

Influência do microhabitat no processo de predação de sementes em uma área degradada

Influence of microhabitat on the process of seed predation in a degraded area

Cíntia Cardoso Pinheiro¹

tida_bio@yahoo.com.br

Gislene Ganade^{2*}

gganade@cb.ufrn.br

Resumo

Áreas degradadas são geralmente colonizadas por plantas pioneiras nativas e, subsequentemente, por espécies nativas de estágios tardios; porém, muitas espécies exóticas podem se beneficiar desses distúrbios. Espécies pioneiras têm grande potencial para alterar a futura estrutura da comunidade, influenciando processos como remoção e predação de sementes. Neste trabalho, foi investigado como se alteram os padrões de predação e de remoção de sementes de *Araucaria angustifolia* (nativa) e *Pinus taeda* (exótica) em diferentes microhabitats compostos por espécies pioneiras nativas. Na área em restauração foram introduzidas sementes de pinus e de araucária em três microhabitats, um em área aberta e os demais sob as copas de *Baccharis uncinella* e *Vernonia discolor*. As sementes foram dispostas para cada microhabitat em dois tratamentos: (i) acesso a vertebrados e invertebrados (controle) e (ii) exclusão de vertebrados (grade). Os tratamentos foram organizados em blocos e repetidos 10 vezes. Uma interação significativa entre tempo x habitat x consumidor revelou que a taxa de consumo de sementes de araucária por vertebrados foi menor em áreas abertas comparada aos outros microhabitats. A atuação dos vertebrados consumidores de sementes pode ser alterada pelo microhabitat e é mais intensa sobre a espécie nativa do que sobre a exótica. Para a espécie exótica, a fauna desempenha um papel importante nas taxas de consumo de sementes. Este trabalho demonstra que predadores de sementes são importantes controladores da invasão de *Pinus* e colonização de *Araucaria* em ambientes abertos.

Palavras-chave: predação de sementes, microhabitats, *Araucaria*, *Pinus*, restauração, invasão de plantas.

Abstract

Degraded areas are generally colonized by native pioneer species which are replaced by late successional native species over time; however, many exotic species may take advantage of these disturbances. Pioneer species have great potential to alter future community structure by creating microhabitat heterogeneity and influencing processes of seed predation. We have investigated how patterns of seed predation and removal of *Araucaria angustifolia* (native species) and *Pinus taeda* (exotic species) can be altered in distinct microhabitats composed of native pioneer species. In a degraded area we

¹ Lab. Ecologia da Restauração, Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Av. Unisinos, 950, 93022-000 São Leopoldo, RS, Brazil.

² Dept. Botânica, Ecologia e Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Campus Universitário, 59072-970 Natal RN, Brazil.

* Corresponding author.

introduced seeds of *Pinus* and *Araucaria* in three microhabitats: open area, under *Baccharis uncinella* crown and under *Vernonia discolor* crown. For each microhabitat seeds were either caged or not caged (control). Treatments were applied in 10 blocks of replications. A significant interaction between time x habitat x consumer treatments revealed lower rates of *Araucaria* seed consumption by vertebrates in open areas compared to the other microhabitats. The fauna played an important role in the consumption of exotic Pine seeds. The behavior of vertebrate seed consumers can be altered by the microhabitat but its influence is more intense on the native species when compared to the exotic species. This work demonstrates that seed predators may control the colonization of the native *Araucaria* tree and may function as a filter for exotic Pine invasion in degraded areas.

Key words: seed predation, microhabitats, *Araucaria*, *Pinus*, restoration, plant invasion.

Introdução

Grande parte da cobertura florestal mundial encontra-se em processo contínuo de degradação, seja pelo desflorestamento ou pela substituição de florestas por monoculturas de espécies arbóreas exóticas (Richardson, 1998). Monoculturas de árvores exóticas frequentemente sofrem corte raso para a extração de madeira e, em condições de abandono, paulatinamente iniciam um processo de regeneração natural, que envolve a chegada de sementes de espécies colonizadoras nativas e a invasão da espécie exótica através do banco ou chuva de sementes (Ganade *et al.*, 2008). Nesses estágios iniciais de sucessão, o sucesso de colonização de espécies nativas e da invasão de exóticas dependerá de interações dessas espécies com seus competidores, inimigos naturais e com os microhabitats disponíveis para seu estabelecimento (Herrera *et al.*, 1994; Schup e Fuentes, 1995; Münzbergova e Herben, 2005). O conhecimento de como esses fatores influenciam a colonização dessas espécies pode auxiliar no desenvolvimento de técnicas que acelerem processos de restauração da floresta nativa, evitando que a espécie exótica domine a colonização local. Espécies pioneiras podem influenciar de maneiras distintas a estrutura da comunidade regenerante (Mesquita *et al.*, 2001; Myster, 2004). Essas espécies podem variar quanto à sua arquitetura, à sua morfologia, a suas características fisiológicas e quanto à produção de substâncias químicas,

que, em alguns casos específicos, podem ser alelopáticas e prejudiciais às espécies adjacentes (Wardle *et al.*, 1998; Inderjit, 2003). A heterogeneidade ambiental produzida por essas espécies pode ser verificada em várias escalas. Na microescala ou “microhabitat,” podemos citar variações na luminosidade, quantidade de liteira e umidade. Estas variações, dependendo das necessidades das espécies colonizadoras, tornam esses microhabitats mais ou menos favoráveis à colonização de espécies nativas ou exóticas.

Os predadores de sementes podem funcionar como agentes controladores da distribuição e da estrutura de populações vegetais (Crawley, 1983; Huntly, 1991; Miriti, 1998; Notoman e Gorchoy, 2001). Os predadores que consomem sementes após a sua dispersão podem ser tanto invertebrados como vertebrados que possuem hábitos mais generalistas apresentando forrageio intenso em altas densidades de sementes (Hulme, 1998). Esses animais, pelo fato de procurarem uma maior variedade de alimentos e não estarem restritos a uma única área de forrageio, poderiam escolher, com certa flexibilidade, locais preferenciais para alimentação. Alguns trabalhos já demonstraram que predadores de sementes podem apresentar preferências distintas em relação a certos microhabitats formados pela vegetação pioneira (Thompson, 1982; Schupp, 1988a,b). A predação pode ser influenciada pela quantidade de liteira (Schupp, 1988a; Molofsky

e Augspurger, 1992), luminosidade (Hay e Fuller, 1981) e densidade de sementes (Janzen, 1970). Hutchins e Lanner (1982) observaram que roedores provavelmente utilizam o olfato para encontrar sementes, sendo que a quantidade de folhas acumuladas pode alterar sua percepção olfativa e consequentemente sua capacidade de busca. Já invertebrados podem ser atraídos a uma área de forrageio pela riqueza de compostos secundários produzidos pelas folhas e, consequentemente, acabam se alimentando de sementes e frutos. Áreas expostas, com maior abertura de dossel, podem reduzir a taxa de consumo de sementes por roedores em comparação a áreas com cobertura vegetal mais densa (O’Dowd e Hay, 1980; Hay e Fuller, 1981). Esse padrão ocorre provavelmente por esses consumidores ficarem menos vulneráveis a seus predadores (Dalmagro e Vieira, 2005). Adicionalmente, a atuação de diferentes predadores pode ser influenciada pelo tamanho da semente. A taxa de predação por roedores pode ser mais intensa em sementes maiores. Já sementes menores podem ser mais frequentemente atacadas por formigas (Samson *et al.*, 1992). Desta forma, a predação de sementes pode ser considerada um processo espacialmente heterogêneo.

A Floresta Ombrófila Mista tem sido intensamente explorada restando apenas pequenos remanescentes florestais (IBGE, 1996). Atualmente, grandes extensões de campos e florestas nativas estão sendo substituídas por monoculturas de espécies exóticas

com grande capacidade de dispersar propágulos a distâncias consideráveis. Muitas espécies indesejadas se beneficiam de distúrbios causados pelo homem, portanto, áreas em processo de sucessão inicial são particularmente susceptíveis às invasões (Sieg *et al.*, 2003).

Neste trabalho foi investigado como se alteram os padrões de predação de sementes em diferentes microhabitats compostos por espécies pioneiras nativas, testando também a influência dos predadores de sementes como moduladores da colonização da *Araucaria angustifolia* e como controladores da invasão de *Pinus taeda* em áreas em processo de restauração.

Métodos

Área de estudo

A área de estudo está inserida no planalto do Rio Grande do Sul, que é representado por fragmentos naturais de Floresta Ombrófila Mista cercados por uma matriz de campos. A Floresta Ombrófila Mista tem como principal elemento a *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae), espécie responsável pela fisionomia característica dessas florestas. Atualmente, grandes extensões de campos e de florestas nativas estão sendo substituídas por monoculturas de espécies exóticas, entre elas, o *Pinus taeda* (Pinaceae).

O estudo foi conduzido na Floresta Nacional de São Francisco de Paula em uma área de aproximadamente 0,5 ha onde havia uma plantação de *P. taeda* que há 6 anos foi retirada através de corte raso, e nenhum indivíduo adulto foi mantido, porém, existem regenerantes desta espécie crescendo na área. Atualmente, a área está em processo inicial de sucessão, onde há predominância das árvores pioneiras nativas *Baccharis uncinella* e *Vernonia discolor*, ambas da família Asteraceae, além de áreas abertas onde predominam gramíneas e herbáceas.

Espécies estudadas

Espécies pioneiras formadoras de microhabitat

Vernonia discolor. Árvore pioneira nativa de rápido crescimento dominante na área estudada, onde chega a 6 m de altura. Possui folhas coriáceas que são renovadas em grande quantidade ao longo do ano podendo ser classificada como planta semidecídua por alguns autores (Lorenzi, 2002). Tem sido reportada frequentemente na literatura a existência de sesquiterpenos (lactonas) em espécies deste gênero (Catalán *et al.*, 1986; Bazon *et al.*, 1997; Krishna Kumari *et al.*, 2003). Esses compostos secundários poderiam ter efeito inibitório na germinação e no crescimento de plantas (Barbosa *et al.*, 2004), bem como ações fungicidas (Krishna Kumari *et al.*, 2003).

Baccharis uncinella. Arbusto pioneiro nativo de folhas pequenas que pode atingir até 4 m de altura. Dominante nos popularmente chamados “vassorais” (densos agrupamentos de arbustos e arvoretas). São invasoras de campos próximos às florestas, suprimindo a vegetação campestre e possibilitando a colonização arbórea (Oliveira e Pillar, 2004). O estabelecimento dos *vassorais* é o primeiro estágio de um processo direcionado de expansão florestal sobre os campos (Oliveira e Pillar, 2004).

Espécies colonizadoras

Araucaria angustifolia. É uma árvore nativa, gimnosperma dióica pertencente à família Araucariaceae. Sua ocorrência está restrita às regiões com altitude superior a 500 m no sul do Brasil (Backes, 1999). Espécie do estrato emergente que define a característica fitofisionômica da Floresta Ombrófila Mista. Produz o pinhão, considerado como a principal fonte de alimento para a fauna, pois, além de ser uma semente grande com tamanhos que variam de 3 a 8 cm de

comprimento, apresenta também alto valor nutritivo (Reitz e Klein, 1983; Cordenunsi, 2004; Marchiori, 1996). A dispersão a longa distância é dependente da fauna, e, em anos mais produtivos, alguns roedores podem estocar os pinhões, aumentando a chance de estabelecimento (Vander Wall, 2002; Theimer, 2005). Poderia ser considerada como uma espécie-chave, porque fornece alimento durante os meses mais frios enquanto as outras espécies da floresta não estão produzindo frutos (Terborgh, 1986; Power *et al.*, 1996; Paise e Vieira, 2005). *A. angustifolia* é comumente conhecida como uma espécie heliófita (Guglielmi e Ganade, 2006).

Pinus taeda. Espécie exótica pioneira originária da América do Norte, capaz de dispersar suas sementes a longas distâncias (Nathan *et al.*, 2002) e crescer rapidamente após sua germinação e estabelecimento. Seu período juvenil tem curta duração (5-10 anos) caso cresça em condições abundantes de luz e nutrientes, sendo a inoculação por ecto-micorrizas extremamente importante para absorção de nutrientes limitantes (Rousseau *et al.*, 1994).

A quantidade de sementes produzidas varia anualmente, com um ano de grande produção e outros com produções menores (Vander Wall, 2002). Essa espécie exótica pode frequentemente invadir áreas perturbadas, sendo uma das cinco espécies invasoras de maior importância do planeta (Richardson *et al.*, 1990, 1994; Rouget *et al.*, 2001; Zalba e Villamil, 2002).

Delineamento experimental

Foi realizado um experimento a partir do qual as sementes de araucária e de pinus foram colocadas na área em restauração em três microhabitats distintos: (i) área aberta, (ii) sob a copa de *Baccharis* e (iii) sob a copa de *Vernonia*. O experimento foi repetido em 10 blocos que continham os três tipos de microhabitats sendo que a distân-

cia máxima entre os microhabitats do mesmo bloco foi menor do que a distância mínima entre blocos adjacentes. Dentro de cada microhabitat foram implementados 2 tratamentos: acesso livre a vertebrados e a invertebrados (controle) e acesso somente a invertebrados, através de grade de exclusão (grade). Os vertebrados foram excluídos com a utilização de uma grade de exclusão coberta de 30 x 30 cm de comprimento e 15 cm de altura construída com tela metálica com malha de 1 cm.

Em maio de 2007 foram colocadas 1.200 sementes de pinus, 40 em cada microhabitat, sendo que estas foram divididas em 20 para cada tratamento. As 20 sementes foram dispostas no solo com espaçamento de 5 cm entre si e sinalizadas com palitos de madeira de 10 cm. O número de sementes consumidas (removidas ou predadas) em todos os tratamentos foi registrado com uma frequência de 2 semanas. Os dois primeiros monitoramentos foram realizados 24 horas e 1 semana após a implementação do experimento. Em agosto de 2007 foram colocadas 960 sementes de araucária nos mesmos blocos, microhabitats e tratamentos já descritos, com 32 sementes por microhabitat e 16 por tratamento. O monitoramento foi feito diariamente durante uma semana e após seis dias, quando todas as sementes dos tratamentos sem grade foram removidas. O número de sementes consumidas foi comparado entre habitats e tratamentos de exclusão para as duas espécies separadamente por ANOVA fatorial de medidas repetidas.

Para testar possíveis diferenças de luminosidade entre os microhabitats, foram realizadas fotos hemisféricas em cada microhabitat nos dez blocos a uma altura de 30 cm do solo. A porcentagem de abertura do dossel dos microhabitats foi estimada a partir do programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer *et al.*, 1999). Os dados foram analisados com análise de variância (ANOVA) e teste *a posteriori* de Tukey, sendo a porcentagem de abertu-

ra de dossel a variável dependente e os microhabitats os fatores.

Resultados

Abertura de dossel

Entre os microhabitats *Vernonia*, *Baccharis* e área aberta foi encontrado, como esperado, um aumento significativo na abertura de dossel em áreas abertas ($F = 12.754$; $df = 7$; $P < 0.001$), no entanto, esse aumento não foi diferente de áreas com *Vernonia*, e não houve diferença significativa na abertura de dossel entre *Vernonia* e *Baccharis* (Tukey $P > 0,05$, Figura 1).

Pinus taeda. O consumo de sementes de *Pinus* foi significativamente menor quando predadores vertebrados foram excluídos (Tabela 1, Figura 2), demonstrando que, na presença de vertebrados, as sementes são mais removidas. Houve também uma interação significativa entre tempo e consumidor (Tabela 1), demonstrando haver diferença ao longo do tempo na taxa de remoção das sementes por vertebrados, sendo que estes consumiram uma maior quantidade de sementes após uma semana em que se encontravam

no solo. Porém, não foi significativa a diferença no consumo de sementes entre os três microhabitats e tampouco foi significativa a interação tempo x habitat x consumidor, revelando que as sementes de *Pinus* são consumidas de forma homogênea entre os habitats ao longo do tempo (Figuras 2A-C). Nas áreas-controle as sementes foram também intensamente consumidas por invertebrados sendo moluscos e formigas os principais consumidores observados.

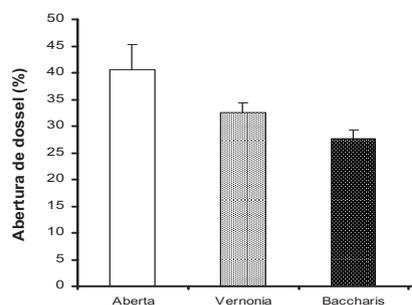


Figura 1. Porcentagem de abertura de dossel nos três microhabitats estudados em uma área em restauração na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil.

Figure 1. Percentage of canopy openness for the three studied microhabitats occurring in a restoration area at the National Forest of São Francisco de Paula, RS, Brazil.

Tabela 1. Valores de F, gl e probabilidade (P) do teste de ANOVA fatorial de medidas repetidas aplicado aos valores de número de sementes consumidos de *Pinus taeda* e *Araucaria angustifolia* em dois tratamentos: habitat (área aberta, *Baccharis* e *Vernonia*) e consumidor (com ou sem grade de exclusão). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Table 1. F, gl and probability (P) values for the repeated measures factorial ANOVA on the number of consumed seeds of *Pinus taeda* and *Araucaria angustifolia* in two treatments: Habitat (open area, *Baccharis* and *Vernonia*) and seed consumer (with cage and control). * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Fonte	Pinus			Araucária		
	gl	F	P	gl	F	P
Habitat(H)	2	0,964	0,394	2	4,039	0,029*
Bloco(B)	9	2,318	0,044*	9	1,338	0,264
H*B	18	0,794	0,690	18	1,145	0,367
Consumidor(C)	1	40,416	0,000***	1	108,821	0,000***
C*H	2	1,503	0,241	2	2,116	0,140
Erro	27	27				
Tempo(t)	7	237,089	0,000***	6	95,921	0,000***
t x H	14	0,608	0,857	12	1,593	0,098
t x C	7	19,913	0,000***	6	30,821	0,000***
t x H x C	14	0,898	0,562	12	3,350	0,000***
Erro		189	162			

Araucaria angustifolia

O consumo de sementes de *Araucaria* foi significativamente menor quando consumidores vertebrados foram excluídos (Tabela 1, Figura 3). Após 14 dias, todas as sementes do controle haviam sido consumidas, ao contrário das sementes dentro do tratamento de exclusão (Figura 3). A análise também revelou uma interação significativa entre tempo x hábitat x consumidor (Tabela 1), demonstrando que, ao longo do tempo, as sementes foram consumidas de maneira diferente quanto aos hábitats e aos diferentes consumi-

dores. Essa análise revelou que a taxa de consumo de semente de *Araucaria* por vertebrados foi menor em áreas abertas comparada aos outros hábitats (Figuras 3A-C).

Discussão

Neste trabalho foi demonstrado que o consumo de sementes da espécie nativa, por parte dos vertebrados, foi menos intenso em áreas abertas do que em áreas com menor abertura de dossel. Nesse caso, predadores vertebrados podem estar evitando forra-

gear em áreas abertas onde se tornam expostos aos seus próprios predadores (Rosenzweig e Winakur, 1969; Rosenzweig, 1973; Stamp e Ohmart, 1978; Hay e Fuller, 1981; Dalmagro e Vieira, 2005). Esse mecanismo de preferência de habitat pode exercer uma forte influência na distribuição espacial de espécies vegetais. Como a *Araucaria* é uma espécie heliófita, o fato de seus predadores de sementes evitarem forragear em áreas expostas poderia aumentar a probabilidade de suas sementes germinarem em locais onde terão um melhor desempenho em seu crescimento.

A predação de sementes é considerada um fator limitante para o recrutamento de várias espécies vegetais (Janzen, 1971; Hulme, 1998). Este trabalho demonstrou que as sementes de *Araucaria angustifolia* foram intensamente consumidas. Apesar de a área aberta apresentar uma menor taxa de consumo de sementes, após 14 dias, 100% das sementes foram consumidas em todos os microhábitats. Outros trabalhos também encontraram alta predação de sementes de araucária (Kindel, 1996; Lamberts, 2003; Guglielmi e Ganade, 2006; Zanini *et al.*, 2006). Esse resultado pode ser explicado pelo fato de que as sementes desta espécie são um recurso importante para a fauna local (Kindel, 1996; Lamberts, 2003; Pereira e Ganade, 2008) por serem sementes grandes e de alto valor nutricional (Mota e Cramer, 1953; Marchiori, 1996). Outro fator a ser destacado é que essa espécie produz suas sementes entre os meses de abril e julho, época em que outras espécies nativas não estão produzindo seus frutos (Hueck, 1972). Alguns autores sugerem que essa espécie pode até ser considerada uma espécie-chave (Power *et al.*, 1996; Paise e Vieira 2005; Pereira e Ganade, 2008). Vale ressaltar que essa alta predação de sementes ocorre em florestas já estabelecidas, sendo que a área de estudo onde o trabalho foi desenvolvido está em estágio inicial de sucessão, onde os recursos para a fauna no período de inverno são ainda mais escassos.

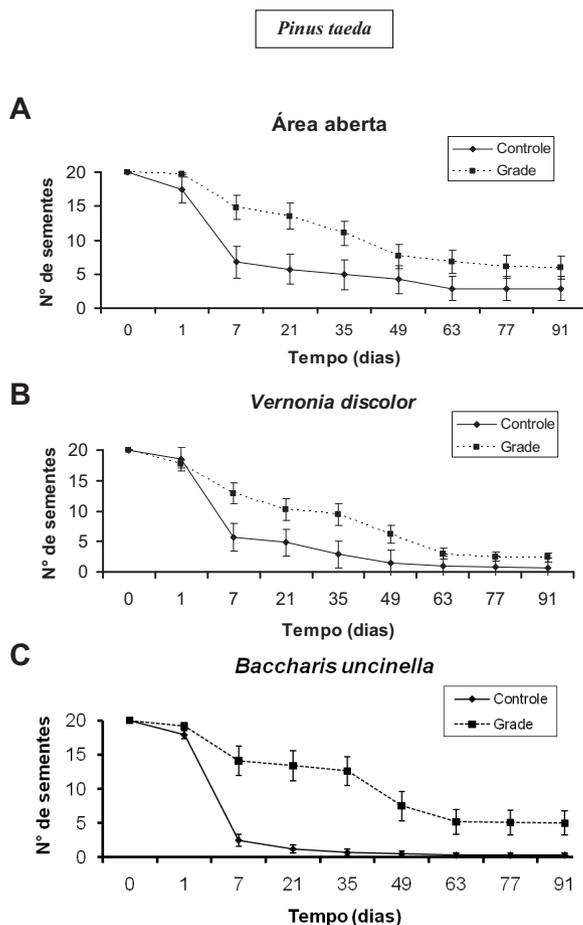


Figura 2. Número de sementes de *Pinus taeda* e seu consumo ao longo do tempo em diferentes microhábitats: área aberta (A), sob a copa de *Vernonia discolor* (B) e sob a copa de *Baccharis uncinella* (C). O eixo x representa o tempo em dias e o eixo y a média ± 1 erro padrão do número de sementes. As linhas tracejadas representam o tratamento de exclusão (grade) e as linhas inteiras representam o tratamento controle.

Figure 2. Number of seeds of *Pinus taeda* and its consumption through time in different microhabitats: Open area (A), under *Vernonia discolor* crown (B), and under *Baccharis uncinella* crown (C). The x axis represents the time in days and the y axis represents the mean ± 1 standard error of the number of seeds. The broken lines represent the cage treatment and the continuous lines represent the control treatment.

Os predadores de sementes podem funcionar como agentes controladores da invasão de espécies exóticas (Maron e Vilà, 2001; Holle, 2005). Nesse trabalho foi verificado que a fauna nativa, tanto de vertebrados quanto de invertebrados, circula livremente pela vegetação pioneira, não a reconhecendo como uma barreira para o forrageio de *Pinus*. Alguns desses predadores, principalmente os vertebrados, possuem uma alimentação variada, existindo assim uma maior probabilidade

que consumam sementes de espécies exóticas. Estudos realizados em regiões temperadas confirmam que o consumo generalista de sementes é um importante mecanismo capaz de reduzir o estabelecimento de plântulas de espécies exóticas, controlando, assim, sua invasão (Crawley, 1983; Maron e Vilà, 2001; Holle, 2005). Ganade *et al.* (2008) encontraram um padrão semelhante de consumo de sementes de *Pinus* em um experimento realizado na mesma área de estudo, porém du-

rante o verão. Essa semelhança independente de sazonalidade pode sugerir que, na luz da predação de sementes, a comunidade nativa está funcionando como filtro biológico à espécie invasora (Maron e Vilà, 2001). O controle no recrutamento de novos indivíduos de *Pinus* na área possibilitaria o estabelecimento de espécies nativas em espaços livres do solo, aumentando a probabilidade de haver um incremento na diversidade de espécies nativas.

Considerações finais

Uma das fases mais críticas da vida de uma planta é aquela entre a chegada da semente no solo e o seu recrutamento. Logo, o processo de predação de sementes é a primeira barreira no sucesso de colonização de espécies vegetais. Este trabalho demonstra que consumidores de sementes, tanto vertebrados como invertebrados, são importantes controladores da invasão de *Pinus*, pois estão reduzindo seu sucesso de colonização. A vegetação pioneira dominante, no entanto, não exerce efeitos diretos sobre os padrões de consumo de sementes dessa espécie exótica pela fauna. O papel dos diferentes tipos de pioneiras sobre o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência de plântula de *Pinus* ainda está para ser testado. Este trabalho também evidenciou que consumidores vertebrados são importantes controladores do estabelecimento de *Araucaria*, porém modulam a distribuição espacial da *Araucaria* através de sua menor atividade em áreas abertas, aumentando, assim, a chance de colonização nesses ambientes, onde indivíduos desta espécie têm um melhor desempenho de crescimento.

Agradecimentos

Agradeço à Claudia P. Paz e Guilherme G. Mazzochini pelo auxílio em campo; à FAPERGS pela bolsa concedida a Cíntia Pinheiro. Gislene Ganade recebeu uma bolsa de produ-

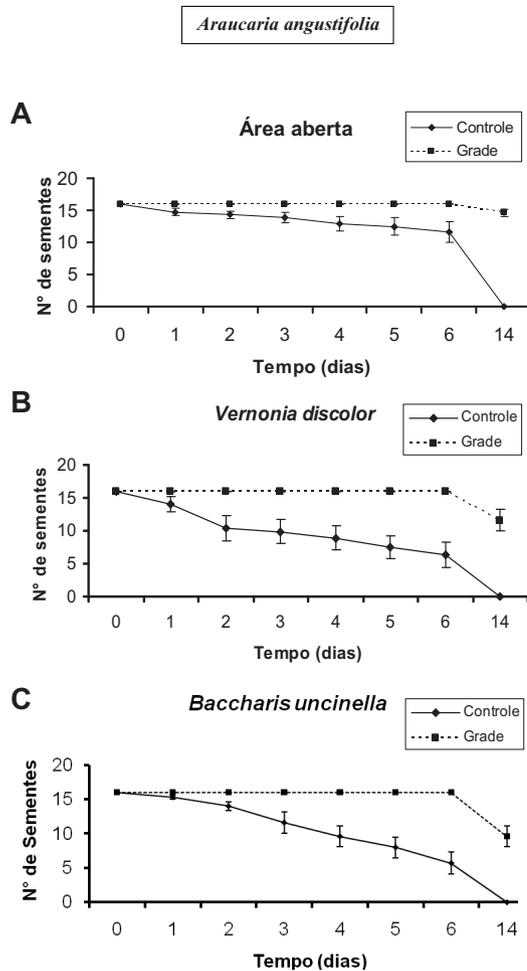


Figura 3. Número de sementes de *Araucaria angustifolia* e seu consumo ao longo do tempo em diferentes microhabitats: área aberta (A), sob a copa de *Vernonia discolor* (B) e sob a copa de *Baccharis uncinella* (C). O eixo x representa o tempo em dias e o eixo y a média ± 1 erro padrão do número de sementes. As linhas tracejadas representam o tratamento de exclusão (grade) e as linhas inteiras representam o tratamento controle.

Figure 3. Number of *Araucaria angustifolia* seeds and its consumption through time in different microhabitats: Open area (A), under *Vernonia discolor* crown (B), and under *Baccharis uncinella* crown (C). The x axis represents the time in days and the y axis represents the mean ± 1 standard error of the number of seeds. The broken lines represent the cage treatment and the continuous lines represent the control treatment.

tividade em pesquisa concedida pelo CNPq.

Referências

- BACKES, A. 1999. Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no Brasil – II. *Pesquisas Botânica* **49**:31-51.
- BARBOSA, L.C.A.; COSTA, A.V.; PILOVELOSO, D.; LOPES, J.L.C.; HERNANDEZ-TERRONES, M.G.; KING-DIAZ, B.; LOTINA-HENNESEN, B. 2004. Phytogrowth-inhibitory lactones derivatives of glaucolide B. *Zeitschrift für Naturforschung*, **59c**:803-810.
- BAZON, J.N.; CALLEGARI LOPES, J.L.; VICHNEWSKI, W.; DIAS, D.A.; NAGAMITI, K.; CUNHA, W.R.; HERZ, W. 1997. Cadinalolides and other constituents from *Vernonia fruticulosa* and *Vernonanthura discolor*. *Phytochemistry*, **44**:1535-1536.
- CATALÁN, C.A.N.; DE IGLESIAS, D.I.A.; KAVKA, J.; SOSA, V.E.; HERZ, W. 1986. Sesquiterpene lactones and other constituents of *Vernonia mollissima* and *Vernonia squamulosa*. *Journal of Natural Products*, **49**:351-353.
- CORDENUNSI, B.R.; MENEZES, E.W.; GENOVESE, M.F.; COLLI, C.; SOUZA, A.G.; LAJOLO, F.M. 2004. Chemical composition and glycemid index of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) seeds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **52**:3412-3416.
- CRAWLEY, M.J. 1983. *Herbivory: The dynamics of animal-plant interaction*. Oxford, Blackwell Scientific Publication, 437 p.
- DALMAGRO, A.D.L.; VIEIRA, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of *Araucaria* forest in Southern Brazil. *Austral Ecology*, **30**:353-362.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Copyright 1999: Simon Fraser University, Burnaby, BC, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GANADE, G.; ZANINI, L.; HÜBEL, I. 2008. Facilitation versus competition in neotropical old-fields: A case study after *Pinus taeda* cultivation in Brazil. In: R. MYSTER (ed.), *Post-agricultural succession in the Neotropics*. New York, Springer, p. 221-230.
- GUGLIELMI, I.; GANADE, G. 2006. Predação de sementes e sobrevivência das plântulas afetando a distribuição de indivíduos de *Araucaria angustifolia* ao longo de uma borda de floresta com campo. *Neotropical Biology and Conservation*, **1**(2):62-71.
- HAY, M.E.; FULLER, P.J. 1981. Seed escape from heteromyid rodents: The importance of microhabitat and seed preference. *Ecology*, **62**(5):1395-1399.
- HERRERA, C.M.; JORDANO, P.; LOPEZ-SORIA, L.; AMAT, J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**:315-344.
- HOLLE, B.V. 2005. Biotic resistance to invader establishment of a southern Appalachian plant community is determined by environmental conditions. *Journal of Ecology*, **93**:16-26.
- HUECK, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica*. São Paulo, Polígono, p. 466.
- HULME, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: Consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1**(1):46-60.
- HUNTLY, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**:477-503.
- HUTCHINS, H.E.; LANNER, R.M. 1982. The central role of Clark's nutcracker in the dispersal and establishment of whitebark pine. *Oecologia*, **55**:192-201.
- IBGE. 1986. *Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra - Folha SH22-Porto Alegre, SH21-Uruguaiana e SI22-Lagoa Mirim*. IBGE, Rio de Janeiro.
- INDERJIT, S.O.D. 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, **217**:529-539.
- JANZEN, J.R. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, **104**:501-528.
- JANZEN, J.R. 1971. Seed predation by animals. Chicago, Illinois. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**:465-492.
- KINDEL, E.A.I. 1996. *Padrões de dispersão e disposição espacial de Araucaria angustifolia (Bert.) O. Kuntze e suas relações com aves e mamíferos na Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, RS*. Porto Alegre, Master Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 66 p.
- KRISHNA KUMARI, G.N.; MASILAMANI, S.; GANESH, M.R.; ARAVIND, S.; SRIDHAR, S.R. 2003. Zaluzanin D: A fungistatic sesquiterpene from *Vernonia arborea*. *Fitoterapia*, **74**:479-482.
- LAMBERTS, A.H. 2003. *Predação e sobrevivência de sementes de Araucaria angustifolia (Bert.) O. Kuntze em matas nativas e plantação de Pinus eliotti na Floresta Nacional de São Francisco de Paula*. Campinas, Master Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, 76 p.
- LORENZI, H. 2002. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol.1. 4ª ed.*. Nova Odessa, Instituto Plantarum, p. 384.
- MARCHIORI, J.N.C. 1996. *Família Araucariaceae: dendrologia das gimnospermas*. Santa Maria, Ed. Universidade Federal de Santa Maria, p.158.
- MARON, J.L.; VILÀ, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**:361-373.
- MESQUITA, R.C.G.; ICKES, K.; GANADE, G.; WILLIAMSON, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, **89**:528-537.
- MIRITI, M.N. 1998. Regeneração florestal em pastagens abandonadas na Amazônia central: competição, predação e dispersão de sementes. In: G. GASCO; P. MOUTINHO (eds.), *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*. Manaus, INPA, p. 179-190.
- MOLOFSKY, J.; AUGSPURGER, C.K. 1992. The effect of litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, **73**:68-77.
- MOTA, S.; CRAMER, E.R. 1953. O valor nutritivo do pinhão. *Engenharia e Química*, **5**(5):1-19.
- MÜNSBERGOVA, Z.; HERBEN, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia*, **145**:1-8.
- MYSTER, R.W. 2004. Post-agricultural invasion, establishment, and growth of neotropical trees. *The Botanical Review*, **70**:381-402.
- NATHAN, R.; KATUL, G.G.; HORN, H.S.; THOMAS, S.M.; OREN, R.; AVISSA, R.R.; PACALA, S.W.; LEVIN, S.A. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, **418**:409-413.
- NOTOMAN, E.; GORCHOV, L. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica*, **33**:621-636.
- O'DOWD, D.J.; HAY, M.E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: Seed escape from rodents. *Ecology*, **61**:531-540.
- OLIVEIRA, J.M.; PILLAR, V.D. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and *Araucaria* Forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology*, **5**:197-202.
- PAISE, G.; VIEIRA, E.M. 2005. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Botânica*, **28**:615-625.
- PEREIRA, F.; GANADE, G. 2008. Spread of a Brazilian keystone-species in a landscape mosaic. *Forest Ecology and Management*, **225**:1654-1683.
- POWER, M.E.; TILMAN, D.; ESTES, J.E.; MENGE, B.A.; BOND, W.J.; MILLS, S.; DAILEY, G.; CASTILLA, J.C.; LUBCHENCO, J.; PAINE, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, **46**:609-620.
- REITZ, R.; KLEIN, R.M.; REIS, A. 1983. *Projeto Madeira do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, SUDESUL. p. 525.
- RICHARDSON, D. M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, **12**:18-26.
- RICHARDSON, D. M.; COWLING, R. M.; LE MAITRE, D. C. 1990. Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science*, **1**:629-642.
- RICHARDSON, D.M.; WILLIAMS, P.A.; HOBBS, R.J. 1994. Pine invasions in the

- Southern Hemisphere: Determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, **21**:511-527.
- ROSENZWEIG, M.L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology*, **54**:111-117.
- ROSENZWEIG, M.L.; WINAKUR, J. 1969. Population ecology of desert rodent communities: Habitats and environmental complexity. *Ecology*, **50**:558-572.
- ROUGET, M.; RICHARDSON, D.M.; MILTON, S.J.; POLAKOW, D. 2001. Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecology*, **152**:79-92.
- ROUSSEAU, J.V.D.; SYLVIA, D.M.; FOX, A.J. 1994. Contribution of ectomycorrhiza to the potential nutrient-absorbing surface of pine. *New Phytologist*, **128**:639-644.
- SAMSON, D.A.; PHILIPPI, T.E.; DAVIDSON, D.W. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos*, **65**:61-80.
- SCHUPP, E.W. 1988a. Seed and early seedling predation in the forest understory and treefall gaps. *Oikos*, **51**:71-78.
- SCHUPP, E.W. 1988b. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia*, **76**:525-530.
- SCHUPP, E.W.; FUENTES, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**:267-275.
- SIEG, C.H.; PHILLIPS, B.G.; MOSER, L.P. 2003. Exotic invasive plants. In: P. FRIEDERICI (ed.), *Ecological restoration of Southwest Ponderosa pine forests*. Washington, Island Press. p. 251-26.
- STAMP, N.E.; OHMART, R.D. 1978. Resource utilization by desert rodents in the lower Sonoran Desert. *Ecology*, **59**:700-707.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: M. SOULÉ (ed), *Conservation Biology: The science of the scarcity and diversity*. Sunderland, Sinauer, p. 330-344.
- THEIMER, T.C. 2005. Rodent scatterhoarders as conditional mutualists. In: P.M. FORGET; J.E. LAMBERT; P.E. HULME; S.B. VANDER WALL (eds.), *Seed fate*. London, Cab International, p. 283-295.
- THOMPSON, S.D. 1982. Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology*, **63**:1303-1312.
- VANDER WALL, S.B. 2002. Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology*, **83**:3508-3516.
- WARDLE, D.A.; NILSSON, M.C.; GALLET, C.; ZACKRISSON, O. 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Reviews*, **73**:305-319.
- ZALBA, S.M.; VILLAMIL, C.B. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions*, **4**:55-72.
- ZANINI, L.; GANADE, G.; HÜBEL, I. 2006. Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology*, **185**:179-190.

Submitted on July 08, 2008

Accepted on February 19, 2009