

Influência do pastejo na biodiversidade do ecossistema da pastagem

Moacyr Bernardino Dias-Filho e Joice N. Ferreira
Embrapa Amazônia Oriental, C.P. 48, 66017-970 Belém, PA, Brasil
moacyr@cpatu.embrapa.br, joice@cpatu.embrapa.br

1. Introdução

A biodiversidade refere-se à totalidade de variação nas formas de vida, em seus diversos níveis de organização, incluindo a diversidade genética, diversidade de espécies e diversidade de ecossistemas (Crawley 1997). Particularmente, em relação às espécies, a diversidade engloba dois aspectos fundamentais: a *riqueza*, que corresponde ao número de espécies presentes em determinada área, e a *equitabilidade*, que indica a homogeneidade na distribuição de indivíduos entre estas espécies (Magurran 2004). Desta forma, uma comunidade pode ser relativamente rica em espécies, porém ter baixa diversidade, se a maioria dos indivíduos pertencer a poucas espécies e muitas espécies tiverem ocorrência rara.

O fundamento teórico para os benefícios da biodiversidade é que as diferentes espécies têm habilidades distintas para ocupar nichos ecológicos, o que levaria à exploração dos recursos ambientais de forma mais completa (Spehn et al. 2005). No caso de agroecossistemas, em geral, tem-se discutido que a regulação interna do funcionamento desses ecossistemas seria parcialmente dependente da diversidade animal e vegetal (Altieri 1999). Para ecossistemas de pastagens, em particular, alguns estudos têm relacionado a biodiversidade com o aumento da produção de biomassa, da estabilidade do ecossistema, e da resistência a invasão de plantas daninhas (Soder et al. 2007, Tilman et al. 2001). No entanto, apesar da reconhecida importância da biodiversidade em ecossistemas agrícolas e naturais (Foley et al. 2005; Walcott 2004), tem-se argumentado que a relação positiva entre a biodiversidade e o funcionamento e a estabilidade do ecossistema ainda não é um fato universal e conclusivo (Thompson e Starzomski 2007). Portanto, existe a constatação da necessidade de avanço do conhecimento científico sobre o entendimento dos serviços ambientais providos pela biodiversidade, principalmente em ecossistemas agrícolas (Jackson et al. 2007).

Em pastagens, independentemente do papel desempenhado pela biodiversidade no funcionamento e estabilidade desse ecossistema, sabe-se que a cobertura vegetal é a base dessa biodiversidade, e que os animais herbívoros têm papel fundamental na dinâmica dessa vegetação por meio do pastejo (Olf e Ritchie 1998; Rook e Tallowin 2003). Assim, a herbivoria, principalmente aquela praticada por mamíferos ungulados, domésticos e selvagens, é reconhecida como importante modeladora da dinâmica da vegetação (Huntly 1991; Milchunas e Lauenroth 1993; Vavra et al. 2007). Dentre outros efeitos importantes, os herbívoros alteram a estrutura da vegetação (Gough e Grace 1998; Parsons e Dumont 2003), a sua composição (Milchunas et al. 1988; Augustine e McNaughton, 1998), a estabilidade (Sankaran e McNaughton, 1999) e a diversidade (Collins et al. 1998; Olf e Ritchie, 1998; Rook e Tallowing, 2003; Hickman et al. 2004; Bakker et al. 2006). Mais especificamente, o animal herbívoro influencia as taxas de recrutamento, crescimento e mortalidade das plantas por meio de processos correlacionados com habilidades competitivas, ou com características como a densidade e frequência dessas plantas.

Assim, os impactos dos herbívoros nas mudanças da vegetação podem ser tanto diretos como indiretos. Os impactos diretos são relacionados ao consumo da planta e a imediata queda na taxa de absorção de CO₂, água e nutrientes, por causa da redução na área e massa de folhas e raízes. Os impactos indiretos resultam das mudanças nas propriedades do solo, microclima, ciclagem de nutrientes e nas interações competitivas entre plantas. Assim, em razão da forte influência que os herbívoros podem exercer na dinâmica da diversidade vegetal, o manejo desses animais constitui-se em componente chave na restauração ou manutenção da biodiversidade em ecossistemas de pastagem.

A vasta maioria da literatura relativa à biodiversidade em áreas pastejadas diz respeito a pastagens naturais, semi-naturais, ou outras áreas naturais utilizadas para pastejo. Desse modo, o estudo da biodiversidade em pastagens plantadas (“artificiais”) tem sido desproporcionalmente negligenciado. Se considerarmos a biodiversidade como a composição da biota local, então as pastagens plantadas seriam obviamente ecossistemas (i.e., agroecossistemas) de biodiversidade relativamente baixa, principalmente quando comparadas com os ecossistemas naturais que originalmente ocupavam a área desses agroecossistemas (no caso do Brasil, principalmente Cerrado e Floresta tropical). No entanto, se levarmos em conta que o agroecossistema da pastagem plantada tenta “imitar” ou “copiar” ecossistemas naturais de pastagem, é possível perceber que, de certa forma, a biodiversidade agrícola ou agrobiodiversidade de pastagens plantadas se conecta com a biodiversidade de pastagens naturais, pois ambos visam os mesmos tipos de produtos (e.g., carne, leite), os quais resultam de processos biológicos. Dessa forma, muito dos efeitos do pastejo observados na biodiversidade de pastagens naturais, também podem, de certa forma, ser extrapolados para a agrobiodiversidade de pastagens plantadas.

No presente texto procuramos apresentar e discutir os principais efeitos e a importância do pastejo (principalmente por mamíferos ruminantes) em alguns componentes da biodiversidade de ecossistemas de pastagem. Grande parte das informações é baseada em pesquisas desenvolvidas em ecossistemas de pastagens naturais e semi-naturais. Alguns desses resultados, no entanto, também podem, dentro de um contexto mais geral, ser extrapolados para o ambiente de pastagens plantadas.

2. Mecanismos de alteração da biodiversidade por herbívoros em pastagens

O herbívoro vertebrado desempenha papel fundamental na construção da heterogeneidade do dossel e da comunidade vegetal da pastagem, alterando a sucessão e controlando as mudanças entre estados alternativos nos ecossistemas (Adler et al. 2001; Augustine e McNaughton 1998; Olf e Ritchie 1998; Rook e Tallowin, 2003; Seifan e Kadmon 2006; Vavra 2007). Mudanças na heterogeneidade espacial por causa do pastejo implicam em alterações na diversidade do habitat, trazendo como consequência transformações na diversidade da comunidade de consumidores, a qual abrange desde invertebrados até mamíferos (Dennis et al. 1998; Wallis de Vries et al. 2007). Alterações da heterogeneidade ambiental, em diferentes escalas espaciais, por causa do pastejo podem, do mesmo modo, afetar a diversidade florística. O pastejo pode ainda alterar a diversidade florística, atuando diretamente nos padrões de competição entre espécies vegetais. Deste modo, a competição pode, em algumas situações, limitar o efeito direto da desfolha em espécies dominantes de capim (Alhamad e Alrababah 2008). Assim, normalmente, a diversidade vegetal em uma área sob a influência de herbívoros é determinada pelo balanço entre colonização e extinção (Olf e Ritchie 1998). A diversidade aumenta quando a colonização é incentivada ou

quando se reduz a extinção. Desse modo, a colonização é incentivada quando os herbívoros modificam as oportunidades de estabelecimento e crescimento de espécies não palatáveis, ou promovem a dispersão e o recrutamento de espécies subordinadas (i.e., raras). A extinção é reduzida quando o pastejo diminui a competição exercida por espécies dominantes, isto é, modifica a estrutura espacial das espécies palatáveis. Portanto, os efeitos dos herbívoros de grande porte na diversidade vegetal são determinados principalmente pela resposta de espécies subordinadas. Assim, por exemplo, a redução na dominância de certas espécies pelos herbívoros, criaria nichos que seriam então ocupados por espécies vegetais colonizadoras (Olff e Ritchie 1998).

2.1 - Desfolha seletiva

Em geral, o mecanismo mais importante para a criação da heterogeneidade estrutural da pastagem e, conseqüentemente, da diversidade florística e faunística local é a desfolha seletiva (Rook e Tallowin 2003; Rook et al. 2004), a qual resulta das opções de dieta do mamífero herbívoro entre espécies de plantas e partes da planta dentro de uma mesma espécie. Desta forma, compostos secundários (como taninos) e estruturais (como lignina) reduzem a palatabilidade da planta, tornando-se vantajosos, em termos competitivos, para as plantas que dispõem desses compostos como fatores anti-herbivoria (Augustine e McNaughton 1998). Esta desfolha seletiva cria, dentro da pastagem, áreas que são intensamente e repetidamente pastejadas e outras que são pastejadas com menor freqüência. Isso modifica a hierarquia competitiva entre as plantas em decorrência da remoção direta da fitomassa, de nutrientes, e da alteração do padrão de interceptação da luz, e competição por nutrientes do solo (Dorrough et al. 2004a; Rook e Tallowin 2003; Rook et al. 2004; Scimone et al. 2007; Skarpe 2001; Soder et al. 2007).

2.2 - Pisoteio

Outro mecanismo que leva a heterogeneidade da pastagem é o movimento dos animais, o qual resulta no pisoteio. O pisoteio é o dano provocado pelo impacto direto dos cascos do animal sobre a planta e o solo. O pisoteio pelo mamífero herbívoro reduz a cobertura vegetal, por ser capaz de matar plantas muito jovens ou danificar o dossel de plantas adultas, compacta ou desestabiliza a superfície do solo, redistribui a camada de liteira e aumenta as áreas de solo descoberto (Huntly 1991). Esses efeitos podem aumentar a erosão e o deflúvio superficial, mas, também, criam sítios com alto potencial para a colonização de espécies ruderais, que normalmente não teriam condições de coexistir com outras espécies mais competitivas da pastagem (revisado por Soder et al. 2007). O pisoteio além de causar dano físico às plantas na pastagem, também pode modificar a micro hidrologia do solo, alterando dessa forma a vantagem competitiva dentre diferentes grupos de plantas.

2.3 - Ciclagem de nutrientes

Um terceiro mecanismo que contribui para o aumento da heterogeneidade em áreas pastejadas é a alteração nos padrões de ciclagem de nutrientes mediada pelo animal (revisado por Rook et al. 2004; Soder et al. 2007). Assim, os ungulados mudam a qualidade da liteira e aumentam a concentração de nutrientes (principalmente nitrogênio) na camada superficial do solo, por meio da deposição de fezes e urina. O resultado é a alteração da dinâmica competitiva

dentre espécies, ampliando sítios de regeneração e a heterogeneidade do solo. Este efeito pode ser tanto direto, por meio do aumento da fertilidade do solo, como indireto, por meio de mudanças nas opções de dieta do animal, pois o gado bovino, em particular, tende a evitar o pastejo de plantas em áreas muito próximas às manchas de fezes.

Em estudo desenvolvido em área de savana nos EUA, Brown e Archer (1988), descrevem que a deposição de fezes pelo gado bovino cria áreas de solo descoberto, facilitando a colonização. Essa característica tem o potencial de aumentar a diversidade de espécies e a heterogeneidade espacial da vegetação herbácea daquele ecossistema.

2.4 - Dispersão de propágulos

O mamífero herbívoro também pode alterar a heterogeneidade da pastagem por meio da dispersão de sementes (Bruun e Poschlod 2006; Cosyns et al. 2005a; Tews et al. 2004; Traba et al. 2003). Essa dispersão processa-se tanto por sementes que passam pelo trato digestivo do animal e são dispersas pelas fezes (endozoocoria), que é a forma mais importante de dispersão, como por meio das sementes que são transportadas aderidas aos pêlos e aos cascos dos animais (epizoocoria ou exozoocoria). Sementes com tegumentos espessos, que são dispersadas por endozoocoria, além de terem o benefício do transporte pelo animal, podem ainda ter a germinação aumentada, por causa da escarificação, durante a passagem pelo trato digestivo do animal (Schiffman 1997). Como em ecossistemas de pastagem algumas espécies vegetais possuem bancos de sementes pouco persistentes no solo, a dispersão pelo próprio animal em pastejo passa a ter papel importante no aumento da riqueza de espécies dessas áreas (Cosyns et al. 2005a).

3. Fatores condicionantes do efeito dos herbívoros na biodiversidade

Estudos sobre os efeitos dos herbívoros nas propriedades dos ecossistemas e na composição da comunidade vegetal têm descrito resultados divergentes. No caso particular da biodiversidade, a relação desse atributo com o pastejo mostra-se complexa e não linear (Olf e Ritchie, 1998), e difícil de prever. Assim, os resultados desses estudos mostram que os herbívoros podem ter efeito positivo, negativo ou neutro na diversidade de espécies vegetais (McNaughton 1993; Milchunas e Lauenroth 1993; Collins et al. 1998; Proulx e Mazumder 1998). Essa variabilidade de respostas sugere a existência de fatores básicos diversos que interagiriam com o pastejo, modificando o seu efeito na diversidade vegetal. Desta forma, os fatores básicos, que atuam como “pano de fundo” e influenciam os impactos dos herbívoros em diferentes habitats, ou mesmos dentro de um mesmo habitat, necessitam ser mais bem compreendidos. Dentre esses fatores, os gradientes ambientais (i.e., diferenças em produtividade) têm sido utilizados como forma de compreender esses impactos na diversidade vegetal (Milchunas e Lauenroth 1993; Olf e Ritchie 1998; Bakker et al. 2006; Proulx e Mazumder 1998; Osem et al. 2002; Diaz et al. 2007). A densidade dos herbívoros (que afeta a intensidade da herbivoria) também é uma fonte de variação nas respostas observadas para herbívoros da mesma espécie e em locais semelhantes (Hart 2001; Hickman et al. 2004). O tamanho do herbívoro e as conseqüentes relações alométricas desse atributo com a seletividade, o consumo de alimento e a digestibilidade, é outro fator que moldaria o impacto do herbívoro na vegetação (Bakker et al. 2006).

Portanto, quando se considera a biodiversidade de pastagens, os impactos da herbivoria seriam direta ou indiretamente moldados pelo ambiente, a intensidade de desfolhação e o tipo de herbívoro. Deste modo, conforme sugerido por Olf e Ritchie (1998), a pergunta cientificamente adequada não seria “os herbívoros afetam a diversidade?”, mas sim “porque os efeitos diferem?”.

3.1 - Ambiente

Por alterar a relação competitiva entre as plantas, o pastejo é o principal modulador da heterogeneidade e da diversidade botânica das pastagens (Kemp e King 2001). Como as relações competitivas entre as plantas dependem da disponibilidade de recursos, em ambientes com maior disponibilidade de recursos e maior produtividade, as plantas competiriam, mais provavelmente, por luz (recursos do dossel). Já em ambientes menos produtivos, o que limitaria o crescimento e a diversidade vegetal seriam os recursos do solo (água e minerais) (Tilman, 1988). Desta forma, a competição entre espécies e, portanto, os efeitos do pastejo na estrutura da vegetação seriam determinados, principalmente, por mudanças na disponibilidade relativa dos recursos do dossel ou do solo, dependendo da produtividade do ambiente.

Resultado de meta-análise desenvolvida por Diaz et al. (2007) mostrou que, em geral, o pastejo beneficia plantas anuais sobre as perenes, plantas de porte baixo sobre as de porte alto, aquelas de hábito decumbente sobre as de hábito cespitoso, e as plantas com arquitetura estolonífera e em roseta sobre aquelas entouceiradas. No entanto, os autores argumentam que as condições climáticas e o histórico da área, de coevolução da vegetação com a herbivoria, são essenciais para a compreensão desses padrões de resposta ao pastejo. Estudo anterior conduzido por Milchunas e Lauenroth (1993) também concluiu que as alterações, por causa do pastejo, na diversidade e estrutura da vegetação de ecossistemas de pastagem, são, em grande parte, resultantes da produção primária líquida e da história de evolução com o pastejo desses ecossistemas. Essas características determinam atributos importantes da comunidade vegetal, como a composição de espécies, suas características morfológicas e formas de vida dominantes. Além disso, os gradientes de fertilidade do solo e precipitação pluvial determinam, além da produtividade, a composição mineral dos tecidos de espécies vegetais dominantes. De acordo com Olf e Ritchie (1998), essas características afetariam a palatabilidade dessas espécies e, conseqüentemente, os padrões de herbivoria sofridos por essas plantas, alterando a hierarquia competitiva nesse sistema. Assim, em situações em que os recursos não fossem limitantes, o pastejo reduziria os efeitos competitivos de espécies dominantes, aumentando a colonização e riqueza em escala mais local.

Para explicar as variações de resposta de comunidades vegetais a grandes herbívoros, Milchunas et al. (1988) propuseram um modelo conceitual baseado na premissa do efeito facilitador dos herbívoros em diversificar as aptidões competitivas das plantas, ao longo de um gradiente de produção. Segundo esse modelo, em ecossistemas terrestres naturais, a ação do pastejo sobre a diversidade da vegetação varia de acordo com as condições climáticas preponderantes no local (i.e., disponibilidade de recursos do solo) e o histórico de coevolução da vegetação com o pastejo de grandes herbívoros (Figura 1). Assim, de acordo com o modelo, em pastagens naturais de climas mais áridos e com longa história evolucionária de pastejo, o aumento na intensidade do pastejo causa queda mais lenta na diversidade. Para Milchunas et al. (1988), isso se deve a premissa de que a seleção para resistência à seca e ao pastejo são convergentes e que mudanças composicionais em resposta ao pastejo são muito pequenas. Nas pastagens de ambientes mais áridos, porém, com curta história de herbivoria, o aumento do

pastejo provoca queda mais acentuada na diversidade florística (menor resiliência). Nesse caso, considera-se que o dossel permanece relativamente aberto, mesmo na ausência do pastejo, e que não existe uma forte exclusão de espécies subordinadas por espécies dominantes dos recursos do ambiente. Dessa forma, segundo Milchunas et al. (1988), o pastejo não aumentaria substancialmente a diversidade por causa da quebra de dominância competitiva. Ademais, as plantas desse sistema seriam adaptadas à baixa disponibilidade de recursos, o que poderia garantir, também, alguma forma de adaptação prévia ao pastejo.

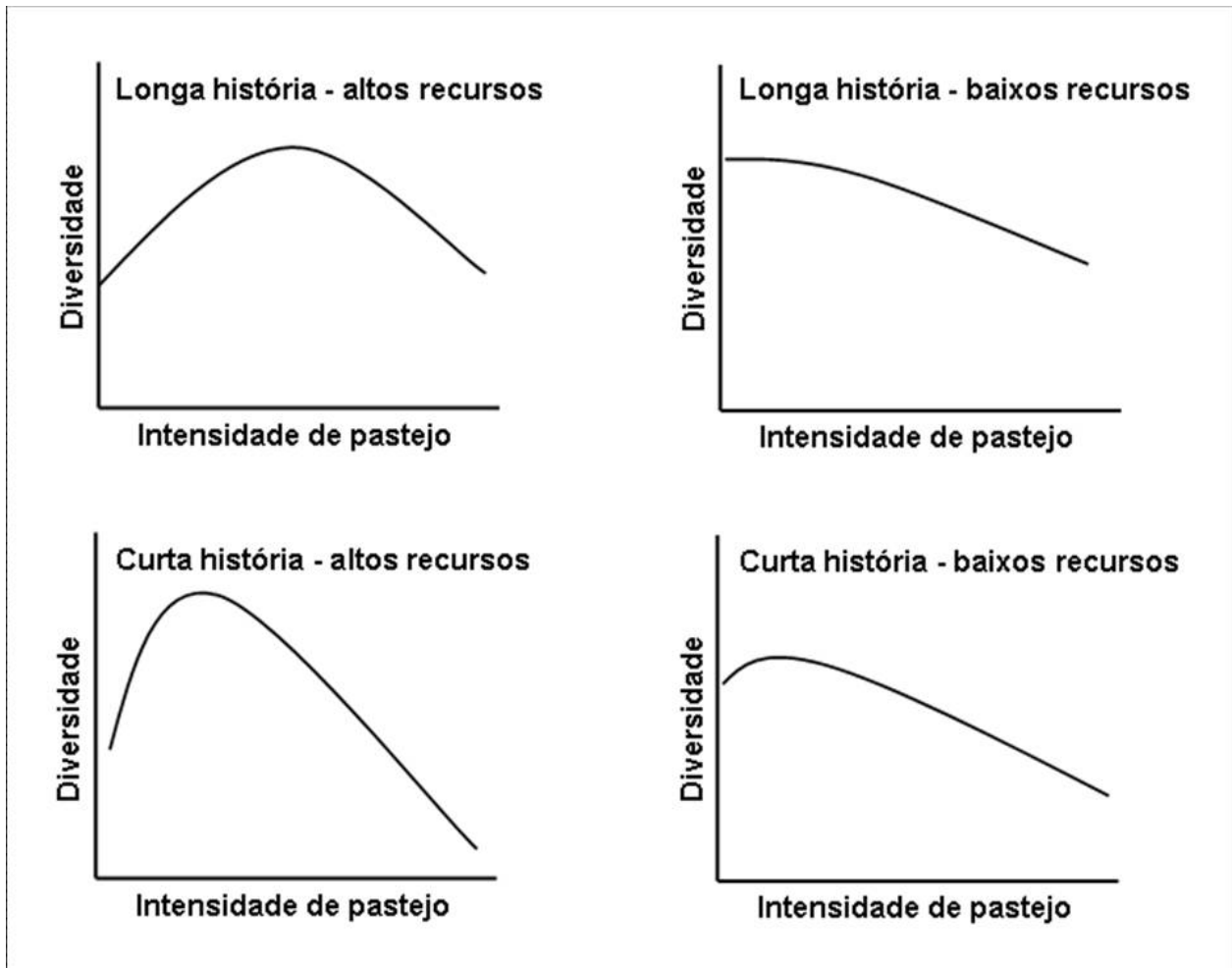


Figura 1. Curvas típicas de equilíbrio para quatro diferentes combinações de disponibilidade de recurso e história evolucionária de pastejo. Adaptado de Milchunas et al. (1988).

Já nas pastagens de clima subúmido e de longo histórico de coevolução com o pastejo, o modelo prevê aumento da diversidade vegetal sob intensidades moderadas de pastejo e perda de espécies com intensidades muito baixas ou muito altas de pastejo. Nesse caso, para Milchunas et al. (1988), a seleção divergente para tolerância ao pastejo e dominância do dossel resultaria em um conjunto de espécies com grandes variações morfofisiológicas. Além disso, em razão da pressão de seleção, que através do tempo teria eliminado espécies e comunidades não resilientes ao pastejo, esse sistema teria diversos mecanismos para ser resiliente a grandes mudanças na

intensidade de pastejo. Isto é, mudanças induzidas pelo pastejo na estrutura dessas pastagens naturais e as conseqüentes alterações na sua diversidade florística geralmente seriam reversíveis.

No caso de pastagens naturais de climas subúmidos e com curta história de coevolução com o pastejo, as respostas seriam semelhantes à situação anterior, porém, o modelo prevê menor amplitude ótima para que seja alcançada maior diversidade florística. Isto é, segundo o modelo, a vulnerabilidade desses ecossistemas ao pastejo é alta (baixa resiliência), levando a que a diversidade florística sofra grandes alterações em resposta a pequenas mudanças na intensidade de pastejo. Isso ocorre porque nesses sistemas, a força seletiva dominante foi a captura de luz e não a resistência ao pastejo (Milchunas et al. 1988). Dessa forma, as espécies dominantes tendem a ser mais suscetíveis ao pastejo. Assim, de acordo com Milchunas et al. (1988), a medida que a intensidade de pastejo aumenta, a diversidade irá aumentar a um ponto máximo, sob intensidades relativamente baixas de pastejo, caindo fortemente em seguida, sob intensidades mais altas, em virtude da perda de espécies nativas, suscetíveis ao pastejo.

Em trabalho subseqüente, Milchunas e Lauenroth (1993) compararam diversos ecossistemas com longos e curtos históricos evolucionários de pastejo, sob condições ambientais semi-áridas e subúmidas. Esses autores concluíram que ecossistemas com curto histórico de evolução mostravam declínio mais acelerado na diversidade de espécies, em resposta ao aumento na intensidade de pastejo, do que os ecossistemas com longo histórico de evolução com o pastejo.

Mais recentemente, Cingolani et al. (2005) propuseram mudanças no modelo original de Milchunas et al. (1988). O objetivo seria tornar esse modelo mais aplicável a situações reais e diminuir as divergências com o modelo de “estado-e-transição” proposto por Westoby et al. (1989), no qual a vegetação é vista como se encaixando no “estado” de persistência com períodos de “transição” entre eles. No modelo modificado, as curvas de intensidade de pastejo vs. diversidade, postulados para sistemas com longa história de evolução com o pastejo, são semelhantes ao modelo original de Milchunas et al. No entanto, as curvas postuladas para sistemas com curta história de evolução com o pastejo contemplam curvas adicionais de equilíbrio. A razão seria que, em virtude dos mecanismos de resiliência ao pastejo não estarem totalmente estabelecidos nesses sistemas, não há possibilidade de reversão às mudanças da vegetação associadas à intensidade de pastejo. Ademais, no modelo modificado, o gradiente de umidade (precipitação) do modelo original é generalizado para um gradiente de produtividade, determinado pela disponibilidade de recursos do solo. Tal generalização baseia-se no fato das respostas da diversidade florística ao pastejo, propostas por Milchunas et al. (1988), para sistemas com alta vs. baixa disponibilidade de água, serem semelhantes as respostas em sistemas com alta vs. baixa disponibilidade de nutrientes (Proulx e Mazumder 1998). Desse modo, conforme enfatizado por Cingolani et al. (2005), certos atributos vegetais, relevantes para a resposta ao pastejo, como baixa área foliar específica e crescimento lento, são comuns a plantas adaptadas ao déficit hídrico e ao baixo teor de nutrientes do solo.

Assim, de acordo com Proulx e Mazumder (1998), os impactos de herbívoros na riqueza de espécies são revertidos sob condições contrastantes de disponibilidade de nutrientes. Dessa forma, em ecossistemas pobres em nutrientes, a riqueza de espécies diminuiria em resposta ao aumento na intensidade de pastejo, por causa da limitação de recursos para o crescimento das espécies vegetais (consumidas ou não consumidas). Em ecossistemas ricos em nutrientes, as plantas são menos limitadas pela disponibilidade de recursos, tendo, portanto, maior capacidade para rebrotar após o pastejo. Ainda segundo Proulx e Mazumder (1998), em ecossistemas ricos em nutrientes, o aumento na riqueza de espécies sob maiores intensidades de pastejo, estaria relacionado ao aumento na dominância de espécies não consumidas. De forma semelhante,

pesquisa em grande escala, desenvolvida por Bakker et al. (2006), em pastagens naturais na Europa e América do Norte, mostrou que grandes mamíferos herbívoros aumentam a diversidade vegetal em ambientes mais produtivos e com maior precipitação, porém, diminuem essa diversidade naqueles menos produtivos e com menor precipitação. No entanto, herbívoros menores não produzem efeitos consistentes na diversidade vegetal ao longo dos diversos gradientes de produtividade e precipitação pluvial.

Em estudo conduzido em pastagens naturais nos EUA, Frank (2005) investigou como grandes herbívoros interagem com a produtividade da pastagem (produção da parte aérea) para definir a diversidade da pastagem. Segundo esse estudo, os herbívoros aumentam a riqueza local de espécies vegetais, independentemente da produtividade da pastagem. No entanto, quando se considerou a riqueza em nível de comunidade, o efeito variou de nulo, em pastagens pouco produtivas, a um grande aumento na riqueza, à medida que a produtividade da pastagem era maior. Segundo o autor, para o ecossistema estudado, o tamanho do pool de espécies passíveis de colonizar espaços abertos na pastagem é, provavelmente, o causador mais importante do efeito positivo dos herbívoros na riqueza de espécies em nível de comunidade.

3.2 - Intensidade de pastejo

De modo geral, a intensidade de pastejo refere-se à demanda quantitativa de forragem pelo animal, e ao nível de desfolha proveniente do pastejo (Vallentine 2001). A intensidade de pastejo tem influência direta na estrutura e composição da pastagem, afetando a heterogeneidade e biodiversidade desse sistema (Hendricks et al. 2005; Grime 1979). Normalmente, níveis moderados de pastejo resultam em maior diversidade de espécies vegetais (Hart 2001). Em parte, essa resposta relaciona-se ao fato de que, sob pressões moderadas de pastejo, o herbívoro tem maior capacidade de selecionar a sua dieta. Tal condição gera maior heterogeneidade estrutural na pastagem e, conseqüentemente, maiores níveis de biodiversidade (Rook et al. 2004). O pastejo excessivo, tanto em pastagens naturais como naquelas plantadas, pode levar à degradação da área (“degradação biológica” *sensu* Dias-Filho 2007) (Fig. 2) e a conseqüente perda da biodiversidade. Neste caso, o aumento excessivo da intensidade de pastejo, pode culminar em distúrbios erosivos do solo e a redução do *pool* de espécies vegetais para apenas algumas espécies tolerantes ao pastejo, diminuindo, portanto, a diversidade florística. Em outras situações, a intensificação do pastejo pode levar à proliferação de espécies lenhosas arbustivas que invadem a área e dominam as gramíneas (“degradação agrícola” *sensu* Dias-Filho 2007) (Archer 1995; Dias-Filho 2007), culminando em maior diversidade florística em pastagens plantadas.

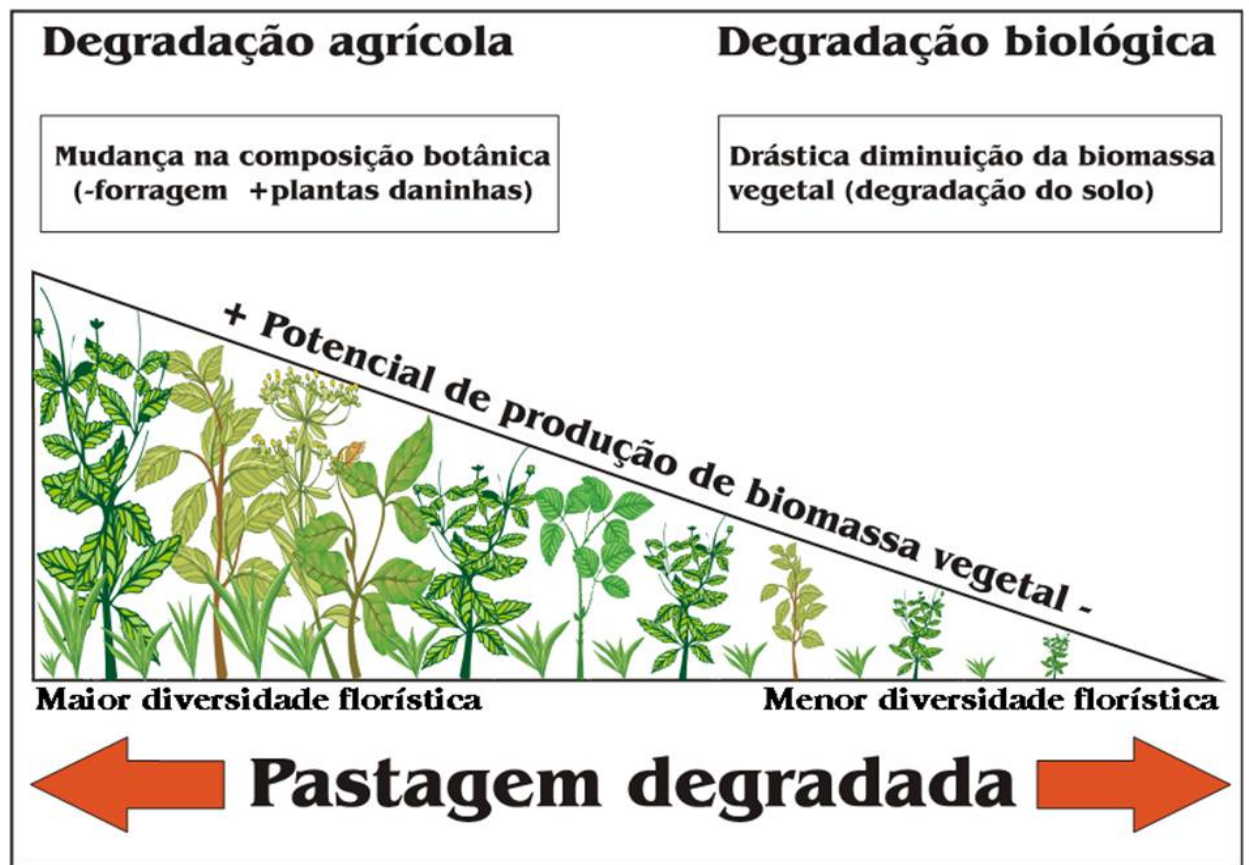


Figura 2. Representação simplificada de diferentes tipos de degradação de pastagens plantadas em razão do potencial de produção de biomassa e a diversidade florística. Adaptado de Dias-Filho (2007).

Em geral, pressões de pastejo baixas a moderadas provocam a abertura do dossel, aumentando a entrada de luz na pastagem. Este efeito permite a germinação de sementes e o desenvolvimento de plântulas de espécies que estavam reprimidas pela vegetação dominante, resultando no aumento da riqueza de espécies e diversidade da pastagem. Por sua vez, pressões de pastejo mais altas eliminam espécies intolerantes ao pastejo, reduzindo a riqueza de espécies (Soder et al. 2007). Essa extinção das espécies intolerantes ao pastejo, em situações de altas intensidades de pastejo é prevista ocorrer tanto em ambientes ricos como naqueles pobres em recursos (Olf e Ritchie 1998). Ademais, em determinadas situações, pressões altas e contínuas de pastejo limitam a produção de sementes de espécies palatáveis e alteram a abundância relativa de outras espécies via pastejo seletivo (Todd e Hoffman, 1999).

A pressão de pastejo pode também interagir com mecanismos importantes na construção da heterogeneidade da pastagem, afetando a biodiversidade desse sistema. Assim, por exemplo, a seletividade de pastejo será mais importante para maximizar a diversidade vegetal sob pressões de pastejo moderadas. No entanto, sob pressões de pastejo muito baixas, espécies competitivas tendem a dominar, diminuindo a diversidade vegetal.

Em levantamento conduzido em pastagens naturais no sul da Austrália, Dorrrough et al. (2004b; 2007) relatam que em áreas mais altas, com maior disponibilidade de nutrientes, baixa disponibilidade de água, e intensamente pastejadas, a riqueza de espécies em escala local é

ligeiramente maior do que em áreas semelhantes, porém, sob pastejo moderado. A razão seria a maior abundância de espécies exóticas nos locais sob pastejo mais intenso. No entanto, a riqueza de espécies nativas foi reduzida com o aumento da intensidade de pastejo em todas as escalas espaciais examinadas. Resultados semelhantes também foram relatados por McIntyre et al. (2003). Nesse estudo o aumento na intensidade de pastejo não afetou a densidade de espécies em uma escala espacial mais ampla. Isso se deveu a ter sido encontrada uma proporcionalidade entre o número de espécies que aumentaram e as que diminuíram em resposta ao pastejo. Os autores ressaltam ainda que houve espécies nativas entre as que diminuíram e de exóticas entre as que aumentaram em resposta ao pastejo. Desse modo, em geral, observa-se que dicotiledôneas tendem a aumentar sob pressões de pastejo mais altas enquanto que as gramíneas tendem a diminuir (Bullock et al. 2001). De forma semelhante, Tallowin et al. (2005) descrevem aumento acentuado no percentual de leguminosas em pastagem natural na Inglaterra, quando sob pressões de pastejo mais altas.

Em estudo em pastagem natural (*tallgrass prairie*) nos EUA, testando sistemas de densidades de lotação (número de animais por unidade de área), Hickman et al. (2004), relatam que a densidade de lotação é uma variável de manejo mais importante do que o sistema de pastejo para afetar a composição e diversidade florística. Em termos gerais, nesse estudo o pastejo aumentou a riqueza e a diversidade de espécies na comunidade vegetal. Em particular, ao se comparar densidades de lotação baixa, moderada e alta, encontrou-se que a riqueza e diversidade de espécies e a diversidade de formas de crescimento das plantas foram maiores na densidade de lotação alta.

Avaliando resultados de estudos conduzidos em pastagem nativa do bioma Campos Sulinos, no Brasil, Nabinger et al. (2006) concluem que a maior diversidade e riqueza florística é alcançada sob a intensidade de pastejo que promove maior produção primária e secundária.

3.3 - Tamanho do herbívoro

O impacto que o herbívoro exerce na vegetação pode variar com o tamanho do animal. A razão para isso é que o tamanho do corpo é componente chave no comportamento, fisiologia e ciclo de vida do animal (Peters 1983). Embora outros aspectos importantes diferenciem os herbívoros (por exemplo, sistema digestivo e social e a anatomia dental), o tamanho do corpo determina padrões importantes do efeito do pastejo. Dessa forma, herbívoros de diferentes tamanhos podem também diferir em aspectos chave, como na sua seletividade ao pastar (Olf e Ritchie 1998). Diferenças no tamanho corporal têm sido também atribuídas às variações observadas nos efeitos de diferentes raças na biodiversidade da pastagem (revisado por Rook et al. 2004).

Por terem maior capacidade intestinal em relação a seus requerimentos metabólicos, herbívoros maiores podem reter a digesta no trato digestivo por mais tempo, sendo, conseqüentemente, mais eficientes na digestão. Ademais, herbívoros menores têm maior demanda de energia por unidade de massa corporal, tendo que selecionar alimentos de melhor qualidade (i.e., são mais exigentes em nutrientes). Desta forma, herbívoros maiores podem lidar melhor com dietas de menor digestibilidade, podendo ser menos seletivos que animais menores (revisado por Rook e Tallowin 2003; Rook et al. 2004). Por serem capazes de usar grande volume de alimento de baixa qualidade (plantas dominantes), os herbívoros maiores podem criar, com maior frequência, pequenos distúrbios na paisagem (Olf e Ritchie 1998). Portanto, de acordo com Ritchie et al. (1999), a palatabilidade das plantas pode ser diferente para herbívoros

pequenos e grandes. Essa característica afetaria os efeitos desses animais na composição da vegetação. Assim, herbívoros menores, por serem mais seletivos, podem potencialmente diminuir a diversidade por se alimentarem preferencialmente das espécies vegetais mais nutritivas (Edwards e Crawley 1999). Em contrapartida, herbívoros maiores, por serem menos seletivos, tendem a aumentar a diversidade por exercerem maior impacto nas espécies vegetais dominantes (Milchunas e Lauenroth 1993).

Em um ensaio desenvolvido em grande escala, Bakker et al. (2006) manipularam e mediram os impactos dos herbívoros em sete locais da América do Norte e Europa, com diferentes comunidades de herbívoros vertebrados e gradientes de produtividade da parte aérea vegetal. Esses autores mostraram que agrupamentos com grandes herbívoros aumentam a diversidade vegetal em locais com alta produtividade, mas diminuem a diversidade naqueles com baixa produtividade. Já herbívoros pequenos não mostram efeitos consistentes ao longo dos gradientes de produtividade.

O tamanho do herbívoro também pode interferir na dispersão e recrutamento de espécies, os quais, em razão do efeito nas espécies subordinadas, são processos importantes para o aumento da diversidade florística. Por consumirem maiores quantidades de forragem e, conseqüentemente, de sementes e terem área de atuação mais extensa (i.e., caminham maiores extensões), grandes herbívoros têm maior impacto na dispersão e recrutamento. Ademais, embora possam sofrer danos químicos pelo maior período de retenção no rúmen de grandes herbívoros, as sementes consumidas por esses animais (principalmente aquelas de maior tamanho) podem ter maior probabilidade de sobrevivência, por sofrerem menores danos físicos, em decorrência dos menores danos sofridos por causa da mastigação e ruminação, do que quando consumidas por herbívoros menores (Simão Neto et al. 1987). Deste modo, sementes com dormência conferida por tegumentos impermeáveis e espessos podem ter a germinação melhorada pela escarificação química realizada no interior do trato digestivo do animal (Schiffman 1997). Nesse caso, o tempo de permanência no trato digestivo do animal poderia ser considerado benéfico para promover a germinação de certas espécies. Além disso, as diferenças no tamanho do herbívoro também seriam importantes. A germinação de sementes de espécies de pastagens temperadas, após a passagem pelo trato digestivo de diferentes herbívoros vertebrados, tendeu a ser menor em carneiros, em comparação a bovinos (Cosyns et al. 2005b). Da mesma forma, Shanyo e Udén (1998) e Simão Neto et al. (1987), também descrevem menor quantidade de sementes viáveis, recuperadas das fezes de ovinos e caprinos em comparação a bovinos. No entanto, Cosyns et al. (2005b), encontraram maior germinação nas sementes excretadas por coelhos do que aquelas excretadas por carneiros. Segundo esses autores, embora as sementes consumidas por coelhos devam sofrer intensa mastigação, a combinação de ruminação e maior tempo de retenção no trato digestivo dos carneiros podem ser mais prejudiciais para a germinação.

Outra característica importante a considerar, que diz respeito ao tamanho do herbívoro e o seu potencial em afetar a diversidade florística, é o tempo de retenção das sementes germináveis no trato digestivo. Segundo Cosyns et al. (2005b), o tempo de retenção pode variar de 12 horas, para coelho, a 72 horas, para animais ungulados. Como este tempo está diretamente relacionado ao potencial de dispersão por longas distâncias das sementes ingeridas, herbívoros maiores teriam, portanto, maior potencial de dispersão.

Deste modo, em geral, grandes herbívoros têm efeitos mais consistentes no transporte e dispersão de sementes, podendo, portanto, interferir mais ativamente na construção da diversidade florística em áreas pastejadas.

4. Pastejo e a diversidade de invertebrados

Por terem papel chave na alteração do crescimento, arquitetura e diversidade da vegetação e de certas características microambientais de clima e solo (Rook e Tallowin 2003; Savadogo et al. 2007; Tamartash 2007), os mamíferos herbívoros também influenciam a biodiversidade dos invertebrados no ecossistema de pastagem (Tallowin et al. 2005). Em pastagens de um modo geral, e, particularmente, em pastagens naturais, os invertebrados podem constituir uma grande proporção da biomassa animal e da biodiversidade, sendo componentes chave da cadeia alimentar e desempenhando papéis importantes no funcionamento do ecossistema, como decomposição, dispersão de sementes, polinização, estruturação do solo e ciclagem de nutrientes (Coleman e Hendrix 2000). Em ecossistemas de pastagens, a interação de mamíferos herbívoros e invertebrados, normalmente, é de caráter indireto, isto é, regida pela vegetação local (Schmitz et al. 2004). Assim, o mamífero herbívoro altera a abundância, a composição, o tamanho, a arquitetura, a qualidade e a fenologia da vegetação. Tais alterações interferem na disponibilidade de recursos para os invertebrados, ou nos processos interativos desses organismos com as plantas, levando a transformações na sua abundância e riqueza.

O pastejo pode competir diretamente pelos recursos utilizados pelos insetos. Por exemplo, no estudo relatado por Schtickzelle et al. (2007), o impacto negativo do pastejo foi evidenciado na redução da abundância e recrutamento local da borboleta (*Procllossiana eunomia*). Segundo os autores, as razões para esse impacto negativo foi o gado ter diminuído drasticamente a abundância da espécie vegetal utilizada pela borboleta, eliminado também as touceiras de capim usadas pelas lagartas para banho de sol, e alterado a composição e a fisionomia da vegetação. Entretanto, o pastejo pode também trazer benefícios para a diversidade de insetos que dependem diretamente do animal herbívoro para aquisição de recursos. Neste caso, destaca-se a comunidade de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeidae). Segundo estudo conduzido em região semi-árida na Espanha, e relatado por Lobo et al. (2006), a intensidade de pastejo seria um fator chave para determinar variação na diversidade e na composição de agrupamentos de besouros rola-bosta. Dessa forma, segundo os autores, à medida que a pressão de pastejo aumenta, a taxa de renovação das fezes dos herbívoros seria mais eficaz, favorecendo maiores populações de rola-bosta. Da mesma forma, Verdu et al. (2007) relatam que o pastejo contribui para o aumento da diversidade de besouros rola-bosta, por meio da manutenção de uma paisagem mais heterogênea, quando comparada a locais não pastejados. Segundo essa pesquisa, áreas sob intensidade de pastejo baixa abrigam menos espécies desses insetos, provavelmente por causa da competição pelo recurso alimentar mais escasso. No entanto, sob pressão de pastejo excessiva, a diversidade desses besouros cai, por causa da mortalidade das espécies intolerantes a essa condição de manejo.

Estudo desenvolvido na Espanha, durante sete anos, descreve efeito negativo de ungulados na abundância de insetos fitófagos (Gómez e González-Megías 2007). Segundo os autores, por se alimentarem do mesmo tipo de tecido vegetal utilizado pelos insetos fitófagos, os ungulados reduzem os recursos disponíveis para esses insetos. De forma semelhante, Morris e Plant (1983) e Dennis et al. (2004) também relatam aumento na riqueza e abundância de insetos fitófagos em resposta à redução na pressão de pastejo. Na região central da Argentina, Cagnolo et al. (2002) também descrevem que a abundância, riqueza, diversidade e biomassa de insetos foram menores em pastagens naturais sob as maiores intensidades de pastejo. Assim, conforme discute Morris (2000), altas intensidades de pastejo produzem pastagens com estruturas baixas e densas,

com oportunidades limitadas de alimentação e abrigo para muitos invertebrados. Em contrapartida, baixas intensidades de pastejo dão origem a áreas com vegetação de porte alto e grande acúmulo de material senescente e liteira, que embora dificultem a germinação de sementes e o desenvolvimento de plântulas, podem favorecer invertebrados que utilizam esses ambientes.

No caso de insetos polinizadores (principalmente abelhas), como os recursos alimentares-chave são o néctar e o pólen, espera-se que a disponibilidade de flores seja o principal fator que limite a abundância e diversidade desses insetos em áreas pastejadas. Assim, resultado de um estudo conduzido por Vulliamy et al (2006), em clima semi-árido, em áreas de campo natural com forte domínio de arbustos, mostrou que a riqueza de espécies de abelhas e flores foi maior nas intensidades de pastejo de médias a altas. Além disso, a abundância de abelhas aumentou com a intensificação da pressão de pastejo. Segundo os autores, o pastejo do gado inibiu o crescimento de alguns dos arbustos dominantes, mantendo ou criando mais áreas abertas, nas quais uma flora mais diversa pode desenvolver-se.

Segundo Tallowin et al. (2005), pressões de pastejo moderadas e baixas aumentaram tanto a abundância como a diversidade de espécies de mamangaba, quando comparadas a pressões de pastejo severas. Segundo os autores, essa resposta seria provavelmente provocada pela menor disponibilidade de néctar e pólen nas áreas sob pressões altas de pastejo. No mesmo estudo, a população de aranhas também foi beneficiada na pressão de pastejo mais baixa. Tendência semelhante foi encontrada por Kinneer e Tongway (2004), que relatam menor abundância e diversidade de ácaros em áreas de campo natural sob alta pressão de pastejo.

Em pastagens naturais, com e sem pastejo, em região semi-árida dos EUA, a abundância de insetos associados à vegetação foi maior nas áreas protegidas do pastejo do gado por mais de 25 anos (Debano 2006). Nesse estudo, as áreas pastejadas tinham menor riqueza e diversidade de insetos himenópteros (dentre os quais vários polinizadores importantes), menor diversidade de moscas e menor riqueza de besouros. No entanto, os insetos hemípteros foram mais diversos nas áreas pastejadas. De acordo com Debano (2006), insetos em pastagens naturais que tenham evoluído sem a presença recente de grandes rebanhos de mamíferos herbívoros, seriam mais sensíveis ao pastejo do que aqueles em pastagens que evoluíram com a presença desses animais. De acordo com Dennis et al. (1998), insetos e aracnídeos pequenos e relativamente sedentários são mais sensíveis ao aumento na intensidade de pastejo. Já espécies de coleópteros e aracnídeos maiores respondem menos diretamente a variações no manejo do pastejo.

Examinando a diversidade de insetos em pastagens plantadas e naturais na Alemanha, Kruess e Tscharrntke (2002a; 2002b) encontraram que essa diversidade foi menor em pastagens intensivamente pastejadas e maior nas áreas abandonadas (protegidas do pastejo por mais de cinco anos). Nas pastagens sob pastejo extensivo, a diversidade de insetos foi cerca de 50% maior do que naquelas sob pastejo intensivo, enquanto que a diversidade vegetal não foi afetada significativamente. Dessa forma, segundo esses autores, a diferença na diversidade de insetos observada no estudo, não poderia ser atribuída, simplesmente, a diferenças na diversidade vegetal. Assim, de acordo com esses autores, a maior altura e a heterogeneidade da vegetação explicariam, em parte, o aumento da diversidade de insetos nas áreas não pastejadas. No entanto, a maior diversidade de insetos nas pastagens pastejadas extensivamente em relação aquelas sob pastejo intensivo poderia ser explicada pelo desequilíbrio causado pelo pastejo do gado nas associações entre insetos e plantas. Os autores concluem que a redução na intensidade de pastejo poderia aumentar a diversidade de insetos, mesmo quando a diversidade vegetal não sofresse alteração. Ademais, sugerem a manutenção de um mosaico de áreas de pastagem natural

protegidas do pastejo e pastejadas extensivamente, como forma de manter a biodiversidade desse ecossistema. Da mesma forma, Dennis et al. (2004), estudando a diversidade de insetos coleópteros em pastagem plantada na Inglaterra, também sugerem a adoção de manejo mais extensivo (redução da pressão de pastejo e adubação nitrogenada) como forma de conservar a diversidade desses insetos na pastagem. Nesse estudo, a diversidade e abundância das espécies de coleópteros foi beneficiada pelo aumento na altura da pastagem. O manejo extensivo de pastagens naturais também é recomendado por Giulio et al. (2001) como forma de aumentar a diversidade local e regional de insetos nesses ecossistemas.

Visando testar a hipótese de que o manejo de pastejo mais extensivo aumenta a diversidade animal, Wallis de Vries et al. (2007) estudaram pastagens naturais em quatro países europeus, sob diferentes intensidades de pastejo, durante três anos. O estudo mostrou que de modo geral, baixas intensidades de pastejo aumentaram a diversidade animal. Mais especificamente, por exemplo, a riqueza e abundância de gafanhotos e borboletas foram maiores sob intensidades de pastejo mais baixas. Segundo os autores, a heterogeneidade da vegetação, traduzida na melhoria da qualidade de habitat, seria a explicação mais razoável para o aumento da abundância desses insetos sob pastejo leniente. A razão para isso foi que tanto as espécies características de vegetação alta, assim como aquelas associadas à vegetação mais baixa, e a solo descoberto (no caso de certas espécies de gafanhotos) contribuíram para a abundância de invertebrados medida nas áreas sob pastejo leniente.

Assim, em geral, a maioria dos estudos tem descrito efeito positivo da diminuição da intensidade de pastejo na diversidade de invertebrados. Vários mecanismos são sugeridos para explicar essa tendência. Desse modo, a maior heterogeneidade estrutural das pastagens manejadas sob baixas intensidades de pastejo é apontada como a principal causa dessa resposta (e.g., Dennis et al. 1998; Kruess e Tscharrntke 2002a; b; Wallis de Vries et al. 2007). Em geral, essa heterogeneidade estrutural significa maior quantidade de nichos ecológicos para espécies de invertebrados típicas tanto de habitats característicos de vegetação alta, como baixa, assim como para aquelas espécies que necessitassem dos dois tipos de vegetação. Em particular, a vegetação mais alta, característica de pressões lenientes de pastejo, além de diminuir os riscos de pisoteio pelo gado e predação para insetos maiores, amplia as oportunidades de alimentação, na forma de biomassa vegetal, para insetos fitófagos, pólen e néctar, para insetos melíferos e borboletas, além de biomassa morta (maior quantidade de liteira) para detritívoros (revisado por Wallis De Vries et al. 2007). Desta forma, um agrupamento mais diverso e funcional de invertebrados só poderá ser mantido mediante práticas de manejo que promovam a criação de ambientes heterogêneos, com pastagens estruturalmente complexas e diversas (Benton et al. 2003; Reid e Hochuli 2007; Woodcock et al. 2007).

5. Considerações finais

Por meio do pastejo, o animal herbívoro pode influenciar fortemente a biodiversidade do ecossistema da pastagem. Tanto a diversidade animal, como a vegetal dependem do nível de pastejo, sendo que, em geral, a biodiversidade aumenta sob níveis moderados de desfolhação e diminui sob pastejo intensivo e não seletivo.

Dessa forma, diversos estudos têm indicado que sistemas de manejo da pastagem mais intensivos, nos quais o uso de pressão de pastejo mais alta é parte integral, são prejudiciais para a biodiversidade, quando comparados a sistemas de manejo mais extensivos, nos quais o emprego

de pressões de pastejo lenientes é uma das características marcantes. Desse modo, poderíamos inferir que existem rumos aparentemente opostos, entre a conservação da biodiversidade e o aumento da produtividade animal em ecossistemas de pastagens.

A biodiversidade em ambientes de pastagem é, em muitas situações, associada ao aumento da produtividade primária líquida (i.e., vegetação), porém existem menos evidências de que esse efeito seja transferido para a produtividade secundária (i.e., animal) (Soder et al. 2007). Portanto, apesar das indicações de uma relação positiva entre a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas de pastagens, esta relação ainda carece de maior sustentação (Soder et al. 2007). Transformações no padrão espacial da vegetação de pastagens naturais e plantadas podem modificar o potencial econômico dessas áreas em fornecer alimento para o gado (Archer 1995). Assim, por exemplo, se espécies não palatáveis são distribuídas aleatoriamente em meio às espécies palatáveis, o gado terá que gastar mais tempo e energia no pastejo do que em situações em que essas espécies estivessem concentradas em áreas determinadas, que pudessem ser mais facilmente evitadas pelo animal.

Se, por um lado, os efeitos de combinações complexas, como diversas gramíneas e leguminosas, no desempenho animal são ainda, relativamente, pouco conhecidos (Soder et al. 2007), por outro, algumas inferências podem ser feitas. Assim, de acordo com Parsons et al. (1999), a biodiversidade de plantas forrageiras na pastagem traduz-se em maior heterogeneidade espacial no sistema. Esta variação, por sua vez, pode ter impacto negativo sobre a produtividade animal e a estabilidade da pastagem. Tais impactos resultariam da menor eficiência de pastejo em ambientes mais heterogêneos, pois o aumento no número de espécies de plantas forrageiras reduziria a probabilidade de que cada espécie fosse pastejada de forma ótima e sustentável. Essas generalizações, sobre possíveis impactos negativos da biodiversidade sobre a sustentabilidade econômica das pastagens, indicam que ainda há muitas lacunas no conhecimento a respeito dessas complexas relações (Soder et al. 2007).

Desse modo, a pergunta fundamental seria: quais estratégias podem diminuir os efeitos deletérios do uso econômico da pastagem sobre a biodiversidade desse ecossistema? De acordo com Foley et al. (2005), um exemplo de estratégia com benefícios ambientais, sociais e econômicos, seria aumentar a produção agrícola por unidade de área, de recursos e de insumos utilizados. Desta forma, conforme sugere Walcott (2004), ao invés de se tentar manejar agroecossistemas (como aqueles destinados à produção animal) como se fossem ecossistemas naturais, geralmente, às custas de menor produtividade e da necessidade do uso de maiores áreas para cumprir metas de produção, o ideal seria separar áreas destinadas a conservação da biodiversidade local e para a produção agrícola. Esse argumento seria particularmente válido para pastagens plantadas, sobretudo aquelas em áreas originalmente sob ecossistemas de Cerrado e de Floresta tropical.

6. Literatura citada

ADLER, P.B.;RAFF, D.A.;LAUENROTH, W.K. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, v.128, p.465-479, 2001.

ALHAMAD, M.N.; ALRABABAH, M.A. Defoliation and competition effects in a productivity gradient for a semiarid Mediterranean annual grassland community. *Basic and Applied Ecology*, v.9, n.3, p.224-232. 2008.

ALTIERI, M. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v.74, p.19-31, 1999.

ARCHER, S. Harry Stobbs Memorial Lecture, 1993 Herbivore mediation of grass-woody plant interactions. *Tropical Grasslands*, v.29, p.218-235, 1995.

AUGUSTINE, D.J.; MCNAUGHTON, S.J. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, v.62, p.1165-1183. 1998.

BAKKER, E.S.; RITCHIE, M.E.; OLFF, H.; MILCHUNAS, D.G.; KNOPS, J.M.H. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, v.9, n.7, p.780-788. 2006.

BENTON, T.G.; VICKERY, J.A.; WILSON, J.D. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, v.18, n.4, p.182-188. 2003.

BROWN, J. R.; ARCHER, S. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology*, v. 80, p. 2385-2396, 1999.

BRUUN, H.H.; POSCHLOD, P. Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? *Oikos*, v.113, n.3, p.402-411. 2006.

BULLOCK, J.M.; FRANKLIN, J.; STEVENSON, M.J.; SILVERTOWN, J.; COULSON, S.J.; GREGORY, S.J.; TOFTS, R. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, v.38, p.253-267. 2001.

CAGNOLO, L.; MOLINA, S.I.; VALLADARES, G.R. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina. *Biodiversity and Conservation* v.11, p.407-420. 2002.

CINGOLANI, A.M.; NOY-MEIR, I.; DIAZ, S. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, v.15, n.2, p.757-773. 2005.

COLEMAN D.C.; HENDRIX P.F. (ed.). *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. CAB International: New York. 2000. 350p.

COLLINS, S.L.; KNAPP, A.K.; BRIGGS, J.M.; BLAIR, J.M.; STEINAUER, E.M. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, v.280, p.745-747, 1998

COSYNS, E.; CLAERBOUT, S.; LAMOOT, I.; HOFFMANN, M. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecology*, v.178, p.149-162. 2005a.

COSYNS, E.; DELPORTE, A.; LENS, L.; HOFFMANN, M. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology*, v.93, n.2, p.353-361. 2005b.

CRAWLEY, M.J. Biodiversity. In: CRAWLEY, M.J. (ed.). *Plant ecology*. 2. ed. Oxford, UK: Blackwell Publishing. p.595-632, 1997.

DEBANO, S. J. Effects of livestock grazing on aboveground insect communities in semi-arid grasslands of southeastern Arizona. *Biodiversity and Conservation*, v. 15, p. 2547-2564, 2006.

DENNIS, P.; DOERING, J.; STOCKAN, J.A.; JONES, J.R.; REES, M.E.; VALE, J.E.; SIBBALD, A.R. Consequences for biodiversity of reducing inputs to upland temperate pastures: effects on beetles (Coleoptera) of cessation of nitrogen fertilizer application and reductions in stocking rates of sheep. *Grass and Forage Science*, v.59, p.121-135. 2004.

DENNIS, P.; YOUNG, M.R.; GORDON, I.J. Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology*, v.23, n.3, p.253-264. 1998.

DIAS FILHO, M.B. Degradação de pastagens: processos, causas e estratégias de recuperação. 3. ed. Belém: Embrapa Amazônia Oriental. 2007. 190p.

DIAZ, S.; LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; FALCZUK, V.; CASANOVES, F.; MILCHUNAS, D. G.; SKARPE, C.; RUSCH, G.; STERNBERG, M.; NOY-MEIR, I.; LANDSBERG, J.; ZHANG, W.; CLARK, H.; CAMPBELL, B. D. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*, v. 13, n. 2, p. 313-341, 2007.

DORROUGH, J.; YEN, A.; TURNER, V.; CLARK, S.G.; CROSTHWAITE, J.; HIRTH, J.R. Livestock grazing management and biodiversity conservation in Australia temperate grassy landscapes. *Australian Journal of Agricultural Research*, v.55, p.279-295. 2004a.

DORROUGH, J.; ASH, J.; MCINTYRE, S. Plant responses to livestock grazing frequency in an Australian temperate grassland. *Ecography*, v.27, p.798-810. 2004b.

DORROUGH, J.W.; ASH, J.E.; BRUCE, S.; MCINTYRE, S. From plant neighbourhood to landscape scales: how grazing modifies native and exotic plant species richness in grassland. *Plant Ecology*, v.191, p.185-198. 2007.

EDWARDS, G.R.; CRAWLEY, M.J. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*, v.87, n.3, p.423-435. 1999.

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. Global Consequences of Land Use. *Science*, v.309, p.570 - 574. 2005.

FRANK, D. A. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia*, v. 143, p. 629-634, 2005.

GIULIO, M.D.; EDWARDS, P.J.; MEISTER, E. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology*, v.38, p.310–319. 2001.

GÓMEZ, J.M.; GONZÁLEZ-MEGÍAS, A. Long-term effects of ungulates on phytophagous insects. *Ecological Entomology*, v.32, n.2, p.229-234. 2007.

GOUGH, L.; GRACE, J.B. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology*, v.79, p.1586-1594. 1998.

GRIME, J.P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: Wiley. 1979. 222p.

HART, R.H. Plant biodiversity on shortgrass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy cattle grazing. *Plant Ecology*, v.155, p.111-118. 2001.

HENDRICKS, H.H.; BOND, W.J.; MIDGLEY, J.J.; P.A., N. Plant species richness and composition a long livestock grazing intensity gradients in a Namaqualand (South Africa) protected area. *Plant Ecology*, v.176, p.19-33. 2005.

HICKMAN, K.R.; HARTNETT, D.C.; COCHRAN, R.C.; OWENSBY, C.E. Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Rangeland Ecology & Management*, v.57, n.1, January 01, 2004, p.58-65. 2004.

HUNTLY, N. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.22, p.477-503 1991.

JACKSON, L.E.; PASCUAL, U.; HODGKIN, T. Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v.121, p.196-210, 2007.

KEMP, D. R.; KING, W. McG. Plant competition in pastures – Implications for management. In: TOW, P.G.; LAZENBY, A. (ed.). *Competition and succession in pastures*. New York: CABI Publishing. 2001, p. 85-102.

KINNEAR, A.; TONGWAY, D. Grazing impacts on soil mites of semi-arid chenopod shrublands in Western Australia. *Journal of Arid Environments* v.56, p.63–82. 2004.

KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T. Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. *Conservation Biology*, v.16, n.6, p.1570-1580. 2002a.

KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, v.106, p.293-302, 2002b.

LOBO, J.M.; HORTAL, J.; CABRERO-SAÑUDO, F.J. Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. *Diversity and Distributions*, v.12, p.111-123. 2006.

MAGURRAN, A.E. *Measuring biological diversity*. 1. ed. Oxford, UK: Blackwell Publishing. 2004. 256p.

McINTYRE, S.; HEARD, K.M.; MARTIN, T.G. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, v.40, p.445–457. 2003.

McNAUGHTON, S.J. Biodiversity and function of grazing ecosystems. In: SCHULZE, E.D.; MOONEY, H.A. (ed.). *Biodiversity and ecosystem function*, Berlin: Springer. p.361-383, 1993

MILCHUNAS, D.G., SALA, O.E.; LAUENROTH, W.K. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, v.132, p.87-106. 1988

MILCHUNAS, D.G.; LAUENROTH, W.K. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs*, v.63, n.4, p.328-366. 1993.

MORRIS, M.G.; PLANT, R. Responses of grassland invertebrates to management by cutting. V. Changes in Hemiptera following cessation of management *Journal of Applied Ecology*, v.20, n.1, p. 157-177. 1983.

MORRIS, M. G. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, v. 95, p. 129-142, 2000.

NABINGER, C.; DALL'AGNOL, M.; CARVALHO, P.C. de F. Biodiversidade e produtividade em pastagens. In: PEDREIRA, C.G.S.; MOURA, J.C. de; DA SILVA, S.C.; FARIA, V.P. de (ed.). *As pastagens e o meio ambiente*. Piracicaba: FEALQ, p. 37-86. 2006.

OSEM, Y.; PEREVOLOTSKY, A.; KIGEL, J. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology*, v.90, n.6, p.936-946, 2002.

OLFF, H.; RITCHIE, M. E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 13, p. 261-265, 1998.

PARSONS, A.J.; CARRERE, P.; SCHWINNING, S. Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. *Proceedings of the International Symposium on Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P.C.F., ALVES, S.J.; LUSTOSA, S.B.C. (ed.), Curitiba, Parana, Brazil: p. 187-214. 1999.

PARSONS, A.J.; DUMONT, B. Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*, v.52, p.161-179. 2003.

PETERS, R.H. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 345p. 1983

PROULX, M.; MAZUMDER, A. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient rich ecosystems. *Ecology*, v.79, p.2581-2589. 1998.

REID, A.M.; HOCHULI, D.F. Grassland invertebrate assemblages in managed landscapes: Effect of host plant and microhabitat architecture. *Austral Ecology*, v.32, n.6, p.708-718. 2007.

RITCHIE, M.E.; OLFF, H. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, v.400, p.557-560. 1999.

ROOK, A.J.; DUMONT, B.; ISSELSTEIN, J.; OSORO, K.; WALLISDEVRIES, M.F.; PARENTE, G.; MILLS, J. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. *Biological Conservation*, v.119, p.137–150, 2004.

ROOK, A.J.; TALLOWIN, J.R.B. Grazing and pasture management for biodiversity benefit. *Animal Research*, v.52, p.181–189, 2003.

SANKARAN, M.; MCNAUGHTON, S.J. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature*, v.401, p.691-693. 1999.

SAVADOGO, P.; SAWADOGO, L.; TIVEAU, D. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, v.118, n.1-4, p.80-92. 2007.

SCHIFFMAN, P.M. Animal-mediated dispersal and disturbance: driving forces behind alien plant naturalization. In: LUKEN, J.O.; THIERET, J.W. (ed.) *Assessment and Management of Plant Invasions*, New York: Springer-Verlag, 1997. p. 87-94.

SCHMITZ, O.J.; KRIVAN, V.; OVADIA, O. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, v.7, n.2, p.153-163. 2004.

SCHTICKZELLE, N.; TURLURE, C.; BAGUETTE, M. Grazing management impacts on the viability of the threatened bog fritillary butterfly *Proclossiana eunomia*. *Biological Conservation* v. 136, p. 651-660, 2007.

SCIMONE, M.;ROOK, A.J.;GAREL, J.P.;SAHIN, N. Effects of livestock breed and grazing intensity on grazing systems: 3. Effects on diversity of vegetation. *Grass and Forage Science*, v.62, p.172–184. 2007.

SHAYO, C.M.; UDÉN, P. Recovery of seed of four African browse shrubs ingested by cattle, sheep and goats and the effect of ingestion, hot water and acid treatment on the viability of the seeds. *Tropical Grasslands*, v.32, p.195-200. 1998.

SEIFAN, M.; KADMON, R. Indirect effects of cattle grazing on shrub spatial pattern in a mediterranean scrub community. *Basic and Applied Ecology*, v.7, n.6, p.496-506. 2006.

SIMAO NETO, M.; JONES, R.M.; RATCLIFF, D. Recovery of pasture seed ingested by ruminants. 1. Seed of six tropical pasture species fed to cattle, sheep and goats. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, v.27, n.2, p.239-246. 1987.

SKARPE, C. Effects of large herbivores on competition and succession in natural savannah rangelands. In: TOW, P.G.; LANZENBY, A. (ed.) *Competition and succession in pastures*. New York: CABI Publishing. 2001, p. 175-191.

SODER, K.J.;ROOK, A.J.;SANDERSON, M.A.;GOSLEE, S.C. Interaction of Plant Species Diversity on Grazing Behavior and Performance of Livestock Grazing Temperate Region Pastures. *Crop Science*, v.47, p.416-425, 2007.

SPEHN, E.M.; HECTOR, A.;JOSHI, J.; SCHERER-LORENZEN, M.;SCHMID, B.; BAZELEY-WHITE, E.; BEIERKUHNLIN, C.;CALDEIRA, M.C.;DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.;FINN, J.A.; FREITAS, H.;GILLER, P.S.;GOOD, J.;HARRIS, R.;HÖGBERG, P.;HUSS-DANNELL, K.; JUMPPONEN, A.; KORICHEVA, J.; LEADLEY, P.W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C.P.H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S.J.; PALMBORG, C.; PEREIRA, J.S.; PFISTERER, A.B.; PRINZ, A.; READ, D.J.; SCHULZE, E.-D.; SIAMANTZIOURAS, A.-S.D.; TERRY, A.C.; TROUMBIS, A.Y.; WOODWARD, F.I.; YACHI, S.; LAWTON, J.H. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs*, v.75, n.1, p.37-63, 2005.

TALLOWIN, J.R.B.; ROOK, A.J.; RUTTER, S.M. Impact of grazing management on biodiversity of grasslands. *Animal Science*, v.81, p.193-198. 2005.

TAMARTASH, R.; JALILVAND, H.; TATIAN, M. R. Effects of grazing on chemical soil properties and vegetation cover (Case study: Kojour rangelands, Noushahr, Islamic Republic of Iran). *Pakistan Journal of Biological Sciences* v. 10, n. 24, p. 4391-4398, 2007.

TEWS, J.; SCHURR, F.; JELTSCH, F. Seed dispersal by cattle may cause shrub encroachment of *Grewia flava* on Southern Kalahari rangelands. *Applied Vegetation Science*, v.7, n.1, p.89-102. 2004.

THOMPSON, R.; STARZOMSKI, B.M. What does biodiversity actually do? A review for managers and policy makers. *Biodiversity and Conservation*, v.16, p.1359-1378, 2007.

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

TILMAN, D.; REICH, P.B.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; MIELKE, T.; LEHMAN, C. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science*, v.294, p.843-845, 2001.

TODD, S.W.; HOFFMAN, M.T. A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology*, v.142, p.169-178. 1999.

TRABA, J.; LEVASSOR, C.; PECO, B. Restoration of species richness in abandoned Mediterranean grasslands: seeds in cattle dung. *Restoration Ecology*, v.11, n.3, p.378–384. 2003.

VALLENTINE, J.F. Grazing Intensity. In: *Grazing Management*. 2. ed.. San Diego: Academic Press, 2001. p.411-444

VAVRA, M.; PARKS, C.G.; WISDOM, M.J. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management*, v.246, n.1, p.66-72, 2007.

VERDU, J.R.; MORENO, C.E.; SANCHEZ-ROJAS, G.; NUMA, C.; GALANTE, E.; HALFFTER, G. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation*, v.140, p.308-317. 2007.

VULLIAMY, B.; POTTS, S.G.; WILLMER, P.G. The effects of cattle grazing on plant-pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape. *Oikos*, v.114, n.3, p.529-543. 2006.

WALCOTT, J. Agriculture and biodiversity: connections for sustainable development. Canberra: Bureau of Rural Sciences. 2004. 56 p.

WALLIS-DE-VRIES, M.F.; PARKINSON, A.E.; DULPHY, J.P.; SAYER, M.; DIANA, E. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass and Forage Science*, v.62, p.185–197, 2007.

WESTOBY, M.; WALKER, B.; NOY-MEIR, I. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42, 266-274. 1989

WOODCOCK, B.A.; POTTS, S.G.; WESTBURY, D.B.; RAMSAY, A.J.; LAMBERT, M.; HARRIS, S.J.; BROWN, V.K. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology*, v.32, n.3, p.302-311. 2007.