



ecologia
UFRGS

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Efeito da presença de búfalos (*Bubalus bubalis* L.) sobre a comunidade vegetal de uma floresta estacional no sul do Brasil e implicações para sua regeneração

Dissertação de Mestrado

Guilherme Heck Michels

Porto Alegre

2009

EFEITO DA PRESENÇA DE BÚFALOS (*Bubalus bubalis* L.)
SOBRE A COMUNIDADE VEGETAL DE UMA FLORESTA
ESTACIONAL NO SUL DO BRASIL E IMPLICAÇÕES PARA
SUA REGENERAÇÃO

Guilherme Heck Michels

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dra. Flávia Nogueira de Sá/
Departamento de Ecologia

Comissão Examinadora:
Prof. Dr. Valério De Patta Pillar
Prof. Dr. João André Jarenkow
Prof. Dr. Demétrio Luis Guadagnin

Porto Alegre, abril de 2009

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais por sempre concederem auxílios irrestritos à minha formação e por apoiarem o tardio e ainda longínquo abandono do *status* “estudante”.

À família Volkmann pela concessão da área de estudo e por todo aparato logístico, fundamentais para a conclusão do trabalho.

À Érica Heck Michels, por conviver durante os dois anos do curso de mestrado e dividir opiniões a respeito dos temas cotidianos.

À professora Flávia Nogueira de Sá, por aceitar para orientação um estudante inicialmente bastante ofegante e indeciso em relação ao projeto. Nossas discussões foram importantíssimas para o amadurecimento do trabalho e sua condução “a quatro mãos”.

Aos ajudantes de campo Leticia Volkmann, Marina Couto, Rom, Luigi D’Andrea e aos colegas de mestrado, além dos amigos do Programa de Pós-Graduação em Botânica, especialmente Eduardo Giehl.

À Gabriela Kessler Volkmann por todos os momentos antes e durante o mestrado e pela paciência nos meus períodos de inquietude. Pelo auxílio no campo e uma série de coisas mais, enfim, por ponderar com outros olhos as minhas idéias e mostrar belas realidades a serem contempladas.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, incluindo os professores, reais tutores na formação acadêmica, e ao CNPq, por concessão de bolsa de estudos.

Às pessoas que encontrei durante o mestrado e de algum modo se dedicaram numa ou noutra ação para colaborar com o trabalho.

A todos, meus sinceros agradecimentos.

RESUMO

Efeito da presença de búfalos (*Bubalus bubalis* L.) sobre a comunidade vegetal de uma floresta estacional no sul do Brasil e implicações para sua regeneração

A herbivoria por grandes mamíferos é um fator decisivo no direcionamento de comunidades vegetais, influenciando o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas. Os ungulados, quando exóticos, podem impactar os ecossistemas diferentemente de herbívoros nativos, gerando maiores efeitos nas comunidades de plantas. Os objetivos deste estudo foram avaliar se a presença de búfalos (densidade de 1 animal/ha) impacta as assembléias de plântulas e de arbustos numa floresta estacional semidecídua no sul do Brasil, além de inferir consequências para a manutenção da comunidade vegetal. Para isso realizamos duas abordagens no município de Sentinela do Sul: na primeira, estabelecemos um experimento de exclusão de bubalinos (duração de 14 meses) e na segunda, comparamos três áreas com presença e protegidas desses herbívoros por três e dez anos. Em ambas as abordagens, registramos as seguintes variáveis ecológicas: riqueza, altura média de plantas, cobertura vegetal, diversidade (Shannon), e biomassa. No experimento de exclusão, nenhuma das variáveis apresentou diferenças significativas perante presença e ausência de búfalos (após 14 meses). Na comparação das três áreas as comunidades vegetais mostraram diferenças qualitativas (composição de espécies) no contraste presença *versus* dez anos de exclusão de búfalos, e as variáveis riqueza e altura média sofreram, respectivamente, significativos incremento e decréscimo. A diferença observada para o incremento de diversidade de zero a dez anos de exclusão foi marginalmente significativa e a compactação do solo apresentou decréscimo em função do tempo de exclusão do gado. Portanto, os resultados do presente trabalho indicam que as manchas florestais não respondem à remoção de búfalos em baixas densidades no curto

prazo e, na ausência de grandes herbívoros, a floresta tende a incrementar sua complexidade via aumento de riqueza e diversidade.

Palavras-chave: impacto, ungulados, grandes herbívoros, herbivoria, ecossistemas florestais, distúrbio.

ABSTRACT

Effects of buffalo (*Bubalus bubalis* L.) presence on a seasonal forest plant community in Southern Brazil and implications for its regeneration

Herbivory by large mammals is a key factor in plant communities, and has effects on growth, survival and reproduction of plants. Ungulates, when exotic, impact ecosystems in a different way compared to the native ones, and may have a more pronounced effect on plant communities. In this study we evaluated buffalo (1 animal/ha density) impact on the seedling and shrub assemblages in a semideciduous seasonal forest in southern Brazil and checked if such impact would affect plant community maintainability. To address these aims we conducted two studies in Sentinela do Sul County: 1. we established a buffalo exclusion experiment (during 14 months) and 2. compared three areas with presence and protected against these herbivores for three and ten years. In both studies, we measured the following ecological variables: plant cover, richness, diversity (Shannon), biomass and average height. In the exclusion experiment, any ecological variable showed significant differences between buffalo presence and absence plots. When the three areas were compared, the communities showed qualitative differences (species composition) in the contrast presence *versus* ten years of buffalo exclusion, and richness and average height showed, respectively, increase and decrease. The difference observed for an increase of diversity between zero and ten years exclusion was marginally significant, and soil compactation showed retraction in relation to livestock exclusion time. We conclude that forest spots don't answer in short-term to low densities buffalo removal and, in the absence of large herbivores, the forest tends to develop its complexity by richness and diversity increase, in a long-term basis.

Key-words: impact, ungulates, large herbivores, herbivory, forest ecosystems, regeneration, disturbance.

SUMÁRIO

1. Introdução geral	1
MANUSCRITO	7
Impacto de búfalos (<i>Bubalus bubalis</i> L.) sobre floresta estacional neotropical em curto e longo prazo.....	8
RESUMO	8
ABSTRACT	9
Introdução	10
Materiais e métodos	13
Resultados	17
Discussão	18
Conclusões	26
Agradecimentos	26
Referências	26
Anexos	30
2. Considerações finais	38
3. Referências gerais (relativas à introdução geral).....	39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo. Em preto, no mapa menor, localiza-se o Estado do Rio Grande do Sul.	35
Figura 2. Compactação do solo de cinco a 20 cm de profundidade nas áreas investigadas para ambas as abordagens estudadas – sem exclusão (zero) e gado ausente por 14, 36 e 120 meses.	35
Figura 3. Médias das variáveis ecológicas em ambientes com presença e ausência de búfalos. Barras pretas correspondem ao início do experimento (tempo zero, início da exclusão do gado) e cinzas ao fim do experimento (14 meses de exclusão).	36
Figura 4. Médias das variáveis ecológicas analisadas em comunidades vegetais abertas (zero) e protegidas de búfalos por três e dez anos.	37

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Valores de diferenças entre o período final e inicial de experimento de 14 meses de exclusão de búfalos para riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média de plantas.	32
Tabela 2. Resultados de ANOVAs com testes de aleatorização para efeitos de búfalos sobre riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média em uma comunidade vegetal sujeita a experimento de exclusão desses herbívoros por 14 meses.	32
Tabela 3. Resultados de ANOVAs com testes de aleatorização para comparar comunidades vegetais de áreas de presença e ausência de grandes herbívoros por 36 e 120 meses segundo as variáveis riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média de plantas.	33
Tabela 4. Resultados de ANOVA com testes de aleatorização para comparação de valores de compactação de solo em áreas de presença e ausência de grandes herbívoros por 14, 36 e 120 meses.	33

1. Introdução geral

A herbivoria é uma interação fundamental para a manutenção das cadeias tróficas terrestres, visto que exerce papel na transferência de energia, dos produtores aos consumidores. Está entre os principais fatores bióticos que direcionam o crescimento e a reprodução de plantas, influenciando sua abundância e a presença de espécies numa comunidade vegetal (Hambäck e Beckerman, 2003; Pritinen *et al.*, 2006).

Essa interação pode ter como agentes artrópodos, moluscos, anfíbios, répteis, aves ou mamíferos e as consequências variam desde a remoção de toda planta até o consumo de ramos localizados, folhas, pólen, sementes, plântulas ou tecidos senescentes (Karban e Baldwin, 1997). No nível do indivíduo, a perda de folhas pode provocar diferentes tipos de respostas na planta, seja para reduzir ataques subsequentes do herbívoro (Crawley, 1988) ou para remanejar a alocação de nutrientes para crescimento, manutenção, reprodução e defesa (McNaughton, 1983; Herms e Mattson, 1992). Ainda, a natureza da resposta pode depender do tipo de planta atacada (Karban e Myers, 1989; Núñez-Fárfan e Dirzo, 1989), intensidade da herbivoria (Marquis, 1984; Domínguez e Dirzo, 1994; Knight, 2003), tecido atacado (McNaughton, 1983; Knight, 2003), estágio do desenvolvimento (McNaughton, 1983; Marquis, 1984; Knight, 2003), época do ataque (Knight, 2003), ambiente onde se encontra a hospedeira (Lowman e Heatwole, 1992) e da fenofase (Marquis, 1992).

A respeito das consequências da herbivoria em nível de comunidade e tomando uma visão de caráter evolutivo, observamos que as interações bióticas entre herbívoros e comunidades vegetais não apenas mantêm, mas também promovem a diversidade de espécies. A ação de invertebrados geralmente se dá elevando o equilíbrio competitivo entre espécies vegetais (Marquis, 2004). Se esses animais atacam espécies preferenciais muito competitivas e diminuem sua abundância, outras menos competitivas e menos frequentes podem se manter

no sistema (Marquis, 2004). Outro mecanismo pelo qual herbívoros promovem a diversidade vegetal é através do processo de especialização das plantas a determinado habitat, ou seja, o desenvolvimento de atributos robustos de defesa contra a herbivoria e adaptação às condições abióticas de certo ambiente. A migração de espécies entre diferentes ambientes se torna então muito difícil, visto que existem pressões seletivas por parte dos herbívoros e do habitat em si (Marquis, 2004).

Contudo, quando grandes herbívoros estão presentes no ecossistema, o incremento de diversidade se dá pela drástica redução de populações vegetais, principalmente nos estágios de plântula e semente. Trata-se de um fenômeno comum em que são eliminadas populações mais competitivas e a evolução do processo é a conversão de áreas florestais em campestres (Marquis, 2004). Entretanto, florestas muitas vezes abrigam menor densidade e diversidade de grandes herbívoros, e aí as interações não levam a consequências tão drásticas como a evolução para áreas de campo. Além disso, os ungulados podem afetar as dinâmicas vegetais, via diferenças significativas na biomassa vegetal, modificando a assembléia de plântulas (Danell *et al.*, 2003) e relegando a competição dentro da comunidade vegetal a um segundo plano (Ammer, 1996).

Dessa forma, grandes herbívoros podem causar forte influência espacial e temporal sobre as comunidades de plantas. O tipo e o grau de impacto variam de acordo com a espécie animal e a comunidade vegetal envolvidos, sendo o caráter exótico ou nativo do animal uma variável fundamental para o direcionamento das interações.

Ungulados nativos

As relações de florestas e ungulados nativos estão bem documentadas (Kuiters *et al.*, 1996; Weisberg e Bugmann, 2003; Bugmann e Weisberg, 2003 e referências citadas), e maior ênfase é dada a zonas temperadas do hemisfério norte. Nesses ecossistemas as densidades de grandes herbívoros são mantidas principalmente através de caça seletiva (Morellet *et al.*,

2007) e as influências que esses animais causam às formações florestais são dependentes, além da sua densidade, de outros fatores que envolvem o tipo de distúrbio (natureza, intensidade e duração) e reação do respectivo sistema, dependente do estado do solo, condições para germinação, densidade da vegetação, composição de espécies, atratividade e tolerância à herbivoria, presença de sementes e condições de luminosidade (Reimoser e Gossow, 1996).

Sendo influenciadas por tantos fatores, as repostas encontradas em diferentes abordagens não apresentam padrões claros. Sabemos que em baixas densidades ungulados nativos estimulam a diversidade vegetal (Kuiters *et al.*, 1996) e observa-se padrão oposto quando tais animais estão em altas densidades, visto que aí um pequeno número de espécies de plantas resistentes é selecionado (Putman, 1996).

Além disso, o consumo de plântulas em ambientes florestais pode também provocar consequências para a manutenção do ecossistema. Conforme Dannel *et al.* (2003), a ação de ungulados sobre espécies preferenciais pode diminuir sua abundância e consequentemente incrementar a de competidoras menos palatáveis. Se essas preferências atingirem espécies-chave, tal dinâmica pode, no longo prazo, provocar mudanças em nível de ecossistema, como decréscimo de recursos oferecidos à fauna, provocando migrações pela escassez de alimento e influências negativas sobre a dispersão de espécies vegetais.

Portanto, a fim de captar a importância das diversas variáveis que influenciam a dinâmica vegetal frente à influência dos herbívoros devem ser integrados conhecimentos em diferentes escalas acerca das comunidades vegetais e sobre a etologia dos herbívoros relacionados (Weisberg e Bugmann, 2003). Para isso, é interessante que sejam levados em consideração os seguintes fatores: i) conhecimento do forrageamento de cada espécie em escala fina para predizer as consequências da herbivoria em maior escala; ii) envolvimento de maior número de fatores que busquem entender a complexidade das interações herbívoro-

vegetação (tipos de respostas das plantas, seletividade e densidade dos animais, entre outros) e; iii) integração dos efeitos diretos e indiretos exercidos pelos herbívoros sobre as comunidades vegetais e ecossistemas. Dessa forma, pode ser possível entender as relações herbívoro-vegetação sob diversas escalas, especialmente aquelas que podem fornecer diretrizes ao manejo e conservação de sistemas biológicos em abordagens de longo prazo (Weisberg e Bugmann, 2003).

Por conta dessas condições, a tendência é que os estudos do tema migrem do foco particular para abordagens sistêmicas, abrangendo as inúmeras variáveis que tratam por um lado da vegetação e por outro dos herbívoros (Weisberg e Bugmann, 2003). Em florestas habitadas por ungulados nativos essa tendência tem se desenvolvido (Kramer *et al.*, 2006), e percebe-se lacunas de conhecimento para áreas florestais, principalmente naquelas onde vivem grandes herbívoros exóticos.

Ungulados exóticos

A presença de ungulados em ambientes onde originalmente inexistiam grandes herbívoros influencia a dinâmica vegetal através do consumo de plantas, pisoteio e deposição de fezes e urina (Dannel *et al.*, 2003). Em algumas florestas a presença de gado pode diminuir em até 65% a densidade de plântulas (Dufour-Dror, 2007) e em um trabalho desenvolvido no sul da América do Sul, Vázquez (2002) descreve que, além de afetar a composição de espécies por meio do consumo e pisoteio, a ação de herbívoros exóticos afeta interações como a predação, modificando a disponibilidade de recursos e a distribuição de populações animais e vegetais.

Para florestas tropicais, as densidades de ungulados aceitas pelos padrões de resiliência das formações estão entre 0,8 e 2,5 animais/ha (Dahdouh-Guebas *et al.* 2006) e Sampaio *et al.* (2007) aferiram que 0,5 bovino/ha não apresenta influência significativa sobre o estabelecimento de plântulas em formação de campo/floresta. Mesmo assim, ainda

desconhecemos os possíveis efeitos de grandes herbívoros exóticos em nível de comunidade para formações florestais como aquelas de caráter semidecídua da América do Sul, foco do presente estudo.

No sul do Brasil, a presença de campos nativos ocasionou a inserção de bovinos, caprinos, equinos, ovinos e bubalinos, animais exóticos que são criados com fins econômicos. O impacto que búfalos (*Bubalus bubalis* L.) podem causar aos campos e florestas foi descrito apenas na Austrália (Werner, 2005; Petty *et al.*, 2007) e no sul da Ásia (Dahdouh-Guebas *et al.*, 2006). Tal espécie é comparada aos bovinos quanto aos potenciais impactos (Bowman *et al.*, 2008), no entanto percebemos que búfalos são animais mais agressivos que bovinos no interior de manchas de floresta, principalmente por sua alta excitabilidade. Essa característica gera movimentos rápidos e violentos, comprometendo inclusive indivíduos arbóreos juvenis (G.H. Michels, observações pessoais), o que pode causar impactos de maior intensidade.

Os efeitos de búfalos sobre florestas semidecíduas relativamente diversas em abordagens de longo prazo são praticamente desconhecidos. Pouco se pode inferir em comparações com outros grandes herbívoros, visto que os ambientes estudados são em geral florestas monodominantes ou matrizes campestres (Putman, 1996; Relva e Veblen, 1998; Vázquez, 2002; Sampaio *et al.*, 2007). Todavia, não é consenso que a inserção de grandes ungulados exerça efeito negativo sobre as formações florestais americanas. Existem argumentos relacionando a extinção da “megafauna” sul-americana no final do Pleistoceno a mudanças no controle dos produtores por parte de grandes herbívoros. Características de resistência a esses animais ainda estariam presentes na flora atual, o que mitigaria os efeitos dos herbívoros exóticos, e, de certo modo, justificaria sua presença (Galetti, 2004). Contudo, a densidade de herbívoros exóticos é consideravelmente maior, fazendo com que a pressão sobre a vegetação também sofra incremento. Mesmo que a suposta resistência estivesse

presente nas plantas, a intensidade do impacto é bastante superior àquela que acontecia no Pleistoceno (De Vivo e Carmignotto, 2004).

Tratar o tema das relações entre ungulados exóticos e manchas de floresta semidecídua no sul do Brasil é objetivo deste trabalho, o qual foi conduzido através de uma abordagem focada no acompanhamento da regeneração florestal em ambientes onde a exclusão de bubalinos se deu em tempos distintos. Com base nessa metodologia, tentamos entender o comportamento das manchas florestais e captar as diferenças apresentadas pelas mesmas quando influenciadas pelos herbívoros e em sua ausência. Trata-se de um trabalho pioneiro no envolvimento de búfalos com as florestas estacionais latino-americanas, que busca também abordar as implicações que a presença de tais animais acarreta para a manutenção desses ecossistemas.

Objetivos específicos

O presente estudo se propõe a responder as seguintes perguntas:

a) As variáveis riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média de plântulas e arbustos sofrem mudanças após a exclusão de búfalos durante 14 meses? E após três e dez anos?

b) A composição de espécies de plântulas e arbustos apresenta diferenças entre áreas de presença e ausência de grandes herbívoros por 14 meses, três e dez anos?

MANUSCRITO¹

Impacto de búfalos (*Bubalus bubalis* L.) sobre floresta estacional neotropical em curto e longo prazo

1. Formatado para ser submetido para o periódico Acta Oecologica.

Impacto de búfalos (*Bubalus bubalis* L.) sobre floresta estacional neotropical em curto e longo prazo

Running title: Efeito de búfalos sobre comunidade vegetal.

Guilherme Heck Michels e Flávia Nogueira de Sá

Laboratório de Ecologia de Interações, Departamento Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, RS, 91540-000, Brasil. Fax: +55 51 33087626. E-mail: guilhermehm@hotmail.com

RESUMO - (Impacto de búfalos (*Bubalus bubalis* L.) sobre floresta estacional neotropical em curto e longo prazo). A herbivoria por grandes mamíferos é um fator decisivo no direcionamento de comunidades vegetais, influenciando o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas. Os ungulados, quando exóticos, podem impactar os ecossistemas diferentemente de herbívoros nativos, gerando maiores efeitos nas comunidades de plantas. Os objetivos deste estudo foram avaliar se a presença de búfalos (densidade de 1 animal/ha) impacta as assembléias de plântulas e de arbustos numa floresta estacional semidecídua no sul do Brasil, além de inferir consequências para a manutenção da comunidade vegetal. Para isso realizamos duas abordagens no município de Sentinela do Sul: na primeira, estabelecemos um experimento de exclusão de bubalinos (duração de 14 meses) e na segunda, comparamos três áreas com presença e protegidas desses herbívoros por três e dez anos. Em ambas as abordagens, registramos as seguintes variáveis ecológicas: riqueza, altura média de plantas, cobertura vegetal, diversidade (Shannon), e biomassa. No experimento de exclusão, nenhuma das variáveis apresentou diferenças significativas perante presença e ausência de búfalos (após 14 meses). Na comparação das três áreas as comunidades vegetais mostraram diferenças qualitativas (composição de espécies) no contraste presença *versus* dez anos de exclusão de búfalos, e as variáveis riqueza e altura média sofreram, respectivamente, significativos incremento e decréscimo. A diferença observada para o incremento de diversidade de zero a

dez anos de exclusão foi marginalmente significativa e a compactação do solo apresentou decréscimo em função do tempo de exclusão do gado. Portanto, os resultados do presente trabalho indicam que as manchas florestais não respondem à remoção de búfalos em baixas densidades no curto prazo e, na ausência de grandes herbívoros, a floresta tende a incrementar sua complexidade via aumento de riqueza e diversidade.

Palavras-chave: impacto, ungulados, grandes herbívoros, herbivoria, ecossistemas florestais, distúrbio.

ABSTRACT - (Short and long term buffalo (*Bubalus bubalis* L.) impact on a neotropical seasonal forest). Herbivory by large mammals is a key factor in plant communities, and has effects on growth, survival and reproduction of plants. Ungulates, when exotic, impact ecosystems in a different way compared to the native ones, and may have a more pronounced effect on plant communities. In this study we evaluated buffalo (1 animal/ha density) impact on the seedling and shrub assemblages in a semideciduous seasonal forest in southern Brazil and checked if such impact would affect plant community maintainability. To address these aims we conducted two studies in Sentinela do Sul County: 1. we established a buffalo exclusion experiment (during 14 months) and 2. compared three areas with presence and protected against these herbivores for three and ten years. In both studies, we measured the following ecological variables: plant cover, richness, diversity (Shannon), biomass and average height. In the exclusion experiment, any ecological variable showed significant differences between buffalo presence and absence plots. When the three areas were compared, the communities showed qualitative differences (species composition) in the contrast presence *versus* ten years of buffalo exclusion, and richness and average height showed, respectively, increase and decrease. The difference observed for an increase of diversity between zero and

ten years exclusion was marginally significant, and soil compactation showed retraction in relation to livestock exclusion time. We conclude that forest spots don't answer in short-term to low densities buffalo removal and, in the absence of large herbivores, the forest tends to develop its complexity by richness and diversity increase, in a long-term basis.

Key-words: impact, ungulates, large herbivores, herbivory, forest ecosystems, regeneration, disturbance.

Introdução

A herbivoria está entre os principais fatores bióticos que determinam o crescimento, sobrevivência e reprodução de plantas, influenciando diretamente sua abundância (Hambäck e Beckerman, 2003; Pritinen *et al.*, 2006). Em nível de comunidade, as interações bióticas entre herbívoros e comunidades vegetais não apenas mantêm, mas também promovem a diversidade de espécies (Marquis, 2004).

Quando grandes herbívoros estão presentes em ecossistemas florestais, o incremento em diversidade se dá pela drástica redução de populações vegetais (redução em abundância de espécies mais competitivas), principalmente nos estágios de plântula e semente (Marquis, 2004). Além disso, ungulados também podem afetar outras dinâmicas vegetais, causando diferenças significativas na biomassa vegetal, modificando a assembléia de plântulas (Danell *et al.*, 2003) e relegando a competição dentro da comunidade vegetal a um segundo plano (Ammer, 1996). A fim de melhor caracterizar o impacto, em ambientes florestais é fundamental diferenciar ungulados nativos e introduzidos.

Ungulados nativos

As relações entre florestas e os ungulados nativos estão bem reportadas, especialmente nas florestas temperadas do hemisfério norte (Gill, 1992a; b; Kuiters *et al.*, 1996; Weisberg e

Bugmann, 2003). Mesmo sabendo que a alta e a baixa densidade desses animais está respectivamente relacionada negativa (redução na abundância de espécies sensíveis ao forrageamento) (Putman, 1996) e positivamente (prevenindo a exclusão competitiva) (Kuiters *et al.*, 1996; Royo e Carson, 2005) com a diversidade vegetal, em geral os resultados das investigações a respeito de seu impacto sobre espécies florestais divergem, podendo ser contrastantes em alguns casos (Reimoser e Gossow, 1996). Ungulados podem inclusive promover modificações em nível de ecossistema por meio do intenso consumo de plântulas de espécies-chave. No longo prazo, o decréscimo de abundância de espécies fundamentais para a sobrevivência de animais pode levar a migrações e consequências negativas sobre a dispersão de outras espécies (Danell *et al.*, 2003).

Em virtude dessa disparidade de resultados, estudos que tratem o tema devem envolver maior número de fatores referentes aos animais e às plantas em diferentes escalas, a fim de que seja captada maior variação e os casos particulares possam ser generalizados com maior frequência (Weisberg e Bugmann, 2003). Segundo Reimoser e Gossow (1996), são dois os principais fatores aos quais respondem as comunidades vegetais: i) tipo de distúrbio (natureza, intensidade e duração) e; ii) reação do respectivo sistema, dependente do estado do solo, condições para germinação, densidade da vegetação, composição de espécies, atratividade e tolerância à herbivoria, presença de sementes e condições de luminosidade.

Por conta dessas condições, a tendência é que os estudos do tema migrem do foco particular para abordagens sistêmicas, abrangendo as inúmeras variáveis que tratam por um lado da vegetação e por outro dos herbívoros (Weisberg e Bugmann, 2003). Em florestas habitadas por ungulados nativos essa tendência tem se desenvolvido (Kramer *et al.*, 2006), e percebemos lacunas de conhecimento para áreas florestais onde vivem grandes herbívoros exóticos.

Ungulados exóticos

A presença de ungulados em ambientes onde originalmente inexistiam grandes herbívoros influencia a dinâmica vegetal através do consumo de plantas, pisoteio e deposição de fezes e urina (Dannel *et al.*, 2003). Em algumas florestas a presença de gado pode diminuir em até 65% a densidade de plântulas (Dufour-Dror, 2007) e no sul da América do Sul, além de afetar a composição de espécies por meio do consumo e pisoteio, a ação de herbívoros exóticos afeta interações como a predação, modificando a disponibilidade de recursos e a distribuição de populações animais e vegetais (Vázquez, 2002).

Para florestas tropicais, as densidades de ungulados que permitem a resiliência das formações estão entre 0,8 e 2,5 animais/ha (Dahdouh-Guebas *et al.* 2006) e Sampaio *et al.* (2007) aferiram que 0,5 bovino/ha não apresenta influência significativa sobre o estabelecimento de plântulas em formação de campo/floresta. Além desse aspecto, muitas vezes grandes herbívoros não são considerados os principais norteadores da regeneração de comunidades florestais, havendo fatores abióticos mais importantes que o forrageamento por ungulados (Cuevas e Le Quesne, 2006).

Com base nesses padrões e tomando um foco evolutivo, outras elaborações também mitigam os impactos de grandes herbívoros exóticos sobre a flora sul-americana. Os argumentos remetem à “megafauna” aí existente até o final do Pleistoceno, cuja pressão teria mantido na vegetação atributos robustos quanto à resistência e potencial regenerativo, os quais estariam presentes ainda hoje. Assim, o consumo de biomassa vegetal pelos ungulados exóticos não exerceria tão forte pressão sobre formações campestres e florestais (Galetti, 2004). Todavia, é preciso ponderar que as populações de herbívoros introduzidos e domesticados são superiores às anteriores, o que cria uma situação artificial e certamente aumenta a pressão sobre a vegetação (Putman, 1996; De Vivo e Carmignotto, 2004).

Poderíamos concluir que os padrões de resposta de comunidades florestais a grandes herbívoros exóticos ainda são relativamente desconhecidos, especialmente em formações como aquelas de caráter semidecídua na América do Sul, foco do presente estudo.

Búfalos

As relações entre búfalos (*Bubalus bubalis* L.) e comunidades vegetais são mais bem entendidas em manguezais no sul da Ásia (Dadough-Guebas *et al.*, 2006) e principalmente em savanas e florestas de eucalipto na Austrália, onde a ausência de grandes herbívoros nativos fez com que a flora sofresse drásticas modificações a partir da inserção desses animais e não obtivesse total regeneração após seu controle (Werner, 2005; Petty *et al.*, 2007). Mesmo assim, os búfalos não são considerados os principais direcionadores das populações de plantas nesses ecossistemas, papel exercido em primeiro lugar por outras variáveis como precipitação e ocorrência de fogo (Bowman *et al.*, 2008).

No continente americano, inexistem relatos sobre a influência de búfalos sobre a regeneração florestal, especialmente em ambientes relativamente diversos, como o do presente trabalho (Jurinitz e Jarenkow, 2003). Além disso, muitas vezes herbívoros criados em áreas campestres atingem formações florestais e causam impacto devido à compactação do solo e ao consumo de biomassa vegetal (Cuevas e LeQuesne, 2006).

O objetivo deste estudo é avaliar o impacto de *B. bubalis* sobre a composição de espécies e variáveis ecológicas em manchas de floresta estacional no sul do Brasil em abordagens de curto (14 meses) e longo prazo (3 e 10 anos).

Materiais e métodos

Área de Estudo

A área de estudo situa-se no município de Sentinela do Sul (30°43' S - 51°40' W), a cerca de 100 Km da cidade de Porto Alegre, Brasil (Fig. 1). A topografia é caracterizada por

pequenas elevações (altitude <150 m.s.m.) de substrato granítico, fazendo parte do domínio geológico dos Terrenos Pré-Cambrianos. Os solos são predominantemente Podzólicos Vermelho-Amarelos, minerais, não hidromórficos e profundos (Ker *et al.*, 1986). O clima é subtropical úmido, Cfa *sensu* Köppen. As médias anuais de precipitação e temperatura são, respectivamente, 1730 mm e 18,5°C, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano e uma estação notadamente fria.

Na paisagem local predominam fazendas em cujas áreas de várzea é plantado arroz e nos terrenos acidentados criam-se bovinos, ovinos e bubalinos. Nessas áreas de pecuária ocorrem campos e manchas de Floresta Estacional Semidecídua Submontana (Teixeira *et al.*, 1986), resultando em um mosaico campo/floresta. Essas manchas foram os sítios de amostragem do presente trabalho.

As formações estacionais semidecíduas como a estudada apresentam importância por conterem elementos de diferentes formações florestais ocorrentes no sul do Brasil, gerando um mosaico de espécies bastante particular. Além disso, essa região do estudo pode ser entendida como uma faixa de transição entre uma vegetação predominantemente florestal e os campos que ocorrem no sul do Estado do Rio Grande do Sul e se estendem Uruguai adentro.

Delineamento amostral

Estudamos a assembléia de plântulas em duas abordagens: “experimento” e “comparação de áreas com e sem gado”.

a) Experimento: estendemos cercas retangulares (13x7 m) imunes à entrada de búfalos em oito manchas florestais. Essas manchas têm diferentes tamanhos e foram selecionadas por estarem, durante todo o período de estudo, abertas ao acesso dos búfalos, cuja densidade é de aproximadamente 1 animal/ha.

Dentro e fora de cada cerca estabelecemos parcelas (2x4 m) onde amostramos todos os indivíduos de arbustos e plântulas na faixa de 15 a 100 cm de altura acima do solo,

registrando: 1. identificação da espécie; 2. altura; 3. diâmetro basal; 4. biomassa vegetal total da parcela (para isso, os indivíduos amostrados foram cortados a 1 cm do solo e o material foi levado ao laboratório e mantido em estufa a 40°C por 72 horas para pesagem de biomassa seca). Realizamos amostragem em dois períodos: maio de 2007 (duas parcelas por mancha - uma dentro e uma fora da cerca) e, 14 meses depois, em julho de 2008 (outras 2 parcelas por mancha).

b) Comparação de áreas com e sem gado: estabelecemos parcelas de 2x2 m em três áreas próximas (distância inferior a 4 Km entre si), as quais foram escolhidas por apresentarem manchas de floresta com semelhante composição florística e protegidas da entrada de búfalos por zero (área onde os animais estavam presentes), três e dez anos (a partir daqui, referidas como zero, três e dez). Na área “zero” identificamos oito manchas de floresta e estabelecemos uma parcela em cada, e nas áreas “três” e “dez” encontramos quatro manchas, as quais foram amostradas por respectivas quatro parcelas. Nesta abordagem seguimos os mesmos protocolos descritos em “experimento”.

A partir dos dados obtidos em campo, calculamos riqueza, cobertura vegetal (soma das áreas basais), diversidade (Shannon) e altura média das plantas de cada parcela estudada nas duas abordagens realizadas. Transformamos os valores de diversidade através de cálculo do exponencial dessa variável (Jost, 2006).

Avaliamos também abertura de dossel e compactação do solo em cada área estudada. Para inferir a primeira utilizamos densiômetro ("Spherical densiometer", modelo C, marca Forest Densimeters, Bartlesville, EUA) e realizamos medições sobre cada uma das parcelas amostradas. Para a segunda, estabelecemos transecções próximo aos locais de amostragem da vegetação, avaliando seis pontos através de perfurações com penetrógrafo manual ("Penetrographer^{PAT}", modelo SC-60; marca Soilcontrol, EUA). Utilizamos o horizonte de cinco a 20 cm de profundidade de solo para esta variável.

Análise de dados

Em primeiro lugar buscamos verificar se a abertura de dossel respondia por alguma variação nos dados. Para isso, fizemos regressões lineares com testes de aleatorização para variáveis-resposta e abertura de dossel nas duas abordagens do estudo.

a) Experimento: para análises, usamos valores obtidos através da subtração das variáveis ecológicas do período final (jul/08) daqueles do inicial (mai/07) em cada ambiente – dentro e fora da cerca. A fim de verificar se a remoção dos animais provocou algum efeito na estrutura da comunidade vegetal comparamos a variação de riqueza, diversidade transformada, biomassa, altura média e cobertura vegetal ao longo dos 14 meses de experimento, dentro e fora da cerca. Uma vez que a abertura de dossel não se mostrou um fator importante (ver resultados), analisamos cada variável ecológica de forma independente através de análise de variância (ANOVA) com testes de aleatorização (Pillar e Orłóci, 1996). Para esta análise consideramos cada variável ecológica como resposta ao fator “presença de búfalos” (dois níveis), sendo cada unidade amostral considerada um bloco.

A fim de verificar diferenças na composição da comunidade nesse intervalo de 14 meses, comparamos matrizes de abundância (contagem simples) de espécies através de análise de variância multivariada (MANOVA) com testes de aleatorização (Pillar e Orłóci, 1996), utilizando distância de corda como medida de semelhança.

b) Comparação de áreas com e sem gado: comparamos as variáveis ecológicas nas três situações (zero, três e dez anos) através de ANOVA com testes de aleatorização (Pillar e Orłóci, 1996), já que a abertura de dossel não se mostrou um fator importante (ver resultados). Os procedimentos foram os seguintes: variáveis ecológicas como respostas (não utilizamos valores de subtração como na situação anterior) e o fator “ausência de búfalos” em três níveis – zero, 36 e 120 meses -, tendo o primeiro oito unidades amostrais e os demais quatro.

Da mesma forma descrita para “experimento”, testamos as diferenças entre matrizes de abundância de espécies através de MANOVA com teste de aleatorização (Pillar e Orlóci, 1996) conforme o fator “tempo de exclusão de búfalos” (zero, 36 e 120 meses), valendo-nos de distância de corda como medida de semelhança.

De modo complementar, testamos as diferenças para compactação de solo através de ANOVA com testes de aleatorização (Pillar e Orlóci, 1996) em quatro níveis do fator “presença de gado” - zero, 14, 36 e 120 meses de exclusão. Para todas as análises, utilizamos o programa MULTIV (Pillar, 1997).

Resultados

Compactação de solo e abertura de dossel

A compactação de solo na faixa de 5 a 20 cm de profundidade diminuiu em função do tempo de exclusão de grandes herbívoros, apresentando significância os contrastes 0-14, 0-120, 14-120 e 36-120 meses de exclusão (Tab. 4; Fig. 2). As regressões lineares da abertura de dossel com as variáveis ecológicas não foram significativas, exceto para marginalmente para cobertura vegetal na ($R^2 = 0,196$; $P = 0,074$).

Experimento

Registramos 57 espécies, sendo 15 arbustivas e 42 arbóreas (na forma de plântulas). Ervas não foram amostradas, mas observações na área de estudo sugerem baixa riqueza e cobertura vegetal. Após 14 meses, nas áreas de exclusão de gado houve incremento de uma espécie de arbusto e decréscimo de duas arbóreas. Nos sítios abertos ao pastoreio houve incremento de nove espécies arbóreas e decréscimo de uma arbustiva. As espécies de maior abundância foram *Eugenia schuechiana* (Myrtaceae) e *Faramea montevidensis* (Rubiaceae), ambas de hábito arbóreo, e os arbustos *Pavonia sepium* (Malvaceae), *Psychotria leiocarpa* (Rubiaceae) e *Sida* sp. (Malvaceae).

As ANOVAS realizadas a partir das diferenças entre variáveis ecológicas (Tab. 1) não se mostraram significativamente diferentes em função dos 14 meses de exclusão de búfalos (Tab. 2). Também encontramos ausência de significância para a MANOVA que comparou a composição de espécies nesse mesmo período (Soma de quadrados entre grupos = 0,39; P = 0,91).

Comparação de áreas com e sem gado

A amostra das áreas de zero, 36 e 120 meses de exclusão de gado registrou 52 espécies, sendo 35 de hábito arbóreo e 17 arbustos. As espécies mais abundantes foram *F. montevidensis* e *P. leiocarpa*.

As ANOVAS mostraram padrões de incremento de riqueza nos contrastes 0 - 36 e 0 - 120 meses de exclusão de grandes herbívoros e decréscimo de altura média de plantas no contraste 0 -120 meses. Os valores de diversidade, marginalmente significativos, aumentaram conforme o tempo de ausência de grandes herbívoros, sendo mais evidentes as diferenças no contraste 0 - 120 meses de exclusão. (Tab. 3).

Diferenças na composição de espécies testadas através de MANOVA apresentaram padrão de significância marginal (Soma de quadrados = 2,23; P = 0,057), o qual foi mais evidente no contraste 0 - 120 meses de exclusão de grandes herbívoros (Soma de quadrados = 1,37; P = 0,086).

Discussão

Na abordagem “experimento”, tanto as variáveis ecológicas quanto a composição de espécies não apresentaram diferenças evidentes perante o fator “exclusão de búfalos”. Entretanto, para “comparação de áreas com e sem gado” fica claro o incremento de riqueza e diversidade, além de decréscimo de altura média de plantas. Observamos também que a comunidade se modifica qualitativamente, via mudança na composição de espécies.

Composição florística

Em todas as amostragens as árvores mostraram maior número de espécies em relação aos arbustos, mas a riqueza do primeiro grupo é ainda bastante inferior às 69 espécies arbóreas adultas registradas em área de floresta primária próxima (Jurinitz e Jarenkow, 2003). Esta diferença pode estar relacionada a dois tipos de impacto: i) a histórica exploração das florestas da região para extração de madeira para fins domésticos (lenha, cercas, pequenas construções) (G.H. Michels, informações pessoais), em que são eleitas espécies preferenciais as quais, no longo prazo, desaparecem das matas (muitas delas não foram por nós amostradas, tais como *Cedrela fissilis* (Meliaceae), *Myrcianthes gigantea* (Myrtaceae), entre outras), e; ii) criação de herbívoros tais como bovinos, bubalinos, ovinos e equinos em áreas de mosaico campo/floresta, situação que pode levar a consequências para a comunidade vegetal pelo consumo e pisoteio de plantas.

Entre as plântulas mais abundantes estão espécies que nas áreas de estudo apresentam grande quantidade de indivíduos adultos (G.H. Michels, observações pessoais), o que é refletido por sementes mais numerosas (Spadari *et al.*, 2008) e, conseqüentemente, pela sua abundância no banco de plântulas. Mesmo assim, inúmeras espécies levantadas naquela floresta primária se mostraram ausentes tanto nos estágios de plântula como de adulto no presente trabalho. Tal observação limita de certa forma o amadurecimento das manchas amostradas em termos de riqueza, já que a chegada de novos diásporos que não os de indivíduos adultos da própria comunidade não está acontecendo (Spadari *et al.*, 2008).

Compactação de solo e abertura de dossel

O decréscimo de compactação de solo em função do tempo de exclusão de grandes herbívoros mostra que sua presença, via pisoteio, pode influenciar as dinâmicas vegetais. Esses resultados convergem com aqueles encontrados por Danell *et al.*(2003), que elenca a alta pressão de animais com a mortalidade de plantas. No presente trabalho, riqueza,

diversidade e cobertura vegetal mostram tendências crescentes quando o tempo de exclusão é superior a três anos, acusando a presença dos búfalos como fator limitante do incremento de tais variáveis nas áreas sem exclusão. A compactação de solo praticamente concorre de modo polar aos valores dessas variáveis ecológicas, ou seja, à medida que aumentam seus valores, decresce a compactação de solo. Entendemos essa característica ambiental como um dos meios através dos quais os animais influenciam os parâmetros vegetais.

A abertura de dossel, por não responder pela variação das variáveis ecológicas no presente estudo, foi excluída dos modelos de análise. A significância marginal encontrada em relação à cobertura vegetal foi descartada em função de explicar de modo tênue a variação dos dados (baixos valores de R^2). Contudo, em muitas ocasiões a luminosidade (aqui aferida indiretamente através de abertura de dossel) é determinante importante de taxas de crescimento e composição de espécies, especialmente na ausência de grandes herbívoros, o que se faz notável em florestas temperadas (Ammer, 1996).

Experimento

Nesta abordagem notamos que as variáveis ecológicas não apresentam padrão uniforme de variação frente à exclusão de búfalos, o que pode ser observado tomando-se como base as médias das diferenças entre o período final e inicial do experimento.

Em trabalhos envolvendo búfalos, alguns parâmetros como cobertura vegetal mostram incremento na presença desses animais, como é o caso de savanas de eucaliptos na Austrália (Bowman *et al.*, 2008). Tal resultado se mostrou relacionado à baixa densidade de búfalos, contudo essa conclusão não pode ser expandida devido ao fato de que, no referida publicação, os valores de densidade não eram objetivos e sim inferidos indiretamente, como a partir de trilhas deixadas pelos animais. Por outro lado, no mesmo tipo de ambiente outro estudo apontou os búfalos como norteadores das dinâmicas vegetacionais, modificando a composição e a abundância das comunidades, além de afetar interações de competição (Petty

et al., 2007). Devemos salientar que a realidade amostrada nesses trabalhos não pode ser diretamente comparada com a que estudamos, visto que naquelas áreas outras variáveis como ocorrência de fogo estão intimamente relacionadas com o comportamento da comunidade vegetal (Werner, 2005) e nas áreas de floresta tropical as respostas perante a presença e ausência de búfalos ainda continuam pouco esclarecidas (Petty *et al.*, 2007).

Em manguezais o consumo de plantas por búfalos sob baixíssimas cargas (0,08 animais/ha) leva ao estímulo do crescimento das plantas (Dahdouh-Guebas *et al.*, 2006), sendo o mesmo direcionamento percebido em florestas temperadas para outras espécies animais (Putman, 1996). Parece que quando não estão em altas densidades, grandes herbívoros exóticos não são fator decisivo na sobrevivência de plântulas. Segundo Sampaio *et al.* (2007), na região central do Brasil a densidade de 0,5 animais/ha não apresenta influência sobre o estabelecimento e, nesta carga, apenas cinco por cento da mortalidade de plântulas se deve ao gado. Conforme esses resultados, ungulados inseridos, quando em baixas densidades, geram efeitos semelhantes a herbívoros nativos, o que leva a crer que ambientes florestais em geral apresentam certa estabilidade, suportando a presença dessas pequenas cargas de grandes herbívoros (Begon *et al.*, 1996; Marquis, 2004).

Ainda, devemos salientar que existem diferenças entre as respostas de plântulas em relação a galhos e rebrotes de indivíduos maiores (Danell *et al.* 2003). As plantas que desenvolvem caracteres genéticos próprios (plântulas) geralmente respondem em um prazo maior do que aquelas que são partes de outro indivíduo, o que, em parte, explica a ausência de diferenças das comunidades amostradas, visto que amostramos aquela classe de vegetais provenientes de reprodução sexuada e conseqüentemente tratamos com maior prazo de respostas. É possível que o intervalo amostrado não tenha sido suficiente para essa categoria mostrar diferenças significativas.

Observamos em “experimento” a ausência de uma interpretação uniforme a partir dos parâmetros estudados. A baixa densidade de búfalos na área de estudo (1 animal/ha) também contribui para que o impacto não seja evidente para 14 meses de exclusão e aproxima os sítios amostrados a situações de ecossistemas onde existem ungulados nativos. A ausência de mudanças esperadas na comunidade vegetal também foi o resultado para outro trabalho durante 27 meses de exclusão (Cuevas e LeQuesne, 2006), o que indica a necessidade de maior intervalo de tempo para que se possa observar uma diferença efetiva relacionada com a alteração da comunidade vegetal devido à ausência do gado.

Comparação de áreas com e sem gado

Obedecida a condição de acompanhamento por longo prazo, percebemos incremento em riqueza e diversidade nas áreas protegidas de grandes herbívoros, além de decréscimo em altura média de plantas e modificação na composição de espécies.

Em relação à riqueza, podemos interpretar o aumento dessa variável nas áreas protegidas de gado como padrão oposto àquele descrito por Vázquez (2002), que atesta o crescimento de espécies exóticas nas áreas de presença de grandes herbívoros como veículo para o aumento da riqueza. É possível que a amostragem aqui realizada, por elencar apenas duas espécies consideradas exóticas (*Citrus* sp. e *Triunfetta* sp.), reaja de modo oposto ou que o gado não seja vetor das espécies da área de estudo. Este padrão de aumento de riqueza na presença dos animais parece ser mais frequente em ambientes campestres via inserção de gramíneas, as quais não foram alvo deste estudo, ou em florestas temperadas, onde outros autores também atestam aumento de riqueza e diminuição da densidade de plantas na presença de grandes herbívoros (Dufour-Dror, 2007).

O padrão observado para riqueza no presente estudo está relacionado com abordagens clássicas do tema (Begon *et al.*, 1996), que referem o consumo de plantas como impacto

direto à comunidade vegetal. Havendo uma pressão de seleção pela herbivoria e aumento da compactação do solo em função do pisoteio, ocorre redução no número de espécies.

A respeito da diversidade, Putman (1996) atestou que a alta carga de animais pode reduzir esta variável por selecionar apenas algumas espécies resistentes, e observando a reflexão desse padrão na riqueza, podemos interpretar a densidade de animais na área de estudo, antes considerada baixa (1 animal/ha - Dahdouh-Guebas *et al.*, 2006), como significativamente impactante sobre duas variáveis ecológicas - riqueza e diversidade.

Com base no decréscimo de diversidade na presença de gado, levamos a análise no mesmo sentido de Záchia e Waechter (2006), os quais elencam bovinos como animais não seletivos. Aparentemente esse comportamento é compartilhado por *B. bubalis*, já que a diversidade apresenta tendência decrescente quando a herbivoria não é seletiva (impedimento da exclusão competitiva - Begon *et al.*, 1996).

Para altura média de plantas, os padrões são contrários aos descritos por Danell *et al.* (2003) e Ammer (1996). Enquanto esses autores relacionaram o consumo de plântulas por alta densidade de animais com uma diminuição e uniformização da altura em comparação com áreas de exclusão, nós encontramos tendência contrária, isto é, incremento em altura média na presença dos herbívoros. Ainda, sabemos que altas densidades de animais tendem a diminuir a sobrevivência de plântulas (Danell *et al.* 2003), o que leva também a decréscimo de altura média.

Cabe a partir daqui uma reflexão sobre as estimativas de densidade geralmente utilizadas em trabalhos que envolvem as relações de grandes herbívoros e florestas. Muitas vezes se explica comportamentos opostos de algum parâmetro ecológico da vegetação (diversidade, por exemplo) com altas e baixas densidades de animais, como citado nos parágrafos acima. A unidade geralmente utilizada (animais/ha) não é a mais adequada para comparar espécies animais e diferentes formações florestais (generalização em Dahdouh-

Guebas *et al.*, 2006), visto que a massa animal varia entre espécies e o caráter da vegetação entre formações. Talvez a melhor solução fosse utilizar valores de biomassa aérea vegetal/peso vivo animal. Essa elaboração pode explicar de certa forma o comportamento da altura média de plantas. Se essas medidas de densidade apresentassem maior acurácia, seria possível atribuir ou não alguma variação a esse fator.

A respeito de diferentes formações florestais, notamos que impactos de herbívoros sobre matas mais diversas podem ser maiores do que em florestas temperadas (Bunnell e Boyland, 2003), principalmente pelo fato de as primeiras exibem plantas mais palatáveis que coníferas, as quais em geral são bastante representativas nas formações temperadas. Sob esse ponto de vista, as diferenças encontradas para as variáveis ecológicas evidenciam essa disparidade de caráter temperado/tropical, o que também ocorreu para a estrutura da comunidade.

A fim de avaliar a mudança na composição de espécies, podemos observar padrões que mostram certa relação com aquele aqui encontrado. Reimoser e Gossow (1996) enunciaram mudanças estruturais sem modificações em abundância ou diversidade para áreas de exclusão de ungulados nativos na Áustria, e salientam que no curto prazo os resultados não mostram tendências evidentes. Mesmo assim, a maioria dos estudos atesta diferenças na estrutura-diversidade (Kuiters *et al.*, 1996; Vázquez, 2002) sendo o resultado condizente com aquele aqui encontrado.

Fazendo uma análise ampla acerca dos resultados do presente trabalho, podemos perceber alguns fatores paralelos que não foram amostrados e podem responder por boa parte dos direcionamentos encontrados. Segundo Kramer *et al.* (2006), grandes herbívoros tendem a passar a maior parte do tempo em ambientes abertos, principalmente pelo fato de ervas apresentarem maiores graus de digestibilidade. Essa conclusão é pertinente à realidade de mosaicos campo/floresta amostrada, onde os búfalos parecem utilizar as manchas de mata

sem fins especificamente alimentares. Mesmo com essa característica, os búfalos presentes na área estudadas transitavam frequentemente nas manchas florestais, o que foi aferido através de armadilhas de pegadas (G.H. Michels, observações pessoais).

A ausência de diferenças para as variáveis ecológicas na abordagem “experimento” e as evidências encontradas em “comparação de áreas sem gado” podem estar relacionadas à estabilidade dessas manchas por fazerem parte de ecossistemas que evoluíram na presença de grandes herbívoros (Galetti, 2004). Tais regiões são então menos vulneráveis aos impactos causados por esses animais. Além do fator estabilidade, trabalhamos também com a hipótese da necessidade de longo período de acompanhamento para que as diferenças nas variáveis ecológicas se evidenciem.

Bugmann e Weisberg (2003) corroboram a afirmação que regeneração não ocorre em curto espaço de tempo nem em pequena escala, além de que regras gerais são difíceis de encontrar. Trata-se de um processo dependente de “janelas de oportunidade” (abertura de clareiras, ocorrência de fogo), e aí a presença de herbívoros pode ser decisiva para algumas espécies, já que nesse caso os animais exercem forte pressão seletiva sobre os regenerantes.

A respeito do mesmo tema, sabemos que nas florestas temperadas do sul da América do Sul os ungulados exóticos atuam negativamente sobre a regeneração, mas é salientado que os resultados não podem ser expandidos para outros tipos florestais em virtude de serem florestas dominadas por poucas espécies (Vázquez, 2002). Mesmo que neste trabalho tenhamos evidentes diferenças para três e dez anos de exclusão de gado, é fundamental enunciar nesta seção o estudo desenvolvido no Chile por Cuevas e LeQuesne (2006). Talvez a formação florestal aí estudada seja a de nível de complexidade mais semelhante com a do presente trabalho, e as hipóteses de aumento de cobertura vegetal e aumento de espécies arbóreas em áreas de exclusão não foram corroboradas, o que reforça a condução de estudos de longo prazo no estudo da relação entre ungulados e florestas.

Conclusões

Florestas relativamente diversas no sul do Brasil não modificam os principais parâmetros de comunidade imediatamente após a remoção de búfalos. No curto prazo, os resultados de exclusão de grandes herbívoros não podem ser preditos com segurança, visto que variam entre os estudos.

As diferenças na estrutura da vegetação e o incremento de riqueza e diversidade evidenciam modificações nas manchas de floresta após três anos de ausência de ungulados. Dessa forma, somente a partir de estudos de longo prazo é possível precisar em que escala a presença desses animais compromete o desenvolvimento de formações florestais na América do Sul.

A fim de permitir a regeneração da floresta, é recomendável que os búfalos sejam excluídos das manchas. Mesmo em densidades consideradas baixas, tais como 1 animal/ha, esses animais provocam impacto à floresta, principalmente através do aumento da compactação do solo e modificação da comunidade de plântulas e arbustos.

Agradecimentos

Ao CNPq pela concessão de bolsa de estudo, ao PPG Ecologia - UFRGS, à família Volkmann pelo auxílio logístico e a todos que de formas mais ou menos explícitas contribuíram para o desenvolvimento e conclusão do trabalho.

Referências

- Ammer C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecol Manag* 88, 43-53.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., 1996. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*, Blackwell Scientific Publications, London.

- Bowman D. M. J. S., Riley J.E., Boggs G.S., Lehmann C.E.R., Prior L.D., 2008. Do feral buffalo (*Bubalus bubalis*) explain the increase of woody cover in savannas of Kakadu National Park, Australia? *J Biogeogr* 35, 1976-1988.
- Bugmann H., Weisberg P., 2003. Forest-ungulate interactions: monitoring, modeling and management. *J Nat Conserv* 10, 193–201.
- Bunnell F.L., Boyland M., 2003. Decision-support systems: it's the question not the model. *J Nat Conserv* 10, 269-279.
- Cuevas J.G., LeQuesne C., 2006. Low vegetation recovery after short-term cattle exclusion on Robinson Crusoe Island. *Plant Ecol* 183, 105–124.
- Dahdouh-Guebas F., Vrancken D., Ravishankar T. Koedam N., 2006. Short-term mangrove browsing by feral water buffalo: conflict between natural resources, wildlife and subsistence interests? *Environ Conserv* 33, 157–163.
- Danell K., Bergstro R., Edenius L., Ericsson G., 2003. Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *Forest Ecol Manag* 181, 67–76.
- De Vivo M., Carmignotto A.P., 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *J Biogeogr* 31, 943–957.
- Dufour-Dror J., 2007. Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel. *Acta Oecol* 31, 223–228.
- Galetti M., 2004. Parques do Pleistoceno: recriando o Cerrado e o Pantanal com a megafauna. *Natureza & Conservação* 2, 19-25.
- Gill R.M.A., 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests. I. Deer. *Forestry* 65, 145-169.
- Gill R.M.A., 1992b. A review of damage by mammals in north temperate forests. III. Impact on trees and forests. *Forestry* 65, 363-388.

- Hambäck P.A., Beckerman A.P., 2003. Herbivory and plant resource competition: a review of two interacting interactions. *Oikos* 101, 26–37.
- Jost L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363-375.
- Jurinitz C. F., Jarenkow J.A., 2003. Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Bot* 26, 475-487.
- Ker J.C., Almeida J.A., Fasolo P.J., Hochmüller D.P., 1986. Pedologia. *In* Levantamento de recursos naturais. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, v.33, p.405-540.
- Kramer K., Groot Bruinderink G.W.T.A., Prins H.H.T., 2006. Spatial interactions between ungulate herbivory and forest management. *Forest Ecol Manag* 226, 238-247.
- Kuiters A.T., Mohren G.M.J., Van Wieren S.E., 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems. *Forest Ecol Manag* 88, 1-5.
- Marquis R.J., 2004. Herbivores rule. *Science* 305, 619 - 621.
- Petty A.M., Werner P.A., Lehmann C.E.R., Riley J.E., Banfai D.S., Elliott, L.P., 2007. Savanna responses to feral buffalo in Kakadu National Park, Australia. *Ecol Monogr* 77, 441-464.
- Pillar V.P., 1997. Multivariate exploratory analysis and randomization testing with MULTIV. *Coenosis* 12, 145-148, disponível em <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.
- Pillar V.P., Orłóci L., 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups, *J Veg Science* 7, 585-592.
- Prittinen K., Pusenius J., Tahvanainen J., Rousi M., Heinonen J., Roininen H., 2006. Herbivory modifies the genetic structure of birch populations. *Oikos* 114, 465-470.
- Putman R.J., 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecol Manag* 88, 205-214.

- Reimoser F., Gossow H., 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecol Manag* 88, 107-119.
- Royo A., Carson W.P., 2005. The herb community of a tropical forest in central Panamá: dynamics and impact of mammalian herbivores. *Oecologia* 145, 66-75.
- Sampaio A.B., Holl K.D., Scariot A., 2007. Regeneration of seasonal deciduous forest tree species in long-used pastures in central Brazil. *Biotropica* 39, 655-659.
- Spadari C.C., Michels G.H., Nogueira-de-Sá F., 2008. Chuva de sementes em uma floresta semidecidual no sul do Brasil e implicações para sua regeneração. *In XX Salão de Iniciação Científica, PROPESQ, UFRGS, Porto Alegre.*
- Teixeira M.B., Coura Neto A.B., Pastore U., Rangel Filho A.L.R., 1986. As regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. *In Levantamento de recursos naturais. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, v.33, p.541-632.*
- Vázquez D., 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biol Invasions* 4, 175–191.
- Weisberg P., Bugmann H., 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecol Manag* 181, 1–12.
- Werner P., 2005. Impact of feral water buffalo and fire on growth and survival of mature savanna trees: An experimental field study in Kakadu National Park, northern Australia. *Austral Ecol* 30, 625–647.
- Záchia R.A., Waechter J.L., 2006. Effects of cattle disturbance on the herb and shrub components in a dune forest of the Lagoa do Peixe National Park, Southern Brazil. Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Tese de Doutorado).

Anexo1. Espécies amostradas e respectivas abundâncias nas diferentes abordagens do estudo.

Abordagem do estudo / tamanho das parcelas (m)	Experimento / 4x2				Comparação de áreas com e sem gado / 2x2		
	8	8	8	8	8	4	4
Número de parcelas amostradas	Gado presente				Meses de exclusão de gado		
	Sim	Não	Sim	Não	0	36	120
Período de amostragem	maio/2007		julho/2008				
Espécie							
<i>Acalypha</i> sp.	2	0	1	0	0	0	0
<i>Acanthaceae</i> 01	0	0	0	0	0	2	0
<i>Allophylus edulis</i>	1	2	1	2	0	0	0
<i>Bacharis</i> sp.	0	0	0	0	0	3	0
<i>Banara parviflora</i>	2	0	0	0	0	0	0
<i>Blepharocalix salicifolius</i>	13	12	5	6	1	0	7
<i>Boraginaceae</i> 01	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cabrlea canjerana</i>	0	2	2	0	0	0	0
<i>Calliandra brevipes</i>	0	5	3	0	0	2	0
<i>Calyptranthes concinna</i>	0	3	0	1	0	0	0
<i>Calyptranthes pileata</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Casearia decandra</i>	4	8	8	1	2	2	4
<i>Casearia silvestris</i>	2	1	2	3	1	0	0
<i>Celtis iguanaea</i>	6	3	1	0	0	0	0
<i>Cestrum</i> sp.	9	0	2	2	0	0	1
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	2	9	1	0	0	1	0
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Citrus</i> sp.	0	1	0	0	0	1	1
<i>Cordia ecalyculata</i>	0	0	1	0	1	0	0
<i>Cupania vernalis</i>	10	13	14	12	0	1	0
<i>Daphnopsis racemosa</i>	34	22	18	23	7	5	20
Dicot. 01	0	0	0	1	0	0	0
Dicot. 02	0	0	2	1	2	0	0
Dicot. 03	0	0	0	0	0	0	1
Dicot. 04	0	0	0	0	0	0	1
<i>Erythroxylum argentinum</i>	7	7	6	8	1	0	3
<i>Eugenia hiemalis</i>	5	8	1	8	0	1	0
<i>Eugenia ramboi</i>	3	5	1	7	0	0	0
<i>Eugenia schuechiana</i>	31	32	34	25	9	13	4
<i>Eugenia uniflora</i>	8	3	8	1	3	0	0
<i>Fabaceae</i> 01	0	0	0	1	0	0	0
<i>Faramea montevidensis</i>	54	28	74	58	23	74	107
<i>Guapira opposita</i>	4	7	2	9	1	0	1
<i>Guarea macrophylla</i>	0	1	4	5	0	0	0
<i>Gymnanthes concolor</i>	2	6	2	0	0	0	0
<i>Lauraceae</i> 01	3	0	0	0	0	0	0
<i>Lauraceae</i> 02	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lauraceae</i> 03	0	0	1	0	0	0	0

<i>Leandra</i> sp.	0	7	0	10	0	4	4
<i>Matayba elaeagnoides</i>	4	7	11	13	1	1	7
<i>Miconia hiemalis</i>	0	0	1	1	0	1	0
<i>Miconia pusiliflora</i>	7	0	3	4	1	0	8
<i>Miconia</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0
<i>Mollinedia shottiana</i>	1	1	4	0	0	0	0
<i>Myrcia glabra</i>	0	0	1	0	0	1	26
<i>Myrcia palustris</i>	2	3	4	0	0	0	3
<i>Myrsine coriacea</i>	0	2	0	0	0	0	0
<i>Myrsine lorentziana</i>	3	5	3	1	0	0	13
Myrtaceae 01	0	0	0	0	0	2	0
<i>Ocotea puberula</i>	2	1	1	3	1	0	1
<i>Ocotea pulchella</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pavonia sepium</i>	20	30	12	49	5	1	4
<i>Piper aduncum</i>	1	1	0	0	0	1	0
<i>Prunus myrtifolia</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Psidium cattleyanum</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Psychotria brachyceras</i>	15	12	21	18	6	5	1
<i>Psychotria cartagenensis</i>	6	5	5	12	0	7	8
<i>Psychotria leiocarpa</i>	18	45	26	33	5	31	4
<i>Psychotria</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rollinia silvatica</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ruhelea</i> sp.	5	4	0	1	0	0	0
Salicaceae 01	0	1	0	0	0	0	0
<i>Scutia buccifolia</i>	0	0	1	3	1	0	3
<i>Sebastiania serrata</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Seguiera</i> sp.	0	0	0	0	0	0	22
<i>Sida</i> sp.	57	42	30	20	19	0	1
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0	0	1	0	1	0	0
<i>Solanum arenarium</i>	5	5	5	2	0	0	0
<i>Solanum</i> sp.	0	1	1	4	0	0	2
<i>Sorocea bonplandii</i>	0	1	0	0	0	1	0
<i>Strychnos brasiliensis</i>	4	0	0	0	0	0	0
<i>Styrax acuminatus</i>	0	0	2	0	0	0	0
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	3	5	2	1	0	8	0
<i>Trichilia clausenii</i>	0	4	2	1	0	1	0
<i>Triunfetta</i> sp.	15	26	10	17	4	0	1
<i>Trixis praestans</i>	0	1	0	0	0	0	3
<i>Vassobia breviflora</i>	0	0	1	0	0	0	1
Verbenaceae 01	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	1	0	1	3	0	1	1

Tabela 1. Valores de diferenças entre o período final e inicial de experimento de 14 meses de exclusão de búfalos para riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média de plantas.

Búfalos	Média		Amplitude			
	Presentes	Ausentes	Valores máximos		Valores mínimos	
			Presentes	Ausentes	Presentes	Ausentes
<u>Variáveis ecológicas</u>						
Riqueza	-0,5	-1,87	8	4	-10	-11
Cobertura vegetal (cm ²)	4,5	3,78	38,91	32,51	-11,97	-16,59
Exp (Shannon)	-1,49	-0,93	3,01	4,56	-8,39	-6,73
Biomassa (g)	12,88	28,74	190,84	408,98	-149,53	-178,07
Altura média (cm)	-0,09	3,77	7,33	9,24	-9,53	-5,11

Tabela 2. Resultados de ANOVAs com testes de aleatorização para efeitos de búfalos sobre riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média em uma comunidade vegetal sujeita a experimento de exclusão desses herbívoros por 14 meses.

Fator	Riqueza		Cobertura vegetal		Diversidade		Biomassa		Altura média	
	SS	P	SS	P	SS	P	SS	P	SS	P
Bloco	329,94		0,49		163,34		1,81		170,43	
Búfalos										
Entre grupos	7,56	0,56	0,0004	0,86	1,25	0,59	0,0091	0,86	59,42	0,19
Dentro de grupos	90,94		0,49		25,79		1,81		201,21	
Total	428,44		0,98		190,39		3,62		431,06	

Tabela 3. Resultados de ANOVAs com testes de aleatorização para comparar comunidades vegetais de áreas de presença e ausência de grandes herbívoros por 36 e 120 meses segundo as variáveis riqueza, cobertura vegetal, diversidade, biomassa e altura média de plantas.

Fator	Riqueza		Cobertura vegetal		Diversidade		Biomassa		Altura média	
	SS	P	SS	P	SS	P	SS	P	SS	P
Tempo de exclusão de gado										
Entre grupos	268,69	0,007	13,47	0,79	1,61	0,11	771,64	0,96	1038,1	0,045
Contrastes (meses de exclusão)										
0 – 36	80,67	0,039	0,77	0,85	0,71	0,19	38,13	0,96	531,65	0,12
0 – 120	253,5	0,007	9,42	0,66	1,38	0,06	551,14	0,83	835,35	0,058
36 – 120	36,13	0,3	11,66	0,47	0,08	0,61	659,39	0,77	25,62	0,32
Dentro de grupos	213,75		395,49		4,07		1,41x10 ⁵		1826,5	
Total	482,44		408,96		5,69		1,42x10 ⁵		2864,6	

Tabela 4. Resultados de ANOVA com testes de aleatorização para comparação de valores de compactação de solo em áreas de presença e ausência de grandes herbívoros por 14, 36 e 120 meses.

	Entre grupos	CONTRASTES (meses)						Dentro de grupos	Total
		0 – 14	0 – 36	0 – 120	14 – 36	14 – 120	36 – 120		
Soma de quadrados(SS)	53869	32994	5643,4	32805	110,33	9119,3	6320,1	3,04x10 ⁵	3,58x10 ⁵
P	0,003	0,003	0,27	0,009	0,77	0,01	0,01		

Figura 1. Localização da área de estudo. Em preto, no mapa menor, localiza-se o Estado do Rio Grande do Sul.

Figura 2. Compactação do solo de cinco a 20 cm de profundidade nas áreas investigadas para ambas as abordagens estudadas – sem exclusão (zero) e gado ausente por 14, 36 e 120 meses.

Figura 3. Médias das variáveis ecológicas em ambientes com presença e ausência de búfalos. Barras pretas correspondem ao início do experimento (tempo zero, início da exclusão do gado) e cinzas ao fim do experimento (14 meses de exclusão).

Figura 4. Médias das variáveis ecológicas analisadas em comunidades vegetais abertas (zero) e protegidas de búfalos por três e dez anos.

Fig. 1



Fig. 2

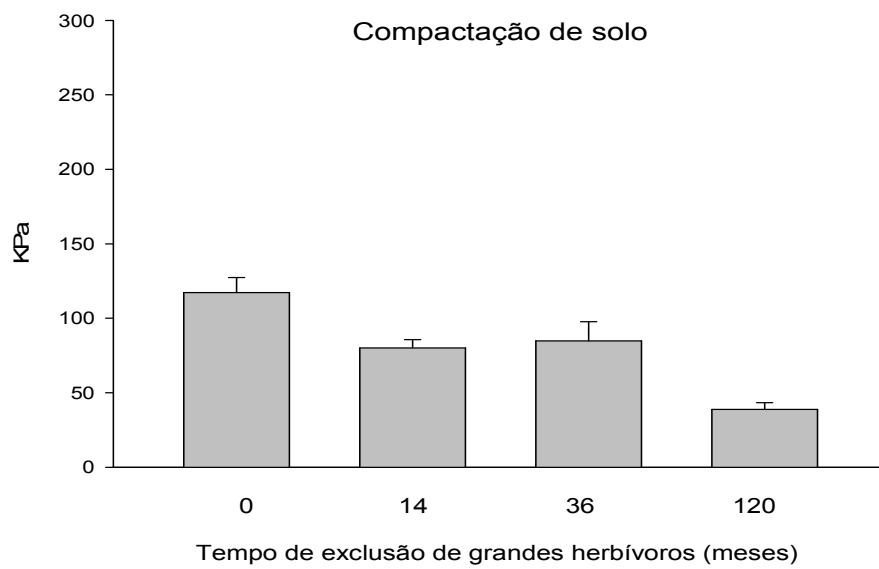


Fig. 3

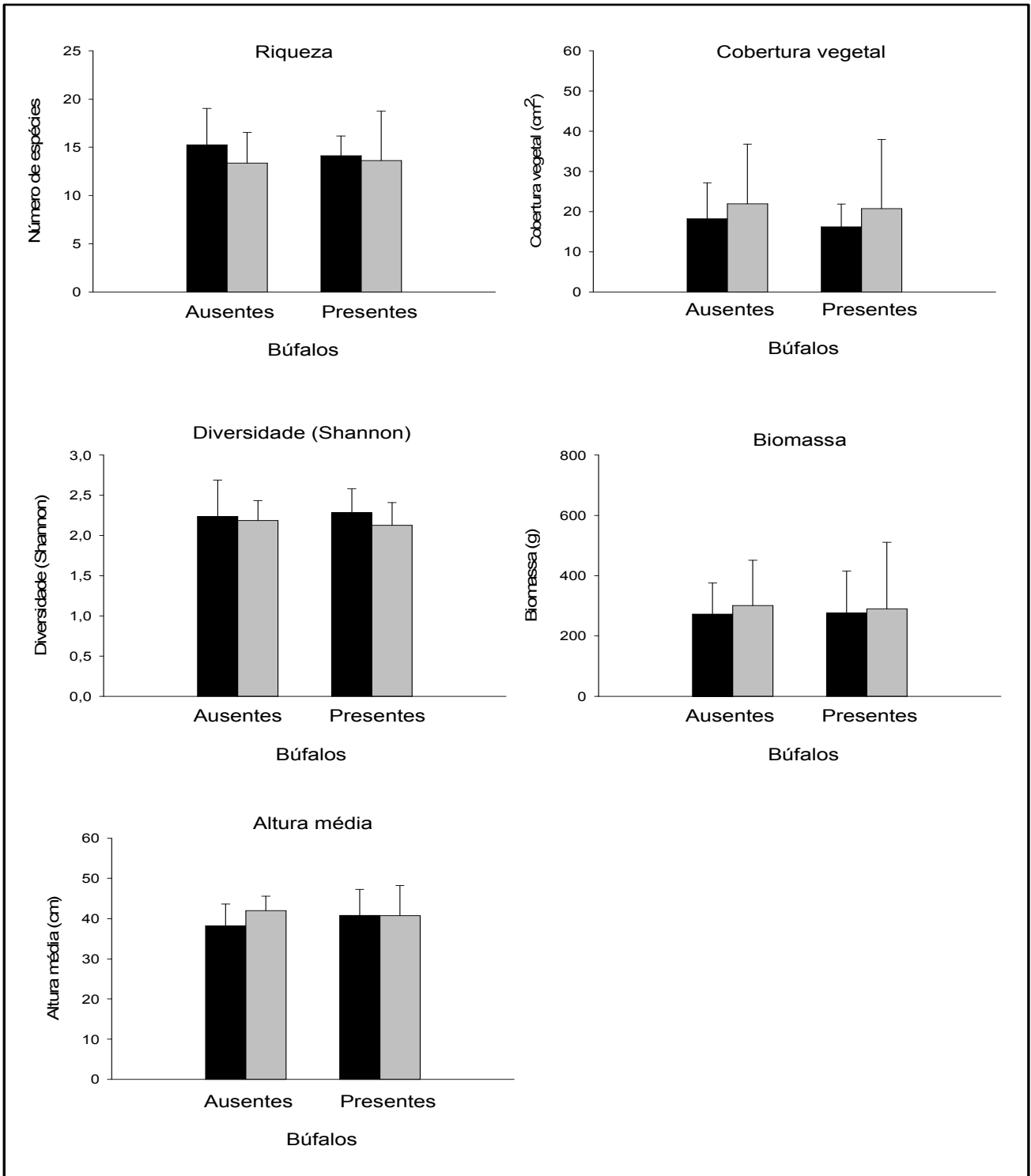
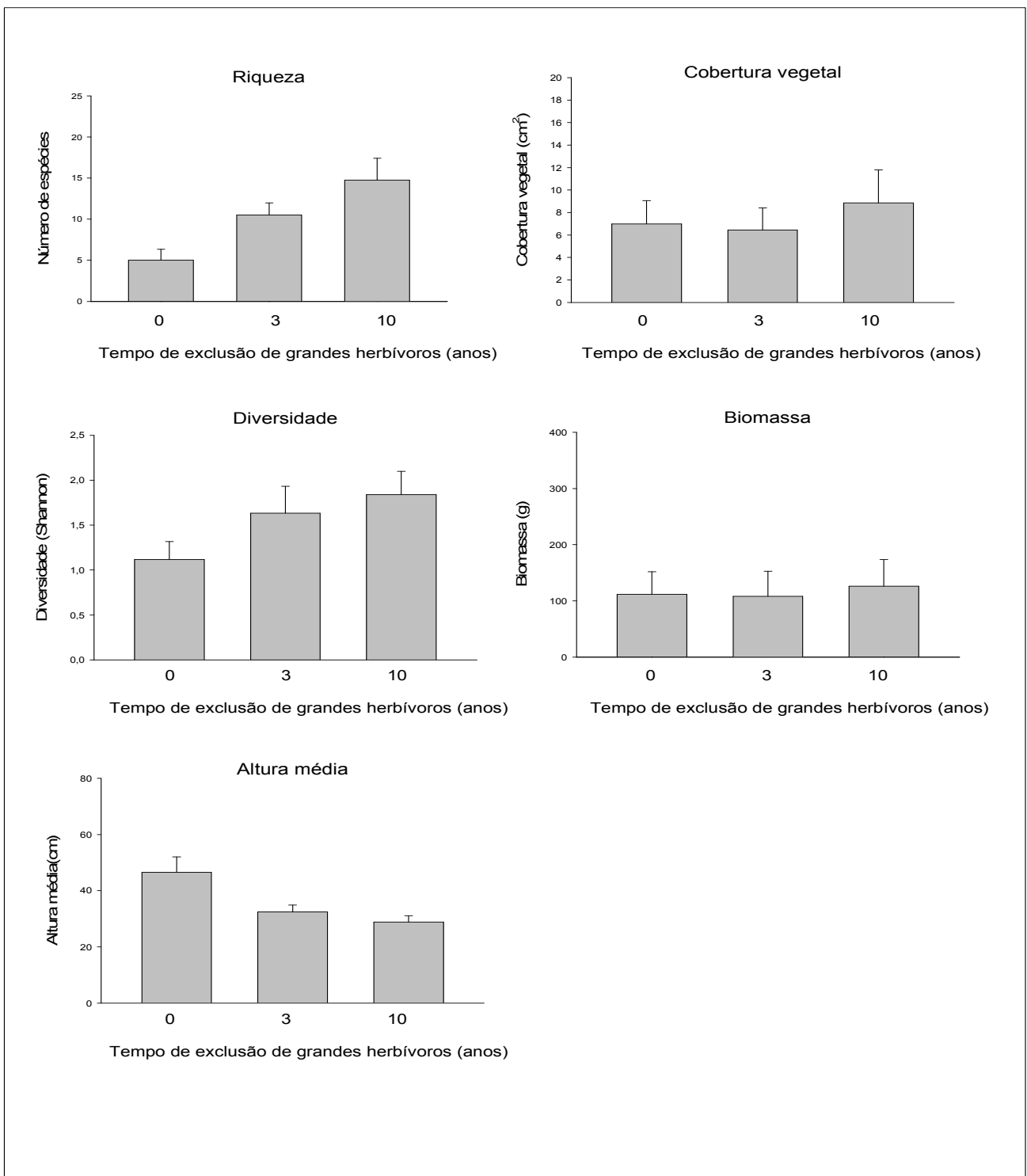


Fig. 4



2. Considerações finais

Este trabalho foi pioneiro na investigação dos efeitos de búfalos sobre ambientes florestais na América Latina. Buscou acompanhar no maior período de tempo possível o comportamento de manchas de floresta estacional no sul do Brasil.

Entendemos que a criação de búfalos em áreas de mosaico campo/floresta mitiga as consequências negativas sobre essa última, já que tratamos com animais tipicamente pastadores que passam a maior parte do tempo em áreas campestres. Dessa forma, observamos que no intervalo de 14 meses os impactos às áreas de mata não ficam evidentes. Já no longo prazo, evidenciamos tendências de expansão de riqueza e diversidade na ausência de grandes herbívoros, o que nos permite afirmar que essas manchas de floresta se comportam de modo diverso na ausência desses animais.

As perspectivas para investigação no tema são bastante promissoras, visto que em ambientes florestais relativamente diversos como florestas estacionais as relações de grandes herbívoros com a vegetação florestal é praticamente desconhecida. Estudos para complementar a compreensão atual sobre essas interações envolvem o conhecimento sobre as espécies de ungulados (O efeito de outras espécies é semelhante ao dos búfalos? Os herbívoros são seletivos quanto ao consumo de espécies florestais?) e suas densidades (Qual a influência de grande densidade de ungulados sobre a vegetação florestal? Qual o limite da pressão animal para permitir a resiliência em diferentes formações florestais?), as formações florestais (Qual o comportamento de florestas mais e menos conservadas frente ao impacto? E mais e menos diversas?), as espécies vegetais (Como diferentes espécies respondem à pressão de grandes herbívoros? Quais espécies são mais e menos palatáveis?) e o tempo de pressão animal (Qual o impacto de herbívoros em abordagens de longo prazo?).

As interações entre ungulados e ambientes florestais são de difícil generalização, já que envolvem realidades muito diferentes tanto em relação à flora quanto à fauna. De certa forma este trabalho fornece uma base referencial para estudos posteriores que tratem esse tema em ambiente tropicais e subtropicais na América do Sul.

3. Referências gerais (relativas à introdução geral)

- Ammer C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecol Manag* 88, 43-53.
- Bowman D.M.J.S., Riley J.E., Boggs G.S., Lehmann C.E.R., Prior L.D., 2008. Do feral buffalo (*Bubalus bubalis*) explain the increase of woody cover in savannas of Kakadu National Park, Australia? *J Biogeogr* 35, 1976-1988.
- Bugmann H., Weisberg P., 2003. Forest-ungulate interactions: monitoring, modeling and management. *J Nat Conserv* 10, 193–201.
- Crawley M.J., 1988. Herbivores and plant population dynamics. *In* A.J. Davy, M.J. Hutchings & A.R. Watkinson (eds.). *Plant population Ecology*. Blackwell Scientific Publication, Londres. Pp. 367-392.
- Dahdouh-Guebas F., Vrancken D., Ravishankar T., Koedam N., 2006. Short-term mangrove browsing by feral water buffalo: conflict between natural resources, wildlife and subsistence interests? *Environ Conserv* 33, 157–163.
- Danell K., Bergstro R., Edenius L., Ericsson G., 2003. Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *Forest Ecol Manag* 181, 67–76.
- De Vivo M., Carmignotto A.P., 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *J Biogeogr* 31, 943–957.

- Domínguez C.A., Dirzo R., 1994. Effects of defoliation on *Erythroxylum havanense*, a tropical proleptic species. *Ecology* 75, 1896-1902.
- Dufour-Dror J., 2007. Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel. *Acta Oecol* 31, 223–228.
- Galetti M., 2004. Parques do Pleistoceno: recriando o Cerrado e o Pantanal com a megafauna. *Natureza & Conservação* 2, 19-25.
- Hambäck P.A., Beckerman A.P., 2003. Herbivory and plant resource competition: a review of two interacting interactions. *Oikos* 101, 26–37.
- Herms D.A., Mattson W.J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Q Rev Biol* 67, 283-335.
- Karban R., Myers J.H., 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu Rev Ecol Syst* 20, 331-348.
- Karban R., Baldwin I.T., 1997. Induced responses to herbivory. The University of Chicago Press, Chicago, EUA.
- Knight T.M., 2003. Effects of herbivory and its timing across populations of *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *Am J Bot* 90, 1207-1214.
- Kramer K., Groot Bruinderink G.W.T.A., Prins H.H.T., 2006. Spatial interactions between ungulate herbivory and forest management. *Forest Ecol Manag* 226, 238-247.
- Kuiters A.T., Mohren G.M.J., Van Wieren S.E., 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems. *Forest Ecol Manag* 88, 1-5.
- Lowman M.D., Heatwole H., 1992. Spatial and temporal variability in defoliation of Australian eucalypts. *Ecology* 73, 129-142.
- Marquis R.J., 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226, 537-539.
- Marquis R.J., 1992. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper areianum* (Piperaceae). *Ecology* 73, 143-152.

- Marquis R.J., 2004. Herbivores rule. *Science* 305, 619 - 621.
- McNaughton S.J., 1983. Compensatory growth as a response to herbivory. *Oikos* 40, 329-336.
- Morellet N., Gaillard J., Hewison A.J.M., Ballon P., Boscardin Y., Duncan P., Klein F., Maillard D., 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44, 634–643.
- Núñez-Farfán J., Dirzo R., 1989. Leaf survival to herbivory in two tropical pioneer species. *Oikos* 54, 71-74.
- Petty A.M., Werner P.A., Lehmann C.E.R., Riley J.E., Banfai D.S., Elliott L.P., 2007. Savanna responses to feral buffalo in Kakadu National Park, Australia. *Ecol Monogr* 77, 441-464.
- Prittinen K., Pusenius J., Tahvanainen J., Rousi M., Heinonen J., Roininen H., 2006. Herbivory modifies the genetic structure of birch populations. *Oikos* 114, 465-470.
- Putman R.J., 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecol Manag* 88, 205-214.
- Reimoser F., Gossow H., 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecol Manag* 88, 107-119.
- Relva M.A., Veblen T.T., 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecol Manag* 108, 27–40.
- Sampaio A.B., Holl K.D., Scariot A., 2007. Regeneration of seasonal deciduous forest tree species in long-used pastures in central Brazil. *Biotropica* 39, 655-659.
- Vázquez D., 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biol Invasions* 4, 175–191.
- Weisberg P., Bugmann H., 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecol Manag* 181, 1–12.

Werner P., 2005. Impact of feral water buffalo and fire on growth and survival of mature savanna trees: An experimental field study in Kakadu National Park, northern Australia. *Austral Ecol* 30, 625–647.