biology and Fertility of Soils*, 29: 335–342.
- Giarola, N.F.B., C.A. Tormena & A.C. Dutra, 2007. Degradação física de um Latossolo Vermelho utilizado para produção intensiva de forragem. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 3: 863-873.
- Gongalsky, K.B., T. Persson & D.A. Pokarzhevskii, 2008. Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test. *Applied Soil Ecology*, 39: 84–90.
- Gongalsky, K.B., D.A. Pokarzhevskii, Z.A. Filimonova & F.A. Savin, 2004. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north–south gradient in Russia. *Applied Soil Ecology*, 25: 111–122.
- Hamel, C., M.P. Schellenberg, K.G. Hanson & H. Wang, 2007. Evaluation of the “bait-lamina test” to assess soil microfauna feeding activity in mixed grassland. *Applied soil ecology*, 36: 199–204.
- Hättenschwiler, S., A.V. Tiunov & A.S. Scheu, 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 191–218.
- Hobbelen, P.H.F., P.J. van den Brink, J.F. Hobbelen & C.A.M. van Gestel, 2006. Effects of heavy metals on the structure and functioning of detritivore communities in a contaminated floodplain area. *Soil Biology & Biochemistry*, 38: 1596–1607.
- IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2004. Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de Biomas do Brasil. Disponível em: < <http://www.ibge.gov.br> > [acesso em 20 set.2010].
- King, L.K. & K.J. Hutchinson, 1976. The effects of sheep stocking intensity on the abundance and distribution on Mesofauna in pastures. *Journal of Applied Ecology*, 13: 41-55.

Kratz, W., 1998. The bait-lamina test – general aspects applications and perspectives. *Environmental Science and Pollution Research*, 5: 94–96.

Lavelle, P., 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biology International*, 33: 3-16.

Miguel, F.R.M., S.R. Vieira & C.R. Grego, 2009. Variabilidade espacial da infiltração de água em solo sob pastagem em função da intensidade de pisoteio. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 1513-1519.

Neher, D. A., 1999. Soil community composition and ecosystem processes: comparing agricultural with natural ecosystems. *Agroforestry Systems*, 45: 159-185. AL PER

Overbeck, G.E., S.C. Müller, A. Fidelis, J. Pfadenhauer, V.D. Pillar, C.C. Blanco, I.I. Boldrini, R. Both & E. Forneck, 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 101-116.

Paulus, R.; J. Römbke, A. Ruf & L. Beck, 1999. A comparison of the litterbag-, minicontainer- and bait-lamina-methods in an ecotoxicological field experiment with diflubenzuron and btk. *Pedobiologia*, 43: 120–133.

Peel, M.C., B.L. Finlayson & T.A. McMahon, 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11: 1633-1644.

Pillar, V.D., 2006. MULTIV – User's Guide, 2.4, 51p. (Universidade Federal do Rio Grande do Sul).

Pillar, V.D. & L. Orlóci. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, 7: 585-92.

Podgaiski, L.R. & G.G. Rodrigues, 2010. Leaf-litter decomposition of pioneer plants and detritivore macrofaunal assemblages on coal ash disposals in Southern Brazil. *European Journal of Soil Biology*, 46: 394-400.

Reinecke, A.J., R.M.C. Albertus, S.A. Reinecke & O. Larink, 2008. The effects of organic and conventional management practices on feeding activity of soil organisms in vineyards. *African Zoology*, 43: 66-74.

Reinecke, A.J., B. Helling, K. Louw, J. Fourie & S.A. Reinecke, 2002. The impact of different herbicides and cover crops on soil biological activity in vineyards in the Western Cape, South Africa. *Pedobiologia*, 46: 475–484.

Römbke, J., H. Hofer, M.V.B. Garcia & C. Martius, 2006. Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in Central Amazonia using the bait-lamina method. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 313–320.

Rozen, A., 2010. Soil faunal activity as measured by the bait-lamina test in monocultures of 14 tree species in the Siemianice common-garden experiment, Poland. *Applied Soil Ecology*, 45: 160-167.

Terra Protecta, 1999. The bait-lamina Test. Disponível em: <http://www.terra-protecta.de/englich/ks-info-en.htm> [acesso em 10 Nov.2010].

van Gestel, C.A.M., M. Kruidenier & M.P. Berg, 2003. Suitability of wheat straw decomposition, cotton strip degradation and bait-lamina feeding tests to determine soil invertebrate activity. *Biology and Fertility of Soils*, 37: 115–123.

von Törne, E., 1990. Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests. *Pedobiologia*, 34: 89–101.

Wardle, D.A., 1999. How soil food webs make plants grow. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 418-420.

Zhang, D., D. Hui, Y. Luo & G. Zhou, 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1: 1–9.

Instruções aos autores, *Entomobrasilis*

1.Preparo do Manuscrito. Sugerimos que o software EntomoBrasilis Check List seja adquirido gratuitamente no site do periódico. Este software permitirá sanar as dúvidas e nortear os autores nos requisitos básico a serem cumpridos pelos artigos, antes de ser submetidos aos consultores.

As seguintes normas devem ser observadas antes da submissão do manuscrito: 1. Os manuscritos devem ser enviados somente via o portal do periódico (www.periodico.ebras.bio.br/ojs); 2. O texto deve ser editado, de preferência, em BrOffice.org Writer™ (LibreOffice Writer™) ou Microsoft Word™; 3. Página formato A4, usando fonte Times New Roman tamanho 12, espaço 1,5 entre as linhas, parágrafo justificada a esquerda e a direita; 4. As páginas numeradas no cabeçalho; 5. Linhas numeradas e reiniciadas a cada página. 6. Fonte Times New Roman também para as legendas das figuras e dos gráficos; 7. Apenas tabelas e gráficos podem ser incorporados no arquivo contendo o texto do manuscrito. Em páginas separadas, desde que, o arquivo não ultrapasse 2MB; 8. A fonte utilizada nas tabelas poderá ser menor que 12, mas em um tamanho que seja suficiente para a compreensão do leitor; 9. Figuras em formato digital devem ser enviados em arquivos separados, com, no mínimo, 300 dpi de resolução para fotos coloridas e 600 dpi para desenhos a traço e fotos branco e preto. Todas as figuras devem ter formato tiff (compactação LZW) ou jpeg sem compactação, podendo ser aceito arquivo no formato png, com 32bits; 10. Os gráficos deverão ser criados no BrOffice.org Calc™ (LibreOffice.org Calc™) ou Microsoft Excel™. São aceitos gráficos criados no SigmaPlot® v. 10; 11. Fórmulas e equações deverão ser elaboradas com o uso do BrOffice.org Math™ (LibreOffice.org Math™) ou Microsoft Equation™. O manuscrito deve começar com uma página de rosto, contendo: Título do trabalho. Não indicar o nome dos autores nem afiliação, pois o OJS requer este dados para iniciar a submissão, garantindo assim uma avaliação as cegas (anônima). Na página 2, apresentar o título do trabalho em inglês na linha abaixo iniciar o Abstract, com no máximo 250 palavras e em parágrafo único; Keywords, em inglês, em ordem alfabética e no máximo cinco e separadas por ponto e vírgula. Exemplo: Ant Diversity in Atlantic Forest Fragment Abstract. The aim of the work was study the Ant Diversity in Atlantic Forest Fragment... Keywords: Conservation; Dominance; Equitability; Simpson Index Na página 3, virá o Resumo em português e as palavras-Chave, equivalentes às Keywords. Não usar palavras que constem do título do artigo. Dispor as palavras (termos) em ordem alfabética e separadas por ponto e vírgula. Exemplo: Resumo. O objetivo deste trabalho foi estudar a diversidade de formigas em Fragmento de Floresta Atlântica... Palavras-Chave: Conservação; Dominância; Equitabilidade; Índice de Simpson Caso o trabalho seja em inglês ou espanhol, iniciar a página 2 com o Resumo em português e na página 3 como o resumo no idioma do artigo. Caso no título seja informado o nome de alguma espécie está deveser a deveser o nome do(s) autor(es) que a decreveu, sem citar o ano da publicação, mesmo na seção Taxonomia e Sistemática. Na página 4 deve ser iniciada a Introdução, sem a necessidade de indicar a palavra. Em seguida deve vir o item Material e Métodos, que deve ser bem explicitado, sem exageros (por. Ex.: Foram utilizados lápis, planilha e prancheta para anotar os dados...), mas o suficiente para que possa ser repetido por outros pesquisadores. O item Resultados e Discussão pode vir juntos ou em separado e nele deverá constar as conclusões, pois este item não será explicitado no artigo. No corpo do texto, os nomes do grupo-gênero e do grupo-espécie devem ser escritos em itálico. Os nomes científicos devem ser seguidos de autor (não usar Versalete ou SmallCaps), pelo menos na primeira vez (não há necessidade de citar o ano da descrição, exceto na seção sistemática e taxonomia, que é opcional) (ex.: *Camponotus crassus* Mayr). Na segunda citação da espécie em diante, o gênero deve ser abreviado e o nome do autor não deve ser citado (ex.: *C. crassus*). Notem que o Resumo/Abstract, apesar de ser parte integrante do artigo/comunicação científica, a regra da citação da espécie vale como se fosse um texto a parte, portanto há a necessidade de somente especificar o nome da espécie por extenso uma vez, independente se esta consta no título. Não usar sinais de marcação, de ênfase, ou quaisquer outros. Conforme o caso, a Conselho Editorial decidirá como proceder. Símbolos, mesmo os conhecidos, deverão ser indicados num glossário ao final do texto após a Referências e em ordem de listagem no texto. Citações devem ser feitas em caixa alta reduzida (Versalete1 ou smallCaps), com a primeira letra maiúscula e devem ser citadas da seguinte forma: 1. Apenas uma autor: Zanol (2006); (rodrigues 2006); 2. Mais de dois autores: Rodrigues et al. (2010); (Rodrigues et al. 2010); 3. Dentro do parêntese: (Cassino & rodrigues 2005; rodrigues2005; rodrigues 2006; Zanol 2006; rodrigues & Cassino 2011; Cassino & rodrigues 2012), note que está em ordem ordem cronológica, em primeiro lugar seguido de ordem alfabética crescentes; 4. Quando o(s) autor(es) publicar(em) mais de um trabalho no mesmo ano: rodrigues (2010a, 2010b) ou (Rodrigues 2005a, 2005b); 5. Quando publicar trabalhos em vários anos: rodrigues (2005, 2010) ou (Cassino et al. 2002, 2005; rodrigues 2005, 2010). Verifique que o termo et al. está em itálico, sendo utilizado para citar mais de dois autores. Exemplo: Os dados de diversidade, equitabilidade e dominância de espécies foram analisados através do software DivEs - Diversidade de Espécies v2.0 (Rodrigues 2005)... Os insetos foram observados com uma ampla distribuição no Rio de Janeiro, mas somente em três municípios (Seropédica, Araruama e Saquarema), verificou-se a presença das 10 espécies (Cassino & Rodrigues 2005).

Figuras/Imagens/Gráficos/Tabelas. As figuras (fotografias, desenhos, gráficos e mapas) devem ser sempre numeradas com algarismos arábicos e, na ordem de chamada no texto. As escalas, quando necessárias, devem ser colocadas na posição vertical ou horizontal. As tabelas devem ser numeradas com algarismos arábicos e

incluídas, no final do texto em páginas separadas. Se necessário, gráficos podem ser incluídos no arquivo do texto e, como as tabelas, deverão vir no final do texto, mas é necessário indicar a posição preferencial onde devem ser inseridas as tabelas ou figuras no texto com uma chamada de texto em negrito e centralizada. Para melhorar a qualidade dos gráficos, serão solicitados os arquivos originais em planilha eletrônico ou em software de geração de gráfico. Estimula-se o envio de gráficos coloridos. As figuras em formato digital deverão ser enviadas em arquivos separados (Não enviar inserido em arquivo texto, tipo Word ou similar, o que torna a qualidade das imagens ruins). O tamanho da prancha deve ser proporcional ao espelho da página (23 x 17,5 cm), de preferência não superior a duas vezes. Para a numeração das figuras utilizar Times New Roman 11, com o número colocado à direita e abaixo. Isto só deve ser aplicado para as pranchas quando em seu tamanho final de publicação. A fonte Times New Roman deve ser usada também para rotulagem inserida em fotos, desenhos e mapas (letras ou números utilizados para indicar nomes das estruturas, abreviaturas etc.), o uso de outro tipo de letra (fonte) pode resultar na recusa do artigo/comunicação científica. As figuras devem possuir tamanho apropriado de modo que em seu tamanho final não fiquem mais destacados que as figuras propriamente ditas. As figuras originais não devem conter nenhuma marcação. O Conselho Editorial poderá fazer alterações ou solicitar aos autores uma nova montagem. Fotos (preto e branco ou coloridas) e desenhos a traço devem ser montados em pranchas distintas. As legendas das figuras devem ser apresentadas em página à parte, de preferência ao final do texto. O periódico poderá digitalizar o material com custo. Estimula-se o envio de figuras coloridas, melhorando a qualidade dos artigos. Todas as figuras, esquemas, infográficos, imagens, etc. devem apresentar a fonte ou autoria no final da legenda. Caso nenhum dos autores do artigo seja autor da foto será necessário o envio de uma autorização assinada concedendo o uso da imagem pela EntomoBrasilis. O modelo da carta encontra-se no site. A carta deverá ser assinada pelo(s) autor(es) da foto e enviada, no formato PDF, via e-mail para periodico@ebras.bio.br. Os Agradecimentos devem ser relacionados no final do trabalho, imediatamente antes das Referências. Sugere-se que os autores sejam sucintos e objetivos quando possível, evitando citar nomes que permita a identificação da autoria, principalmente.

Referências. Não serão aceitas referências de artigos não publicados (no prelo), tão pouco comunicação pessoal ou dados não publicados. Para melhor padronização das referências, recomenda-se baixar gratuitamente o software EntomoBrasilis - Gerenciador de Referências, no site do periódico. Citar, quando possível e pertinente, pelo menos dois Manuscritos Publicados na Revista EntomoBrasilis. Para as Referências, adota-se o seguinte padrão: 2.2.1. Periódicos - O título do periódico deve ser escritos por extenso. Informar somente o volume e as páginas do periódico, ou seja, não há necessidade de informar o número: Zanol, K.M.R., 2006. Novas combinações em *Atanus Oman* (Hemiptera, Cicadellidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 50: 163-164. Cassino, P.C.R. & W.C. Rodrigues, 2005. Distribuição de Insetos Fitófagos (Hemiptera: Sternorrhyncha) em Plantas Cítricas no Estado do Rio de Janeiro. *Neotropical Entomology*, 34: 1017-1021. **Livros:** Pinto-Coelho, R.M., 2000. Fundamentos em ecologia. Porto Alegre, Artmed, 252p. Haddad, M.L., J.R.P. Parra & R.C.B. Moraes, 1999. Métodos para estimar os limites térmicos inferior e superior de desenvolvimento de insetos. Piracicaba, FEALQ, 29p. Schowalter, T.D., 2006. *Insect Ecology: an ecosystem approach*, 2nd Ed. San Diego, Elsevier, 572p. **Capítulo de livro:** Silva-Filho, R., P.C.R. Cassino, E.C. Viegas & J.C. Perruso, 2004. "PIOLHO BRANCO" *Orthezia praelonga*, p. 27-48. In: Cassino, P.C.R. & W.C. Rodrigues (Eds.). *Citricultura Fluminense: Principais pragas e seus inimigos naturais*. Seropédica, EDUR, 168p. **Publicações eletrônicas:** Rodrigues, W.C., 2004. Utilização da Informática na Entomologia. *Info Insetos*, 1: 1-10. Disponível em: <www.ebras.bio.br> [data de acesso]. Cassino, P.C.R., F. Racca-Filho, S.R. Lacerda, G.P. Furusawa & W.C. Rodrigues, 2004. Entomofauna de Fragmento de Floresta Atlântica, Morro Azul, Município de Eng. Paulo de Frontin, RJ. *Info Insetos*, 1: 1-7. Disponível em: <www.infoinsetos.ebras.bio.br> [data de acesso dd/mm/aaaa]. **Softwares:** Rodrigues, W.C., 2005. *DivEs - Diversidade de espécies*. Versão 2.0. Software e Guia do Usuário. Disponível em: <www.ebras.bio.br/dives>. Rodrigues, W.C., 2012. *Lizaro Test-T v2.0*. Disponível em: <www.lizarosoft.ebras.bio.br/softwares.asp>. **Boletim:** Arioli, C.J., F. Molinari, M. Botton & M.S. Garcia, 2007. Técnica de criação de *Grapholita molesta* (Busck, 1916) (Lepidoptera: Tortricidae) em laboratório utilizando dieta artificial para a produção de insetos visando estudos de comportamento e controle. Bento Gonçalves: EMBRAPA (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 13), 12p. **Dissertação/Tese:** Rodrigues, W.C., 2001. Insetos entomófagos de fitoparasitos (Homoptera, Sternorrhyncha) de plantas cítricas no Estado do Rio de Janeiro: ocorrência e distribuição. Dissertação (Mestrado em Agronomia: Fitotecnia) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 90 p. Rodrigues, W.C., 2004. Homópteros (Homoptera: Sternorrhyncha) Associados à Tangerina CV. Poncã (*Citrus reticulata* Blanco) em Cultivo Orgânico e a Interação com Predadores e Formigas). Tese (Doutorado em Agronomia: Fitotecnia) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 63 p. Referências a resumos de eventos não são permitidas e deve-se evitar a citação de dissertações e teses, só serão aceitos resumos de eventos publicados na forma expandida e/ou como suplemento de periódicos. Citações de Trabalhos de Conclusão de Curso não são aceitos pela EntomoBrasilis, assim como trabalhos no prelo. A forma de citação de resumos expandidos e/ou como suplemento de periódicos deverá respeitar a citação de artigos. Deve-se evitar demasiadas citações de resumos expandidos, devido a baixa precisão das informações contidas nestes trabalhos.

CAPÍTULO V

Burning effects on detritivory and litter decay in *Campos* grasslands

com Camila da Silva Goldas, Claire Röpke Ferrando, Fernanda Schmidt Silveira, Fernando Joner, Gerhard Ernst Overbeck, Milton de Souza Mendonça Jr. & Valério De Patta Pillar

Detalhe do acúmulo de serapilheira e do rebrote de plantas em campo com cerca de dois meses após queima

foto: Luciana Podgaiski



Artigo aceito na revista científica
Austral Ecology (2014)
Wiley Online Library

Burning effects on detritivory and litter decay in *Campos* grasslands

Abstract

Disturbances are primary forces creating spatial heterogeneity in ecosystems, and inducing changes on biological communities, abiotic characteristics and ecological processes. Here we focus on the effects of fire disturbance in the decomposition process at subtropical *Campos* grasslands in South Brazil, where burns are traditionally used to reduce shrub encroachment, and improve forage quality. We experimentally investigated how burns and the changes they produce in grassland habitat conditions affect soil fauna detritivory and surface leaf-litter decaying patterns over one year. Previously to fire, we found significant correlation of litter decay with plant evenness and detritivory rates in non-disturbed grasslands. One month after fire grassland patches presented reduced soil fauna densities and surface feeding activity possible because of the mortality caused directly by heating, and/or due to harsh microenvironmental filters to fauna colonization and permanency (e.g. decreased humidity). At 6-7 months after fire however these features did not differ any more from the paired unburned plots. On the other hand, canopy openness accelerated the decaying of leaf-litter in burned patches by allowing increased action of abiotic factors as solar radiation potentially triggering photodegradation. These effects seemed to last less than one year. Overall, our results bring insights regarding drivers of soil ecological processes at local scales in subtropical grasslands, and suggest that detritivory and litter decay processes are sensitive to fire, but resilient following grassland recovering.

Keywords: grassland fire; soil ecological processes; decomposition; litter bag; bait-lamina test; soil fauna activity; South Brazilian grasslands

Introduction

Litter decomposition is a key process for nutrient cycling, maintenance of soil fertility and ultimately ecosystem productivity in natural and managed landscapes (Hättenschwiler *et al.* 2005). Worldwide differences in litter decomposition are driven mostly by larger scale climatic patterns and plant ecological strategies (e.g. regarding resource acquisition), which are associated with specific leaf and litter quality traits (Cornwell *et al.* 2008, Wall *et al.* 2008). However, at the scale of the microsite, decomposition may vary depending on the activity of organisms within the soil food web (Lavelle *et al.* 1993; Aerts 1997). Detritivorous soil invertebrates facilitate decomposition by displacing and consuming organic matter and generating products that are easily attacked by microorganisms which in their turn affect nutrient mineralization (Bardgett & Chan 1999; Wardle 1999; Lavelle *et al.* 2006). This kind of biological activity is highly influenced by microclimatic characteristics of a site, such as light availability, humidity, soil moisture and temperature (Araujo *et al.* 2012; Throop & Archer 2007; Verhoef *et al.* 2000), which themselves may also influence decomposition rates directly (e.g. through litter photodegradation, Pancotto *et al.* 2005). Moreover, at this local scale, disturbances are considered as primary causes of habitat spatial heterogeneity in an ecosystem by inducing changes on communities and abiotic factors that might affect processes as litter decomposition (White & Jentsch 2001).

Fire is a disturbance driving biodiversity patterns, ecosystem dynamics and ecological processes around the world (Bond & Keeley 2005; Spence & Baxter 2006). In addition to their direct effects on biogeochemical cycles through combustion of green and senescent biomass (Neary *et al.* 1999), burns can mediate changes in decomposition processes through changes in the drivers of the latter, e.g. (i) litter quality or quantity, (ii) decomposer soil community, and (iii) abiotic characteristics of the post-fire habitat. Fire-prone ecosystems experiencing repeated burns generally present reduced soil N availability associated with an increased C:N ratio of litter and with slow litter decay rates (Brennan *et*

al. 2009; Hernández & Hobbie 2008) which may cascade down to litter accumulation and C sequestration. Decomposers and their activity may also decline markedly after fire events, depending on their degree of exposition to the flames, their mobility and their resilience to fire (Swengel 2001). Also, recently burned sites may be characterized by environmental filters to part of their biota and by shifts in decomposition drivers by modifying nutrient availability, soil moisture, temperature and solar irradiation (Callaham *et al.* 2003; Neary *et al.* 1999).

Here we explore microsite scale fire effects on decomposition processes in *Campos* grasslands. The *Campos* are subtropical natural grasslands with very high plant species richness (Boldrini 1997) in the southernmost part of Brazil. Anthropogenic disturbances are indispensable for suitable conservation of biodiversity and maintenance of the characteristic physiognomy of these ecosystems, which are traditionally managed by livestock grazing (Overbeck *et al.* 2007). Burns have been used by farmers especially in the highland grasslands in northern Rio Grande do Sul state to reduce shrub encroachment, impede accumulation of dead biomass, and improve forage quality for grazing (Pillar & Quadros 1997). Such burns generally are of low intensity, spread moderately and create a heterogeneous mosaic formed by a grassland matrix with burned and unburned patches (Fidelis *et al.* 2010), which tend to present short-time increases (up to three months) of nutrients as total N, K⁺ and Ca⁺⁺ in the soil surface layer (Rheinheimer *et al.* 2003). Plant species richness and evenness is generally higher in the first two years after a burn when compared to grasslands unburned for longer periods, due to reduction of biomass of dominant grasses (Overbeck *et al.* 2005). However the consequences of burns for ecosystem processes, such as litter decomposition, are largely unexplored. Based on a replicated controlled experiment, we investigated how patchy burns and the changes they produce in habitat conditions affect soil fauna detritivory patterns and surface leaf-litter decay rates, evaluating the resilience of these processes along one year after a fire event.

Additionally, we provide insights on the understanding of decomposition drivers in South Brazilian subtropical grasslands.

Methods

STUDY SITE

The experiment was established in the Agricultural Research Station of the Federal University of Rio Grande do Sul, in the Central Depression region, Eldorado do Sul (30°06'58" S, 51°41'05" W, altitude 46 m), Rio Grande do Sul state, Brazil. This region represents a transitional zone between temperate and subtropical climates, and the temperature is warm in the summer season (average 25°C; January and February) and relatively cold in winter (average 9°C; June and July) (Moreno 1961; Peel *et al.* 2007). There is no marked seasonality regarding precipitation. Mean annual precipitation is about 1400 mm.

The original vegetation in the region is grassland (*Campos*) with high plant species richness (Overbeck *et al.* 2007), characterized by coexistence of C4 (dominant) and C3 grasses, and high importance of species from the Asteraceae, Rubiaceae, Fabaceae and Apiaceae families (Focht & Pillar 2003). The grassland selected for our study is dominated mainly by *Andropogon lateralis*, *Paspalum plicatulum* and *Piptochaetium montevidense* (Poaceae), *Baccharis crispa* (Asteraceae), *Eryngium ciliatum* and *E. horridum* (Apiaceae). The area had been used as pasture for cattle until November 2006, when grazing was excluded. No fires had occurred at the site in the last two decades.

EXPERIMENTAL DESIGN

We placed seven experimental blocks (Fig. 1), with minimum distance between blocks 50 m, in slightly sloping areas with homogeneous vegetation structure. Some parts of the area, mostly on hill tops, showed a rather high cover by the shrub *Baccharis drancunculifolia* that increased in abundance right after exclusion of grazing (Joner *et al.* 2011); we avoided these patches. Each experimental block was composed of two 10 x 10 m paired plots, six meters apart (Fig. 1). Fire treatments were randomly allocated to plots within pairs. The unburned plot from each block was used as a control treatment.

We conducted prescribed head fire burns, authorized by environmental authority of the state (SEMA) and controlled by firebreaks around the plots, all on one day in late spring (December 2009). The plots burned homogeneously, but some large rosette forbs, especially *Eryngium horridum* (Apiaceae), remained partially unburned. Fidelis *et al.* (2010) describe several parameters of fire behavior for small-plot burns of natural grasslands excluded from disturbance in the study region (as in our case). In general terms, fire in the South Brazilian *Campos* can be considered of rather low-intensity, spreading rapidly with not very high temperatures and short residence time (more details in Fidelis *et al.*, 2010). Burns applied for grassland management in the *Campos* region often are patchy (pers. obs.).

Three sets of parameters, surface leaf-litter decay rates, detritivore activity, and habitat characteristics (soil temperature and surface humidity) were evaluated in all plots before the fire to confirm initial homogeneity between paired plots, and then approximately at 1 month, 6-7 months, and 12 months after fire (hereafter a.f.) to evaluate the effects of fire on the measured parameters. Soil fauna samplings were performed at 1 and 6-7 months a.f. (see "activity of soil organisms" section), and other habitat characteristics, such as bare soil cover and vegetation descriptors (biomass, species richness and evenness) were evaluated before the fire and approximately 9 months a.f.

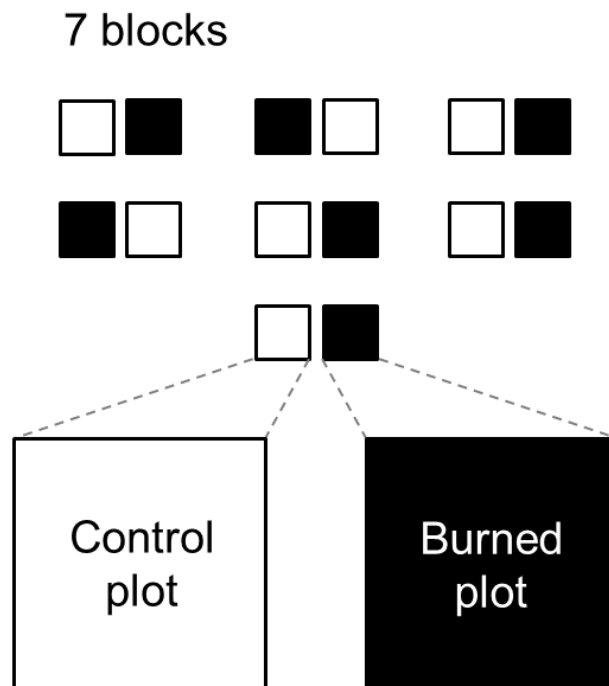


Fig.1. Experimental design.

ACTIVITY OF SOIL ORGANISMS

We assessed the detritivory by edaphic invertebrates with the bait-lamina test (von Törne 1990; Kratz 1998) as an indicator of the feeding activity of the decomposer community. Our bait-lamina was a plastic strip 120 mm long, 6 mm broad and 1.5 mm thick, with 16 holes 5 mm apart from each other. The holes of 560 strips were completely filled with a standardized bait mixture of cellulose powder (70%), wheat bran (27%), activated charcoal (0.3%) and distilled water (van Gestel *et al.* 2003) and left to dry at room temperature.

In each plot, we distributed ten bait-laminae in pairs at the four sampling dates (i.e., one before and three a.f.), with one bait-lamina of each pair inserted vertically into the ground (100 mm deep), and the other exposed horizontally on the soil surface. Previously to the insertion of the sticks we created a hole into the soil with a knife in similar dimensions,

avoiding damage to the bait-lamina and minimizing soil disturbance. The bait-lamina pairs were located in a regular distribution inside the plots (at least 2 m apart). Exposure time ranged from 18 to 21 days; pilot experiments in the study area had shown this time to be appropriate to assess bait consumption by detritivores (Podgaiski *et al.* 2011). In the lab we counted the fully emptied holes in the strips as evidence of feeding activity, and calculated the percentage of bait disappearance on the soil surface (horizontal surface strips) and belowground (vertical strips) per plot.

Bait disappearance in the bait-lamina assay is known to represent the activity of soil fauna, and not microbial activity *per se* (Helling *et al.* 1998; Gongalsky *et al.* 2004). However, studies conducted outside the artificial conditions of a lab have found some difficulties to find a relationship between soil fauna densities and detritivory rates in bait-lamina (Rozen *et al.* 2010; Gongalsky *et al.* 2003). Therefore, we additionally sampled soil organisms in burned and control patches at two occasions after fire (approx. 1 and 6-7 months a.f.) to verify the existence of a correlation between soil fauna density and the detritivory rates. For this, we collected one soil core (198 cm³) from the middle of each experimental plot, and extracted soil fauna with modified Berlese-Tulgreen funnels during one week. Springtail and mite densities were used as a proxy for soil detritivores abundance.

LEAF LITTER DECOMPOSITION

We assessed surface litter decay with the litter bag method (Wieder & Lang 1982) using a standard mixture of leaf-litter material of known mass and composition in a screened bag. The nylon litter bags had a size of 10 x 10 cm with 1 mm² mesh size, with five additional round perforations of 4 mm radius on each surface to allow soil meso and macrofauna to enter. We filled 280 labeled litter bags with 3g of a mixture composed by

dried senescent material from *A. lateralis* (Poaceae; 1.5 g), *B. crispera* (Asteraceae; 0.5 g), *Pterocaulon* sp. (Asteraceae; 0.5 g) and *E. horridum* (Apiaceae; 0.5 g), collected at the study site. This species mixture was chosen because they represent frequent and abundant species in the study region (Joner *et al.* 2011), e.g. *A. lateralis* is one of the most common grass species in Southern Brazil (Trindade & Da Rocha 2001; Overbeck *et al.* 2007).

For the evaluation of litter decay before fire, we placed 70 litter bags directly on the ground of all experimental plots about two months before fire (5 per plot; randomly located at least 2 m apart), without disturbing the surrounding vegetation (Fig1 B and C). We retrieved these litter bags after approximately 1 month (38 days). Three days after the burns, we placed 210 litter bags on the ground of the experimental plots (15 per plot; at least 1 m apart), and recovered from three to five litter bags per plot at approximately 1 month a.f. (38 days), 6 months a.f. (182 days) and 12 months a.f. (368 days). In the lab, we manually extracted the meso/macro invertebrates from the litter bags and processed the remaining litter by washing it in distilled water to remove soil particles before oven-drying (65°C for 72h) and weighting the remaining material. The litter decay rates per plot were estimated by the average of percent difference between the initial mass and the final mass in each litter bag.

HABITAT CHARACTERIZATION

To characterize potential drivers of decomposition over time in our experimental plots, we collected information concerning (a) soil temperature, (b) relative humidity at the soil surface, (c) bare soil cover (%), (d) plant aboveground biomass, (e) plant species richness and (f) plant species evenness ($e = H/S$, where H is Shannon diversity and S is species richness). Data on bare soil cover percentage (bs) and plant aboveground biomass (pab) were used to calculate a grassland canopy openness index (co: bs/pab), as we

assume that with more bare soil cover and less plant biomass, the ecosystem canopy would be more open.

Soil temperature (°C; at 1 cm in depth), and soil surface relative humidity (%) were accessed with a thermohygrometer device during daytime under dry weather conditions (e.g. not on rainy days). We took three measurements of temperature and humidity at three equidistant sites (more than 3 m apart) inside the plots. Paired plots were sampled always at the same time, but different blocks were sampled at different time intervals (e.g. up to 2 hours of difference). In case of statistical analysis not considering the blocking factor, we normalized temperature and humidity data values within each block to make them all comparable (see Statistical analysis).

Bare soil cover (%), plant species richness, evenness and biomass were evaluated in five 1 m² quadrats randomly distributed in each plot, and the average of each of these variables was used as descriptor for each plot and sampling date. Bare soil percentage cover was visually estimated, and the biomass (g/m², green and dead) was estimated by cutting, oven-drying (at 60°C for 72 h) and weighting total aboveground biomass of the quadrats. The results for plant biomass and plant species richness have been presented and discussed in detail in Podgaiski *et al.* (2013); here we use these variables, but do not present the data in detail.

STATISTICAL ANALYSIS

We undertook statistical analysis in two steps. First we performed exploratory ordination to investigate how the ecological processes as detritivory and litter decay were related to each other, to the soil fauna, and to the habitat characteristics across treatments and time. We performed a Principal Component Analysis (PCA) with Euclidean distances between sampling units, calculated on the matrix of experimental plots described by

different sets of variables. We present bi-plots of the component scores on the first two main axes for each sampling period. We used the MULTIV software (Pillar 2004).

For PCA we considered the following variables describing the plots before fire: detritivory (mean % consumed holes in all bait-lamina sticks); litter decay (mean % of mass loss after 38 days), soil temperature and humidity (normalized plot data within each block), canopy openness index (Co), plant species richness (data from Podgaiski *et al.* 2013) and plant species evenness. For the analysis one month a.f. we considered detritivory, litter decay (% mass loss after 38 days), soil temperature and humidity, and soil fauna density (Log x+1 of Acari and Collembola abundance). For the analysis of the data collected between 6 and 9 months a.f. we considered detritivory, litter decay (% mass loss between 38 and 182 days), soil temperature and humidity, canopy openness index, plant species richness, plant species evenness, and soil fauna density. We assume that the 2-3 months mismatch in the sampling dates of the canopy openness index, plant evenness and richness, and the other parameters has not harmed the detection and interpretation of potential relationships, due to little vegetation growth between May and August, which is southern hemisphere winter. Finally, after 12 months, the variables used in ordination were detritivory, litter decay (% mass loss between 182 and 368 days), and soil temperature and humidity. Further, we calculated a Pearson correlation matrix between all variables pairwise for each sampling period.

Secondly, we tested all the variables independently for differences between treatments. We used ANOVA in blocks using time as repeated measure with permutation test (1000 permutations) comparing treatments concerning [1] leaf-litter mass remaining in litter bags (%); [2] detritivory (% of hole consumption in bait-lamina in soil surface and belowground); [3] soil temperature (C°); [4] soil surface relative humidity (%); [5] soil fauna density (Log x+1 of Acari and Collembola individuals abundance); [6] canopy openness index (Co); and [7] plant species evenness. Additionally, we searched for

differences between treatments within each sampling date with ANOVA in blocks (1000 permutations). All analyses were performed using R (R Development Core Team 2012).

Results

RELATIONSHIPS BETWEEN VARIABLES ACROSS TREATMENTS AND TIME

Before fire, litter mass loss presented a positive correlation with the detritivory process ($r=0.61$; $p=0.02$) and with plant species evenness ($r=0.69$; $p<0.001$); PCA of experimental plots described by soil processes and habitat variables did not distinguish between control and burned plots (Fig. 2A). At 1 and 6-9 months a.f., plots with different fire treatments were clearly separated along the first ordination axis (Fig 2B and C). At 1 month a.f., detritivory was positively correlated with soil fauna density ($r=0.52$; $p=0.05$) and soil surface humidity ($r=0.62$; $p=0.02$), while decreasing with increasing soil temperature ($r=-0.53$; $p=0.05$). At 6-9 months a.f., we found a positive correlation between canopy openness index and litter mass loss ($r=0.65$; $p=0.01$). Groups of experimental units cannot be discriminated anymore in the ordination of data collected 12 months a.f. (Fig. 2D). The complete correlation matrix between variables for each sampling period is presented in Supporting Information 1.

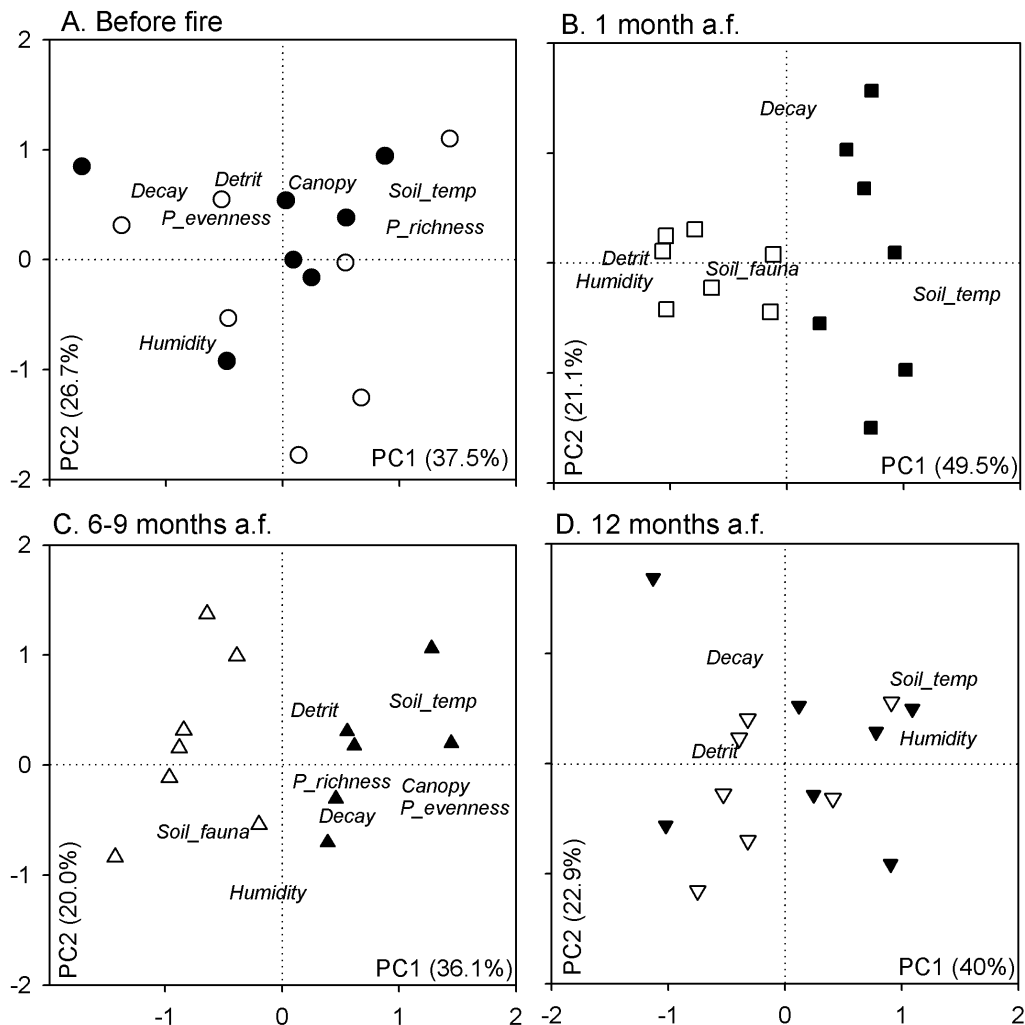


Fig.2. PCA biplot diagram based on the correlation matrix of ecological processes, soil fauna density and habitat characteristics across different fire treatments and time (A-D). Only the first two main axes are shown. Open circles identify control (unburned) plots and black circles the burned plots. Variables are abbreviated as follows: Detrit= % consumed holes in all bait-laminae; Decay= % litter mass loss; Soil_fauna= Log (x+1) of soil fauna abundance; Soil_temp= soil temperature data normalized inside each experimental block; Humidity= soil surface humidity data normalized inside each experimental block; Canopy= canopy openness index (Co); P_richness= plant species richness; P_evenness= plant species evenness. The variance explained by principal components 1 and 2 are shown in parentheses.

DETRITIVORE ACTIVITY

There was interaction between treatment and time regarding soil surface detritivory ($P < 0.001$). Fire had a negative effect on the soil surface fauna feeding activity 1 month a.f.

(Fig. 3A), as the percentage of bait consumption in this stratum decreased significantly when compared to the control. No fire effects were found for the other periods a.f. The biological activity belowground was not affected by fire (Fig. 3B), but changed through time ($P=0.019$). Supporting the results of only short time fire effects on soil surface detritivory, we also found decreased soil fauna densities at burned sites 1 month a.f. (Fig. 3C). At 6-7 months a.f. the densities of these invertebrates did not differ anymore between treatments.

LEAF LITTER DECAY

The interaction between treatment and time was significant for leaf-litter mass remaining in litter bags ($P=0.01$). At 1 month a.f., there was no significant difference between treatments, but after 6-7 months and 12 months less litter mass remained in litter bags in burned plots than in control plots (Fig. 3D). Also, the percentage difference in litter mass loss between treatments was held constant over the last two sampling dates: 13.6% and 13.4% less litter mass in burned plots at 6-7 months, and 12 months a.f. respectively.

Only a small number of soil macroinvertebrates ($n=103$) was found colonizing litter bags in the whole experiment (37.8% ants, 14.5% spiders, 11.6% hemipterans). As these most frequent organisms are probably not directly involved in litter detritivory, they were not used in the analyses to explain litter decay or detritivory.

HABITAT VARIABLES

There was no significant effect of treatments on soil temperature, though soil temperature, as expected, varied among the sampling dates ($P<0.001$; Fig. 4A). An interaction was found between the effects of treatment and sampling time for soil surface relative humidity ($P=0.042$); humidity was significantly lower in burned plots 1 month a.f. (Fig. 4B), but did not differ between treatments at 6-7 and 12 months a.f. Fire consumed

the vegetation biomass in the experimental plots almost completely, with only some partially unburned individuals of *E. horridum* (Apiaceae) remaining. After approximately 9 months, burned plots still had increased canopy openness (Fig. 4C), and presented higher evenness than control plots (Fig. 4D).

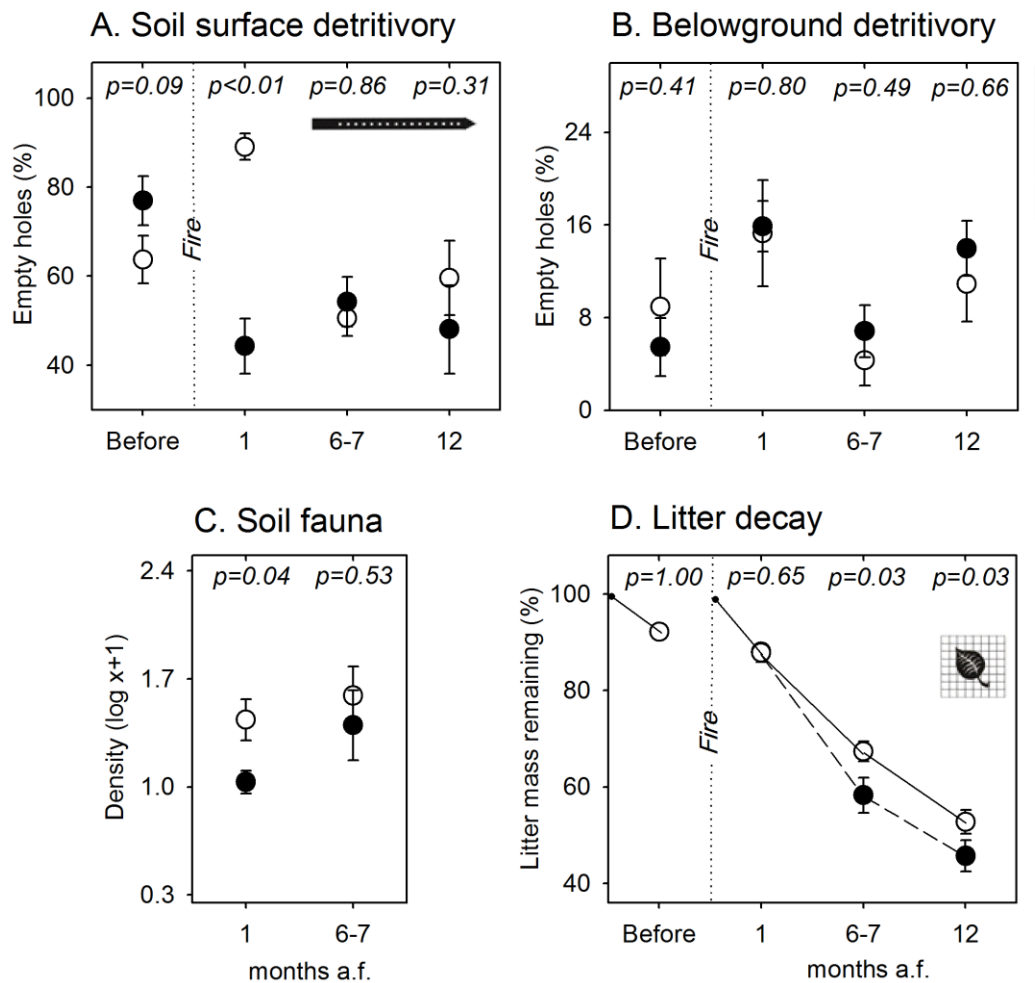


Fig.3: Average (\pm standard errors) for the soil fauna feeding activity represented by the percentage of empty holes in bait-lamina on the soil surface (A), and belowground (B); density of soil fauna (C); and percentage of leaf-litter mass remaining in litter bags (D) in experimental burned and control plots before and after fire. Open circles identify control plots and black circles burned plots. Some black circles are hidden by open circles. Probability values from ANOVA in blocks ($n=7$) with permutation tests are shown.

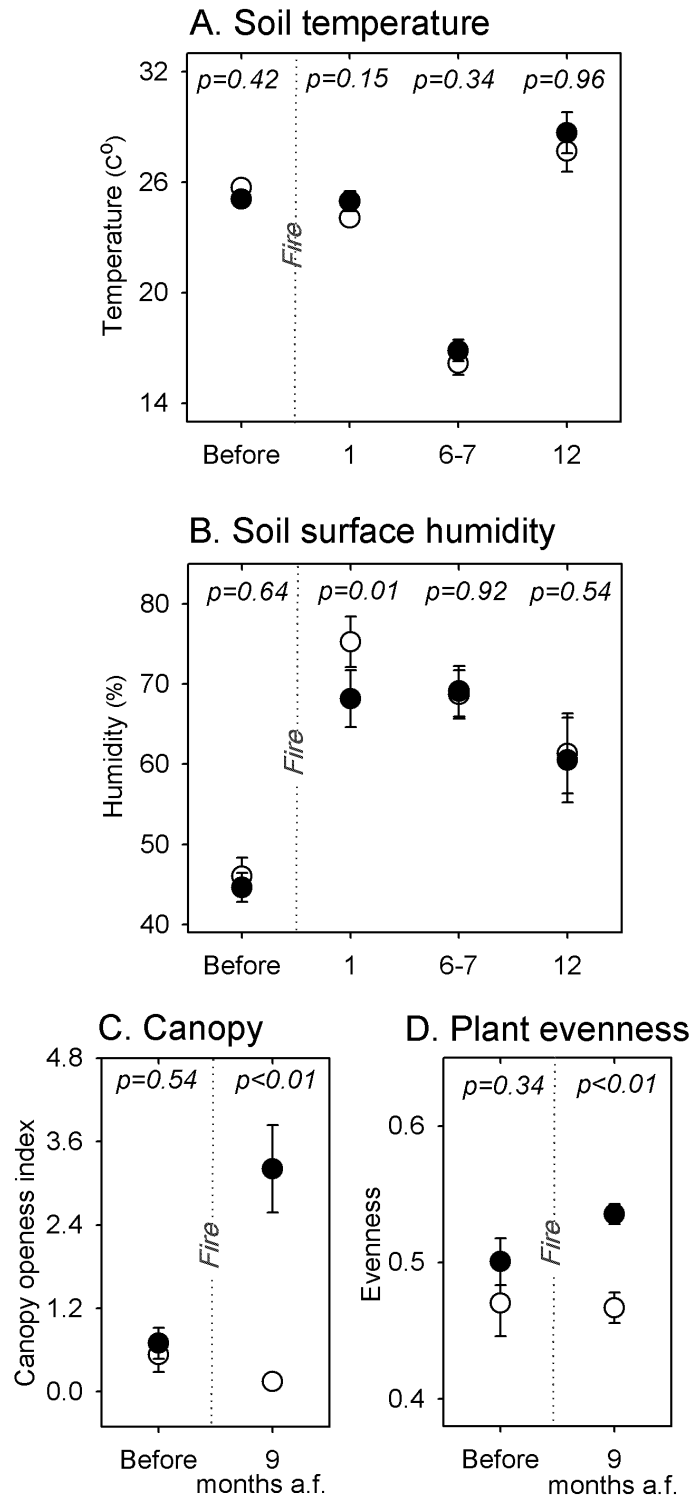


Fig.4. Average (\pm standard errors) of soil temperature (A), soil surface humidity (B), canopy openness index (C), and plant species evenness (D) in experimental burned and control plots before and after fire. Open circles identify control plots and black ones burned plots. Probability values from ANOVA in blocks ($n=7$) with permutation tests are shown.

Discussion

It is well known that grazing and fire are key management factors for grassland conservation, especially for the *Campos* (e.g. Overbeck *et al.* 2007). Grassland abandonment, i.e. situations where neither grazing nor burning takes place, usually leads to the reduction of plant species richness and evenness, mainly affecting forbs, which became outcompeted by the dominant C₄ tussock grasses, and to the accumulation of dead biomass (Overbeck *et al.* 2005). Additionally, the suppression of disturbances may lead to decreased soil carbon stocks (Knicker *et al.* 2012), shrub encroachment and, depending on the availability of nearby seed sources, to forest expansion (e.g. Oliveira & Pillar, 2004; Behling *et al.* 2007; Müller *et al.* 2012). Despite the growing body of studies on the effect of fire on *Campos* ecosystems (Overbeck *et al.* 2005, 2006; Overbeck & Pfadenhauer 2007; Fidelis *et al.* 2010, 2012; Müller *et al.* 2012), arthropod communities (e.g. Podgaiski *et al.* 2013), and soil properties (Vogelmann *et al.* 2012), to date, soil ecological processes are poorly known (Knicker *et al.* 2012). Our results suggest that detritivory by soil fauna and decaying of surface litter are affected by grassland burns and/or by the habitat changes induced by fire, but will recover rapidly following reestablishment of vegetation cover.

Negative fire effects on soil fauna activity are known to be much stronger at the soil surface than belowground since exposition of the soil fauna to high temperatures in the soil is minimal (e.g. Miranda *et al.* 1993; Auld & Bradstock 1996). Detritivory rates were lower in burned plots one month a.f. on the soil surface, but reached the values of the control plots by the time of the next sampling (6-7 months a.f.), which is an indication of resilience. Vogelmann *et al.* (2012) found altered soil hydro-physical properties in the soil surface of recently burned grasslands (i.e. decreased air permeability and increased water repellency), which was restored to pre-burn conditions in less than 6 months, corroborating our findings. The soil surface fauna has reduced mobility and may have been consumed by fire during litter layer combustion, hence displaying reduced abundances and activity at an early post-

fire period (Swengel 2001; Dawes-Gromadzki 2007). Also, as fire consumed the dense biomass that covered the soil, offering shading and buffering microclimate, the habitat turned more extreme, due to higher exposition to sunlight, changed evapotranspiration and altered water availability, potentially filtering out drought- and UV-sensitive invertebrate species (Lensing *et al.* 2005; Verhoef *et al.* 2000). A number of studies have produced empirical evidence to support that feeding activity of soil fauna is highly dependent on soil microclimate, increasing with humidity, and on suitable soil temperature (Rozen *et al.* 2010; André *et al.* 2009; Gongalsky *et al.* 2008). Thus, it is expected that only after the amelioration of microhabitat conditions the soil surface fauna diversity will be restored.

Detritivory by soil invertebrates is an ecological process with recognized importance for the maintenance of the integrity of terrestrial ecosystems (Bardgett & Chan 1999; Wardle 1999; Lavelle *et al.* 2006). Soil faunal detritivory rates, as determined by the bait-lamina assay, correlated to soil fauna density (Acari and Collembola) in our experimental plots at 1 month a.f., i.e. where densities were reduced, the surface feeding activity was also reduced. Such correlation is particularly difficult to find outside controlled laboratory conditions (Rozen *et al.* 2010; Gongalsky *et al.* 2003), but apparently can be found along environmental gradients, as in our case, considering contrasting environmental conditions across fire treatments. Our results also revealed a correlation between detritivory and litter decay rates, but this time in non-disturbed grasslands, suggesting that in patches that are more favorable to detritivores, litter decay is also faster, as a possible indicative of the participation of these organisms into the process. After fire, this correlation was disrupted, likely due to the modification of abiotic properties, which promoted a much larger variability in litter decay rates.

We detected increased litter decay in burned grassland patches, probably due to a major contribution of abiotic processes in these areas. Solar radiation possibly had begun to assist litter mass loss through photodegradation in burned patches during the first months

after fire, when almost no plant cover existed and the summer sun radiation reached its highest intensity. Summer time is commonly associated with tropical storms and high speed winds in the study region (INMET 2013), which may have helped to increase mass loss by leaching and fragmenting litter in the open recently burned environment. During the process of vegetation recovery, abiotic drivers probably kept influencing litter decay in burned patches at least until 9 months a.f. since vegetation biomass, evenness, and the canopy openness were increased in these sites up to this period (Podgaiski *et al.* 2013). Evenness has showed to be an important structural variable even in undisturbed grasslands before fire, as it was positively correlated to litter mass loss.

Although not traditionally included in models of litter decomposition in terrestrial ecosystems, photodegradation demonstrably contributes to litter mass loss in a wide range of grasslands (Brandt *et al.* 2010). King *et al.* (2012) show that increasing litter exposure to solar radiation leads to an increase in mass loss of about 23% across many studies. The mechanisms behind the accelerated mass loss are still poorly understood, but engage general principles of photochemistry as direct and indirect photolysis that fragment molecules (e.g. lignin) into low molecular weight organic compounds and generate products as CO₂ (Rutledge *et al.* 2010). Such direct loss of carbon to the atmosphere through photochemical mineralization represents a short-circuit in the carbon cycle (Austin & Vivanco 2006). The molecular fragmentation of litter in its turn increases litter solubility and leaching as well as biodegradability by decomposers, by making litter nitrogen more easily available (Foereid *et al.* 2010; Feng *et al.* 2011; King *et al.* 2012).

Henry *et al.* (2008) found that decomposition of sun-exposed grass litter in California grasslands was more than twice as high as decomposition from shaded litter. These authors associate this outcome mostly to the lignin photodegradation which makes litter more vulnerable to biological degradation throughout the following wet season. Microbial and photodegradation seems to be separated in time in the semi-arid-zone because UV radiation

is probably harmful for microbes (Hughes *et al.* 2003; Foereid *et al.* 2010). In our case, we suggest that light exposure in burned patches made litter more degradable and thus that the first months after fire may have acted as a “pre-treatment” of litter for microbial and detritivoral degradation after recovery of these groups. The divergence between burned and control patches concerning litter decay rates occurred between 1 and 6-7 months a.f. (Fig. 3A), the period in which surface detritivory indeed recovered (Fig. 3B). This hypothesis however should be tested in future experiments. Therefore, we recognize that the mechanisms of mass loss facilitation in burned plots ceased up to one year a.f., since the differential proportions of decomposition rates between treatments remained the same by this time when compared to the previous sampling date i.e. around 13.5% of difference (Fig. 3D).

In this study, we have not addressed the potential fire-induced changes in litter quality and production, which are also important dimensions of nutrient cycling, because we assumed they were not significant to our study scale. We have experimentally assessed surface litter decay considering a plant litter mixture from the control area, assuming that this type of litter drop down into burned patches, or/and that litter produced in such patches have similar species composition to unburned ones. Modification on the litter nutrients (e.g. C:N ratio) is more likely to happen, on the long run, in ecosystems under frequent fire regimes, e.g. when in the long term burns reduce soil N availability (Brennan *et al.* 2009; Hernández & Hobbie 2008), and in plant community that undergo compositional shifts (Hooper *et al.* 2005; Wardle *et al.* 2006). Both of these cases do not apply to our study case, as we had a single fire event that likely did not persistently change soil nutrients and the composition of plant species (Overbeck *et al.* 2005; Podgaiski *et al.* 2013).

CONCLUSIONS

We were interested on how ecological processes as soil fauna detritivory and litter decomposition are affected by grassland burns and on their relationships with fire-induced habitat changes over time. Our results indicate that fire reduces soil surface detritivory in the short-term because of direct soil fauna mortality and/or indirectly by changing microenvironmental conditions as temperature and humidity. On the other hand, fire accelerates the decaying of surface litter, probably by inducing shifts in decomposition drivers. While decomposition is directly correlated to the soil organism activity and plant evenness in the ecosystem before fire, canopy openness in burned patches seems to facilitate the action of abiotic factors. Overall, this study brings insights regarding drivers of soil ecological processes at local scales in subtropical grasslands.

Acknowledgments

We thank Embrapa Pecuária Sul for financial support on the fabrication of litter bags and bait-laminae. The project was supported by grants from CNPq, Brazil, to Valério Pillar (479083/2008-8 and 306573/2009-1). Luciana Podgaiski and Fernando Joner received PhD Scholarships from CAPES, Brazil.

References

- Aerts R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**, 439-449.
- André S. C., Antunes F. & Gonçalves R. P. (2009) Bait-lamina assay as a tool to assess the effects of metal contamination in the feeding activity of soil invertebrates within a uranium mine area. *Environ. Pollut.* **157**, 2368-2377.

- Auld T. A. & Bradstock R. A. (1996) Soil temperatures after the passage of a fire: do they influence the germination of buried seeds? *Aust. J. Ecol.* **21**, 106-109.
- Austin A. T. & Vivanco L. (2006) Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* **442**, 555-558.
- Araujo P. I., Yahdjian L. & Austin A. T. (2012) Do soil organisms affect aboveground litter decomposition in the semiarid Patagonian steppe, Argentina? *Oecologia* **168**, 221-230.
- Bardgett R. D. & Chan K. F. (1999) Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biol. Biochem.* **31**, 1007-1014.
- Behling H., Pillar V. D., Müller S. C. & Overbeck G. E. (2007) Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: Implications for conservation. *Appl. Veg. Sci.* **10**, 81-90.
- Boldrini I. I. (1997) Campos do Rio Grande do Sul: caracterização fisionômica e Problemática ocupacional. *Boletim do Instituto de Biociências* **56**, 1-39.
- Bond W. J. & Keeley J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 387-394.
- Brandt L. A., King J. Y., Hobbie S. E., Milchunas D. G. & Sinsabaugh R. L. (2010) The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. *Ecosystems* **13**, 765-781.
- Brennan K. E. C., Christie F. J. & York A. (2009) Global climate change and litter decomposition: more frequent fire slows decomposition and increases the functional importance of invertebrates. *Glob. Change Biol.* **15**, 2958-2971.
- Callahan M. A. Jr., Blaira J. M., Todd T. C., Kitchen D. J. & Whiles M. R. (2003) Macroinvertebrates in North American tallgrass prairie soils: effects of fire, mowing, and fertilization on density and biomass. *Soil Biol. Biochem.* **35**, 1079-1093.
- Cornwell W. K., Cornelissen J. H. C., Amatangelo K. *et al.* (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* **11**, 1065-1071.
- Dawes-Gromadzki T. Z. (2007) Short-term effects of low intensity fire on soil macroinvertebrate assemblages in different vegetation patch types in an Australian tropical savanna. *Aust. Ecol.* **32**, 663-668.

- Feng X., Hills K. M., Simpson A. J., Whalen J. K. & Simpson M. J. (2011) The role of biodegradation and photo-oxidation in the transformation of terrigenous organic matter. *Org. Geochem.* **42**, 262-274.
- Fidelis A., Cartay M. D. D., Blanco C. C., Müller S. C., Pillar V. D. & Pfadenhauer J. (2010) Fire intensity and severity in Brazilian campos grasslands. *Interciencia* **35**, 739-745.
- Fidelis A., Blanco C. C., Müller S. C., Pillar V. D. & Pfadenhauer J. (2012) Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *J. Veg. Sci.* **23**, 552-562.
- Focht T. & Pillar V. D. (2003) Spatial patterns and relations with site factors in a Campos grassland under grazing. *Braz. J. Biol.* **63**, 423-436.
- Foereid B., Bellarby J., Meier-Augenstein W. & Kemp H. (2010) Does light exposure make plant litter more degradable? *Plant Soil* **333**, 275-285.
- Gongalsky K. B., Pokarzhevskii A. D., Savin F. A. & Filimonova Zh. V. (2003) Spatial distribution of animals and variation in their trophic activity measured using the bait-lamina test in sod-podzolic soil under a spruce forest. *Russ. J. Ecol.* **34**, 395-404.
- Gongalsky K. B., Pokarzhevskii A. D., Filimonova Zh. V. & Savin F. A. (2004) Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north-south gradient in Russia. *Appl. Soil Ecol.* **25**, 111-122.
- Gongalsky K. B., Persson T. & Pokarzhevskii A. D. (2008) Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test. *Appl. Soil Ecol.* **39**, 84-90.
- Hättenschwiler S., Tiunov A. V. & Scheu S. (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36**, 191-218.
- Helling B., Pfeiff G. & Larink O. (1998) A comparison of feeding activity of collembolan and enchytraeid in laboratory studies using the bait-lamina test. *Appl. Soil Ecol.* **7**, 207-212.
- Henry H. A. L., Brizgys K. & Field C. B. (2008) Litter decomposition in a California Annual Grassland: interactions between photodegradation and litter layer thickness. *Ecosystems* **11**, 545-554.
- Hernández D. L. & Hobbie S. E. (2008) Effects of fire frequency on oak litter decomposition and nitrogen dynamics. *Oecologia* **158**, 535-543.
- Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J. *et al.* (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecol. Monog.* **75**, 3-35.

Hughes K. A., Lawley B. & Newsham K. K. (2003) Solar UV-B radiation inhibits the growth of antarctic terrestrial fungi. *Appl. Environ. Microbiol.* **69**, 1488-1491.

INMET. 2013. Instituto Nacional de Meteorologia: *Mapa de condições registradas*. Available online at <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/mapasCondicoesRegistradas>.

Joner F., Specht G., Müller S. C. & Pillar V. D. (2011) Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. *Oikos* **120**, 1420-1426.

King J. Y., Brandt L. A. & Adair E. C. (2012) Shedding light on plant litter decomposition: advances, implications and new directions in understanding the role of photodegradation. *Biogeochem.* **111**, 57-81.

Knicker H., Nikolova R., Dick D. P. & Dalmolin R.S.D. (2012) Alteration of quality and stability of organic matter in grassland soils of Southern Brazil highlands after ceasing biannual burning. *Geoderma* **181-182**, 11-21.

Kratz W. (1998) The bait-lamina test – general aspects applications and perspectives. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **5**, 94-96.

Lavelle P., Blanchart E., Martin A. *et al.* (1993) A hierarchical model for decomposition in the terrestrial ecosystem: application to soil in the humid tropics. *Biotropica* **25**, 130-150.

Lavelle P., Decaëns T. & Aubert M. (2006) Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur. J. Soil Biol.* **42**, 3-15.

Lensing J. R., Todd S. & Wise D. H. (2005) The impact of altered precipitation on spatial stratification and activity-densities of springtails (Collembola) and spiders (Araneae). *Ecol. Entomol.* **30**, 194-200.

Miranda A. C., Miranda H., Dias O. D. F. & Dias B. F. D. S. (1993) Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* **9**, 313-320.

Moreno J. A. (1961) *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Müller S. C., Overbeck G. E., Pfadenhauer J. & Pillar V. D. (2012) Woody species patterns at forest-grassland boundaries in southern Brazil. *Flora* **207**, 586-598.

Neary D. G., Klopatek C. C., DeBano L. F. & Ffolliott P. F. (1999) Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *For. Ecol. Manage.* **122**, 51-71.

Oliveira J. M., Pillar V. D. (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and *Araucaria* forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Com. Ecol.* **5**, 197-202.

- Overbeck G. E., Müller S. C., Pillar V. D. & Pfadenhauer J. (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *J. Veg. Sci.* **16**, 655-664.
- Overbeck G. E., Müller S. C., Pillar V. D. & Pfadenhauer J. (2006) No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecol.* **184**, 237-243.
- Overbeck G. E., Müller S. C., Fidelis A. *et al.* (2007) Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **9**, 101-116.
- Overbeck G. E. & Pfadenhauer J. (2007) Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora* **202**, 27-49.
- Pancotto V. A., Sala O. E., Robson T. M. & Scopel A. L. (2005) Direct and indirect effects of solar ultraviolet-B radiation on long-term decomposition. *Glob. Change Biol.* **11**, 1982-1989.
- Peel M. C., Finlayson B. L. & McMahon T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* **11**, 1633-1644.
- Pillar V. D. & Quadros F. L. F. (1997) Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. *Coenoses* **12**, 119-126.
- Pillar, V. D. (2004) MULTIV: multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling: user's guide, UFRGS, Porto Alegre.
- Podgaiski L. R., Joner F., Lavorel S. *et al.* (2013) Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. *Plos One* **8**, 1-11.
- Podgaiski L. R., Silveira F. S. & Mendonça Jr M. S. (2011) Avaliação da Atividade Alimentar dos Invertebrados de Solo em Campos do Sul do Brasil – Bait-Lamina Test. *EntomoBrasilis* **4**, 108-113.
- R Development Core Team. (2012) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available online at <http://www.R-project.org>.
- Rheinheimer D. S., Santos J. C. P., Fernandes V. B. B., Mafra A. L. & Almeida J. A. (2003) Modificações nos atributos químicos de solo sob campo nativo submetido à queima. *Ciência Rural* **33**, 49-55.
- Rozen A. (2010) Soil faunal activity as measured by the bait-lamina test in monocultures of 14 tree species in the Siemianice common-garden experiment, Poland. *Appl. Soil Ecol.* **45**, 160-167.
- Rutledge S., Campbell D. I., Baldocchi D. & Schipper L. A. (2010) Photodegradation leads to increased carbon dioxide losses from terrestrial organic matter. *Glob. Change Biol.* **16**, 3065-3074.

- Spence R. J. & Baxter G. S. (2006) Effects of fire on the structure and composition of open eucalypt forests. *Austral Ecol.* **31**, 638-646.
- Swengel A. B. (2001) A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodivers.Conserv.* **10**, 1141-1169.
- Throop H. L. & Archer S. R. (2007) Interrelationships among shrub encroachment, land management, and litter decomposition in a semidesert grassland. *Ecol. Appl.* **17**, 1809-1823.
- Trindade J. P. P. & da Rocha M. G. (2001) Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do fogo. *Ciência Rural* **31**, 1057-1061.
- van Gestel C. A. M., Kruidenier M. & Berg M. P. (2003) Suitability of wheat straw decomposition, cotton strip degradation and bait-lamina feeding tests to determine soil invertebrate activity. *Biol. Fertil. Soils* **37**, 115-123.
- von Törne E. (1990) Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-test. *Pedobiol.* **34**, 89-101.
- Verhoef H. A., Verspagen J. M. H. & Zoomer H. R. (2000) Direct and indirect effects of ultraviolet-B radiation on soil biota, decomposition and nutrient fluxes in dune grassland soil systems. *Biol. Fertil. Soils* **31**, 366-371.
- Vogelmann E. S., Reichert J. M., Prevedello J., de Barros C. A. P. de Quadros F. L. F. & Mataix-Solera J. (2012) Soil hydro-physical changes in natural grassland of southern Brazil subjected to burning management. *Soil Res.* **50**, 465-472.
- Wall D. H., Bradford M. A., St. John M. G. *et al.* (2008) Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate dependent. *Glob. Change Biol.* **14**, 2661-2677.
- Wardle D. A. (1999) How soil food webs make plants grow. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 418-420.
- Wardle D. A., Yeates G. W., Barker G. M. & Bonner K. I. (2006) The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biol. Biochem.* **38**, 1052-1062.
- White P. S. & Jentsch A. (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Prog. Bot.* **62**, 399-449.
- Wieder R. K. & Lang G. E. (1982) A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* **63**, 1636-1642.

Supporting Information 1. Pearson correlation values (bottom/left in white) and probability values (top/right in grey) for comparison between all variables pairwise for each sampling period. See the Methods section for further information on the variables, and legend of Fig.1 for abbreviations. Bold values indicate significant correlation ($P < 0.05$).

	1	2	3	4	5	6	7	8
	Detrit	Decay	Soil_temp	Humidity	Canopy	P_richness	P_evenness	Soil_fauna
Before fire sampling								
1	0	0.020	0.972	0.706	0.274	0.228	0.288	-
2	0.613	0	0.505	0.715	0.577	0.475	0.006	-
3	-0.010	-0.195	0	0	0.460	0.054	0.703	-
4	0.111	0.107	-0.834	0	0.715	0.035	0.756	-
5	0.314	0.163	0.215	-0.107	0	0.964	0.501	-
6	-0.344	-0.208	0.526	-0.566	-0.013	0	0.757	-
7	0.306	0.693	-0.112	0.091	-0.196	-0.091	0	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-
1 month after fire sampling								
1	0	1.000	0.053	0.017	-	-	-	0.054
2	0	0	0.618	0.608	-	-	-	0.986
3	-	-0.146	0	0.003	-	-	-	0.508
4	0.526	0.623	-0.150	-0.727	0	-	-	0.340
5	-	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-
8	0.525	0.005	-0.193	0.276	-	-	-	0
6-9 month after fire sampling								
1	0	0.965	0.588	0.368	0.932	0.573	0.399	0.808
2	0.013	0	0.354	0.906	0.012	0.838	0.218	0.852
3	0.159	0.268	0	0.069	0.036	0.475	0.070	0.095
4	-0.261	0.035	-0.500	0	0.783	0.706	0.305	0.531
5	-0.025	0.652	0.563	0.081	0	0.301	0.010	0.335
6	0.165	0.060	0.208	0.111	0.298	0	0.044	0.915
7	0.245	0.352	0.498	0.295	0.661	0.546	0	0.251
8	0.072	0.055	-0.464	0.183	-0.278	-0.032	-0.329	0
12 month after fire sampling								
1	0	0.484	0.451	0.496	-	-	-	-
2	0.204	0	0.751	0.486	-	-	-	-
3	-0.219	-0.093	0	0.336	-	-	-	-
4	-0.199	-0.203	0.278	0	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-

Instruções aos autores, *Austral Ecology*

Online submission- *Austral Ecology* uses ScholarOne Manuscripts for online submission and peer review. To submit a manuscript, please follow the instructions below.

Submitting your manuscript

1. Go to the *Austral Ecology* ScholarOne homepage (<http://mc.manuscriptcentral.com/aec>).
2. Log-in and select 'Author Centre', then click 'Submit a Manuscript' in the menu bar.
3. Enter data and answer questions as appropriate, and click 'Next' on each screen to save your work and advance to the next screen.
4. To upload your files:
 - Click 'Browse' and locate the file on your computer.
 - When you have selected all files you wish to upload, click 'Upload Files'.

5. Review your submission (in PDF format) before sending. Click 'Submit' when you are finished reviewing.

You may suspend a submission at any stage in the submission process, and save it to submit later. After submission, you will receive a confirmation email. You can also access ScholarOne any time to check the status of your manuscript. You will be contacted by email once a decision has been made.

Authors are encouraged to visit Wiley's Author Services, which details further information on the preparation and submission of articles and figures: <http://authorservices.wiley.com/bauthor/>.

Word limits. There is a word limit of 300 words for the abstract and of 7,500 words for the rest of the text including the reference list and citations.

Acceptance. The acceptance criteria for all papers include the quality and originality of the research and its significance to our readership. Except where otherwise stated, manuscripts are peer reviewed by at least two anonymous reviewers and the Editor. The Editorial Board reserves the right to refuse any material for publication and advises that authors should retain copies of submitted manuscripts and correspondence. Final acceptance or rejection rests with the Editorial Board.

Criteria used for accepting a manuscript. 1. Normally the paper should relate to ecosystems in the Southern Hemisphere, although general theoretical papers are acceptable, as are those with a Northern Hemisphere basis, but that have implications for Southern Hemisphere ecosystems. 2. The paper can describe studies in terrestrial, aquatic or marine habitats. They can be at a local, regional or global scale but should be set in a broad ecological context, and contribute new information towards some general question. Specifically, we do not publish papers that simply describe an ecosystem or a local ecological pattern. Nor do we publish papers that ask ecological questions that are only relevant to some local region (e.g. how does fire affect plant communities in the Mount Lofty Ranges, South Australia), although local studies that can make new contributions to broader generalizations can be accepted. 3. A review paper should not just list all of the relevant publications but should provide insights, by some novel synthesis or analysis, of trends that can be revealed from previously published research. 4. The paper should ask questions relating to the patterns observed in ecosystems, at the level of the individual organism, the population, the ecological community or the landscape. The study might be motivated by either basic or applied research questions. Sometimes those questions and the derived explanations will have relevance to ecosystem management issues, but the papers in *Austral Ecology* should focus on the science in the study. The results of the study might form the basis for management or policy recommendations, which should be submitted to alternative publishing outlets. 5. Papers can cover a broad range of ecological topics from landscape ecology and ecosystem dynamics to individual population dynamics and behavioural ecology. 6. The paper needs a logical structure with a specific question that is addressed by the methods and analysis. 7. Conclusions need to be supported by the results presented. 8. Studies need to be well supported by appropriate statistical analyses that are reported in sufficient detail to allow readers to assess the rigour of the conclusions. Where replication is impractical, the implications for interpretation should be acknowledged.

Preparation of manuscripts. All articles submitted to the journal must comply with these instructions. Failure to do so will result in return of the manuscript and possible delay in publication.

Manuscripts should be written so that they are intelligible to the professional reader who is not a specialist in the particular field. Where contributions are judged as acceptable for publication on the basis of scientific content, the Editor or the Publisher reserves the right to modify typescripts to eliminate ambiguity and repetition and improve communication between author and reader. If extensive alterations are required, the manuscript will be returned to the author for revision. *Covering letter.* Papers are accepted for publication in the journal on the understanding that the content has not been published or submitted for publication elsewhere. This must be stated in the covering letter. Papers describing experiments that involve procedures that could impact on the welfare of vertebrate animals must include a statement that the research has been approved by an appropriate animal welfare or ethics committee, and that it conforms to the national guidelines for animal usage in research.

Pre-submission English-language editing. Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the standard of English. Wiley English Language Editing Services offers English language, translation and formatting services. Please visit <http://wileyeditingservices.com/en/>. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Copyright. If your paper is accepted, the author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an email prompting them to login into Author Services; where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be able to complete the license agreement on behalf of all authors on the paper.

Style. Manuscripts should be double-spaced, and must include sequential line numbering except for tables and figures. New paragraphs should be indented. The hyphenation option should be turned off, including only those hyphens that are essential to the meaning. The journal uses UK spelling and authors should therefore follow the latest edition of the Concise Oxford Dictionary. All measurements must be given in SI units as outlined in the latest edition of Units, Symbols and Abbreviations: A Guide for Medical and Scientific Editors and Authors (Royal Society of Medicine Press, London). Abbreviations should be used sparingly and only where they ease the reader's task by reducing repetition of long, technical terms. Initially use the word in full, followed by the abbreviation in parentheses. Thereafter use the abbreviation. At the first mention of a chemical substance, give the generic name only. Trade names should not be used. **Parts of the manuscript.** Manuscripts should be presented in the following order: (i) title page, (ii) abstract and keywords, (iii) text, (iv) acknowledgements, (v) references, (vi) tables (each table complete with title and footnotes) and (vii) figures with figure legends. Footnotes to the text are not allowed and any such material should be incorporated into the text as parenthetical matter. **Title page.** The title page should contain: (i) the title of the paper, (ii) the full names of the authors, (iii) the addresses of the institutions at which the work was carried out, as well as the present address of any author if different from that where the work was carried out, and (iv) the full postal and email address, plus telephone number, of the author to whom correspondence about the manuscript, proofs and requests for offprints should be sent. The title should be short, informative and contain the major key words. A short running title (less than 40 characters, including spaces) should also be provided.

Abstract. Articles must have an abstract that states in 300 words or less the purpose, basic procedures, main findings and principal conclusions of the study. The abstract should not contain abbreviations or references. The names of organisms used should be given.

Keywords. Five key words should be supplied below the abstract for the purposes of indexing.

Text. Authors should use the following subheadings to divide the sections of their manuscript: Introduction, Methods, Results, Discussion, Species Nomenclature, Acknowledgements, References. These sections of the text should be less than 7,500 words. **Introduction.** This section should include sufficient background information to set the work in context. The aims of the manuscript, and why these aims are of broad ecological interest, should be clearly stated. The introduction should not contain either findings or conclusions.

Methods. This should be concise but provide sufficient detail to allow the work to be repeated by others.

Results. Results should be presented in a logical sequence in the text, tables and figures; repetitive presentation of the same data in different forms should be avoided. The results should not contain material appropriate to the Discussion. **Discussion.** This should consider the results in relation to any hypotheses advanced in the Introduction and place the study in the context of other work. Only in exceptional cases should the Results and Discussion sections be combined.

Species nomenclature. When the generic or specific name of the major study organism(s) is first used, the taxonomic family or affiliation should also be mentioned, both in the abstract and in the body of the text. Upon its first use in the title, abstract and text, the common name of a species should be followed by the scientific name (genus and species) in parentheses. However, for wellknown species, the scientific name may be omitted from the article title. If no common name exists in English, the scientific name should be used only. **Acknowledgements.** The source of financial grants and other funding should be acknowledged, including a frank declaration of the authors' industrial links and affiliations. The contribution of colleagues or institutions should also be acknowledged. **References.** The Harvard (author, date) system of referencing is used. Consult a recent issue of the journal for the referencing format.

Personal communications, unpublished data and publications from informal meetings are not to be listed in the reference list but should be listed in full in the text with a year date (e.g. A. Smith, unpublished data, 2000).

Tables. Tables should be self-contained and complement, but not duplicate, information contained in the text. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses; all abbreviations should be defined in footnotes. Footnote symbols: †, ‡, §, , should be used (in that order) and *, **, *** should be reserved for P values. The table and its legend/footnotes should be understandable without reference to the text. **Figures.** A figure legend should accompany each figure. All illustrations (line drawings and photographs) are classified as figures. Figures should be cited in consecutive order in the text. Magnifications should be indicated using a scale bar on the illustration.

Line figures should be supplied as sharp, black and white graphs or diagrams, drawn professionally or with a computer graphics package; lettering must be included and should be sized to be no larger than the journal text. Graphics should be supplied as high resolution (at least 300 dpi at the final size) files, saved in .eps or .tif format.

Figure legends. Legends should accompany each figure, be self-explanatory and incorporate definitions of any symbols used. All abbreviations and units of measurement should be explained so that the figure and its legend are understandable without reference to the text. (A letter stating copyright authorization should be provided if figures have been reproduced from another source.)

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Existe uma necessidade urgente em monitorar as respostas da biodiversidade e dos processos ecológicos a distúrbios e mudanças no uso da terra. Estudos têm indicado que o uso da abordagem funcional da biodiversidade, baseada em atributos funcionais, facilita a compreensão sobre a organização das comunidades, da funcionalidade dos ecossistemas, e desta forma, auxilia na identificação das suas relações com fatores ambientais. No **Capítulo I** desta tese- "*O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e por quê?*" eu revisei o que são atributos funcionais, como usá-los na descrição e monitoramento das comunidades de invertebrados terrestres frente a distúrbios e resalto a necessidade e a importância de estudos utilizando esta abordagem. Eu considero este manuscrito fundamental para aqueles que, assim como eu, usam os invertebrados como ferramentas de estudo em ecologia.

Nos dois capítulos seguintes da tese eu avanço no conhecimento relacionado a esta temática e apresento dois estudos de caso contemplando aspectos funcionais de invertebrados terrestres sob o efeito do fogo. Nos **Capítulos II** "*Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands*" e **III** "*Taxonomic and functional responses of Thysanoptera assemblages to grassland burning*" eu claramente corroboro esta onda crescente de estudos em ecologia funcional e empiricamente demonstro as inúmeras vantagens que esta abordagem trouxe para o monitoramento das comunidades de aranhas e tripes. De fato, se os aspectos funcionais destes grupos não tivessem sido contemplados, nenhum efeito do fogo teria sido constatado (!). No estudo com as aranhas todos os indivíduos da comunidade (1755) foram mensurados em atributos funcionais, sendo levada em consideração toda a variabilidade intra e interespecífica, e fenológica das comunidades. Já, no estudo com tripes atributos

funcionais foram descritos por espécies (48 spp.), assumindo-se que sua variação é sempre maior entre espécies do que dentro da mesma espécie. Nos dois casos encontrei padrões indicativos de filtragem ambiental de atributos, i.e. determinadas condições do ambiente selecionaram organismos com determinados conjuntos de atributos. Por exemplo, no primeiro mês após o fogo áreas queimadas, que ficaram extremamente simplificadas quanto a estrutura de habitats e recursos, apresentaram redução de aranhas construtoras de teias irregulares e de tripes fungívoros associados a serapilheira. Mas por outro lado, aranhas caçadoras da vegetação com quelíceras grandes e tripes fitófagos e associados a gramíneas foram beneficiados neste ambiente possivelmente atraídos pelo rápido rebrote e também florescimento da vegetação. Para aranhas, ainda verifiquei algumas associações muito interessantes com atributos funcionais de plantas (e.g. entre aranhas construtoras de teias orbiculares e plantas em formato de rosetas), convergência de atributos ao gradiente de biomassa induzido pelo fogo, e divergência de atributos ao gradiente de heterogeneidade da vegetação, indicativo de limitação de similaridade (i.e. aumento da coexistência de organismos funcionalmente diferentes e diminuição de competição).

O **Capítulo IV** da tese—*“Avaliação da atividade alimentar dos invertebrados de solo em Campos do Sul do Brasil – bait-lamina test”*, é sobre o uso pioneiro de uma técnica para avaliar diretamente as taxas de detritivoria por invertebrados de solo nos Campos Sulinos, e apresenta resultados base (e.g. melhor tempo e profundidade de exposição no solo *das bait-lamina*) para pesquisas subsequentes com a técnica. Pesquisadores interessados no uso do método em ecossistemas campestres do RS encontram um ponto de partida neste manuscrito e também algumas idéias para investigação (e.g. áreas pastejadas realmente apresentam processo de detritivoria menos eficiente?).

Por sua vez, o **Capítulo V** —*“Burning effects on detritivory and litter decaying processes in Campos grassland”* revelou diversos *insights* sobre os agentes modeladores dos processos ecológicos no sistema estudado. Verifiquei correlações positivas entre a atividade

de detritivoria e a decomposição de serapilheira em campos sem distúrbio, o que, de certa forma, é esperado mas dificilmente comprovado em estudos experimentais. A abundância dos organismos detritívoros, os processos de detritivoria e a umidade na superfície do solo foram reduzidos logo após o fogo, enquanto que o decaimento de serapilheira foi acelerado nas áreas queimadas possivelmente devido a maior ação de fatores abióticos, como a radiação solar.

Com esta tese espero estar contribuindo um pouco para o avanço do conhecimento sobre as respostas funcionais das comunidades de invertebrados e dos processos ecológicos ao distúrbio por fogo. Como já explicitado na Introdução e nos demais capítulos da tese, o fogo é uma importante força modeladora da biodiversidade em ecossistemas campestres do mundo todo. De uma maneira geral, com os experimentos de queima controlada desenvolvidos, constato que invertebrados terrestres e processos são sensíveis mas extremamente resilientes ao distúrbio nos Campos Sulinos, respondendo rapidamente as mudanças sucessionais da vegetação. Certamente as conclusões aqui encontradas são aplicadas às escalas espacial (manchas) e temporal (até um ano) avaliadas, mas trazem inúmeras novidades científicas ao campo da Ecologia de Comunidades e Ecossistemas de uma forma ampla. Tendo como base a escassez de trabalhos sobre efeito do fogo nos Campos Sulinos contemplando invertebrados e processos, sugiro que futuras pesquisas atuem em escalas espaciais maiores e em tempos amostrais diferentes dos avaliados aqui (e.g. justamente após o fogo, para comprovar taxas de mortalidade direta dos invertebrados, e também em período superior a um ano).

Vale a pena ressaltar que originalmente, também como parte integrante desta tese, havia a proposta de um capítulo especial fazendo a ligação direta entre atributos funcionais de invertebrados e sua influência em processos ecológicos. Neste caso, formigas e taxas de remoção de sementes em campos com ou sem fogo. Neste capítulo eu planejava a avaliar atributos resposta das formigas (aqueles que respondem diretamente ao fogo), e também

os atributos efeito (aqueles atributos que estariam influenciando o processo de remoção de sementes). Apesar de todos os dados e informações relevantes para a redação deste capítulo terem sido coletados durante o período do doutorado (e.g. organismos e processos amostrados, espécies de formigas identificadas nominalmente, atributos funcionais coletados por espécie em cada parcela experimental) e deste estudo demonstrar o importante elo de ligação da abordagem funcional com os processos ecossistêmicos, sob efeito do distúrbio, este artigo não encontrou-se pronto em tempo hábil para constituir parte desta tese. As análises estatísticas dos dados estão em andamento, assim como a redação do manuscrito, que será finalizado e publicado posteriormente.

Como frutos dos experimentos desenvolvidos para esta tese de doutorado, estão também a dissertação da mestrandia Camila S. Goldas, no PPG Ecologia (UFRGS), que avalia a diversidade funcional e taxônomica da ordem Hemiptera, e também a monografia de trabalho de conclusão de curso da graduanda Claire P.R. Ferrando, avaliando diversidade funcional e taxônomica da ordem Orthoptera. Ambos estudos estão considerando a medição de atributos funcionais em nível de indivíduos, e os artigos estão previstos para 2014.

