



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



DIANA ELIZABETH VILLOTA CERÓN

**REMOÇÃO DE SEMENTES E HERBIVORIA DE MUDAS EM DIFERENTES
SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO ECOLÓGICA DA FLORESTA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL**

Botucatu

2020

DIANA ELIZABETH VILLOTA CERÓN

**REMOÇÃO DE SEMENTES E HERBIVORIA DE MUDAS EM DIFERENTES
SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO ECOLÓGICA DA FLORESTA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da Unesp Câmpus de Botucatu, para
obtenção do título de Doutora em Ciência Florestal

Orientadora: Prof^a. Dra. Vera Lex Engel

Botucatu

2020

V761r

Villota-Cerón, Diana Elizabeth

Remoção de sementes e herbivoria de mudas em diferentes sistemas de restauração ecológica da floresta estacional semidecidual / Diana Elizabeth Villota-Cerón. -- Botucatu, 2020
103 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu
Orientadora: Vera Lex Engel

1. Florestas Restauração. 2. Herbivoria. 3. Predação
(Biologia). 4. Sementes. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da
Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: REMOÇÃO DE SEMENTES E HERBIVORIA DE MUDAS EM DIFERENTES SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO ECOLÓGICA DA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

AUTORA: DIANA ELIZABETH VILLOTA CERÓN

ORIENTADORA: VERA LEX ENGEL

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIA FLORESTAL, pela Comissão Examinadora:


Prof.ª Dr.ª VERA LEX ENGEL (Participação Virtual)
Ciência Florestal, Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu - UNESP


Prof. Dr. FELIPE WANDERLEY DE AMORIM (Participação Virtual)
Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP


Prof. Dr. JOSÉ MARCELO DOMINGUES TOREZAN (Participação Virtual)
Biologia Animal e Vegetal / Universidade Estadual de Londrina


Prof.ª Dr.ª DÉBORA CRISTINA ROTHER (Participação Virtual)
Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal / Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz


Prof. Dr. ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI (Participação Virtual)
Ciências Ambientais / Universidade Federal de São Carlos

Botucatu, 11 de dezembro de 2020

*Aos meus amados pais,
Trinidad e Juan Salomón*

dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus, a minha rocha, a minha fortaleza e o meu libertador

Aos meus pais, Juan Salomón e Trinidad, que com seu amor infinito me seguraram e incentivaram para não desistir desta conquista.

À minha enorme família, meus pais Juan Salomón e Trinidad, meus irmãos Carmen, Lucia, Jesús, José e Miguel, e meus sobrinhos Vanessa, Sarita, Maria Fernanda, Kevin, Brissa, Valentina, Linda e Josúe.

Ao meu irmão Miguel, por seus conselhos, apoio incansável e imensa dedicação para que eu pudesse viver a vida em vitória.

À minha orientadora, professora Dra. Vera Lex Engel, pela orientação, ensinamentos, valiosíssima confiança e oportunidade de crescer profissionalmente no LERF (Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal).

Ao professor Dr. Felipe Amorim, pelas sugestões, orientações e participação no planejamento do experimento de remoção de sementes.

À Dra. Tara Massad, pelas sugestões na metodologia de campo da herbivoria de mudas.

À Fundación Ceiba e ao governo da Colômbia (departamento de Nariño), pela bolsa de pesquisa concedida.

À Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP-Botucatu), à FCA (Faculdade de Ciências Agrônômicas) e ao departamento de Ciência Florestal pela estrutura necessária no âmbito de ensino e pesquisa. Ainda aos funcionários do DCF, um agradecimento especial à Rosângela e Dinho pela contínua colaboração.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal (LERF - UNESP) que contribuíram no trabalho de campo e pelas enriquecedoras reuniões científicas: Rita, Zé Butina, Deivid, Bruna, Diego, Danila, Andra, Naiade, Luan, Aska, Vitória, Paula, Sabrina, Aline (Dalai), Chen, Natalia, Ângelo, Jéssica, Vinicius, Bárbara e Grelha.

Ainda ao pessoal do LERF, um agradecimento especial à Aline (Dalai) e Roberta (Chen) pelo valiosíssimo e incansável apoio no trabalho de campo. Ao Ângelo Bertholdi e à Natalia Guerin pelos comentários e sugestões na discussão de meu trabalho.

À Gabriela Villamagua e à Carla Brito pela amizade e grande ajuda nas minhas jornadas de campo.

Ao Diego Podadera, e à Natashi Pilon pelas sugestões nas análises estatísticas e troca de ideias.

Ao Jesús Villota pela colaboração na elaboração do penetrômetro de massa.

Ao Zé e à Rita pelos momentos compartilhados e amizade incondicional.

“Um pouco de ciência nos afasta de Deus. Muita, nos aproxima”.

BOUZA-SANTIAGO, E.; PICAZO DE LA GARZA, J.J.; PRIETO-PRIETO, J.
Louis Pasteur. Una vida singular, una obra excepcional, una biografía
apasionante. Madrid: Kos, Comunicación Científica y Sociedad, S.L, 2010. p.
68.

RESUMO

O avanço do conhecimento das interações planta-animal é considerado importante para a restauração de ecossistemas inteiramente funcionais. Os processos de remoção de sementes e herbivoria de mudas são considerados filtros ecológicos determinantes no estabelecimento da comunidade vegetal nos primeiros anos de restauração. Porém, pouco se sabe ainda da influência que exercem os atributos dos ecossistemas restaurados na dinâmica destes processos e, conseqüentemente, na estrutura da comunidade regenerante. Avaliamos a remoção de sementes e herbivoria de mudas em três sistemas de restauração florestal, dos quais, dois foram restaurados ativamente (contrastantes entre si, quanto aos objetivos, composição, número de espécies plantadas e arranjo espacial) e um restaurado passivamente, estabelecidos há mais de 20 anos. Utilizamos um fragmento de floresta nativa (Floresta Tropical Estacional Semidecidual) próximo à área experimental como ecossistema de referência. Instalamos estações de exclusão de sementes para diferentes grupos de consumidores: insetos, roedores e aves; com o intuito de elucidar o efeito do sistema de restauração e da interação com o grupo funcional de consumidores na remoção de sementes de quatro espécies arbóreas de diferentes grupos sucessionais e de síndromes de dispersão (Pioneiras: *Schinus terebinthifolius* Raddi e *Tabernaemontana hystrix* Steud; não pioneiras: *Pterogyne nitens* Tul. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan). Por sua vez, transplantamos mudas destas espécies com o fim de avaliarmos a herbivoria e o efeito dos danos foliares sobre o crescimento das mudas, bem como o papel das defesas das plantas (saponinas, dureza da folha e nitrogênio) na limitação da herbivoria. No geral, as taxas de remoção de sementes foram baixas e diferiram entre sistemas de restauração ativa e passiva. Porém foram semelhantes à taxa de remoção de sementes da mata nativa. Nós encontramos efeito da interação dos sistemas de restauração e do agente consumidor na remoção de sementes. Os sistemas de restauração ativa e o fragmento de floresta nativa favoreceram a remoção de sementes pelos roedores e aves, unicamente na espécie *Tabernaemontana hystrix*, de dispersão zoocórica. Porém, os insetos foram o principal agente de remoção das sementes das espécies testadas em sua totalidade, independentemente do sistema de restauração. Encontramos diferença de porcentagem de herbivoria em função do sistema de restauração. As mudas sofreram maiores danos no sistema menos complexo (sistema de restauração passiva) e menor

nos sistemas mais complexos (sistemas de restauração ativa). Apenas o crescimento de *P. nitens* foi influenciado negativamente pela herbivoria. Encontramos padrões de herbivoria, de acordo com os atributos de defesa das folhas de cada espécie arbórea. No geral, as saponinas reduziram a herbivoria dos indivíduos. Discutimos as implicações destas descobertas sobre a recuperação de funções ecológicas dos diferentes sistemas de restauração após 20 anos de implantados, com base nos padrões de remoção de sementes e herbivoria de mudas.

Palavras chave: Remoção de sementes. Herbivoria de mudas. Restauração ecológica. Mata Atlântica. Floresta estacional semidecidual. Filtros ecológicos. Interação planta-animal

ABSTRACT

The advance in the knowledge of plant-animal interactions has been considered important for the restoration of fully functional ecosystems. Seed removal and seedling herbivory processes are considered ecological filters driving the establishment of the plant community in the first years of restoration. However, little is known about the influence that the attributes of restored ecosystems have on the dynamics of these processes and, consequently, on the structure of the regenerating community. We evaluated seed removal and seedling herbivory in three restoration systems, of which two were actively restored (with contrasting restoration objectives, number of species, composition, spatial arrangement) and one passively restored, established more than 20 years ago. A fragment of native forest (Seasonal Semideciduous Tropical Forest) near the experimental area was used as a reference ecosystem. We installed seed exclusion stations for different consumer groups: insects, rodents and birds; in order to elucidate the effect of the restoration system and the interaction with the functional group of consumers for four tree species belonging to different successional and seed dispersal syndromes groups (*Schinus terebinthifolius* Raddi and *Tabernaemontana hystrix* Steud, zoochoric pioneers; and *Pterogyne nitens* Tul., and *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, anemochoric and autochoric non-pioneers, respectively). We transplanted seedlings of these species to evaluate herbivory levels, the effect of foliar damage on seedling growth, and the role of plant defenses (saponins, leaf hardness, and nitrogen) in limiting herbivory damage. As a whole, seed removal rates were low and differed between active and passive restoration systems. However, they were similar to the rate of seed removal from the native forest. The active restoration systems and the native forest fragment favored the removal of seeds by rodents and birds, only for the zoochoric *T. hystrix*. However, insects were the main removal agent of the seeds of the tested species, regardless of the restoration system. We found differences in the herbivory percentage depending on the restoration system. The seedlings suffered more foliar damage in the less complex system (passive restoration) and less damage in the more complex ones (both active restoration). Only the growth of *P. nitens* was negatively affected by herbivory. Herbivory patterns depended on the foliar defense attributes of each tree species. In general, saponins reduced the herbivory of individuals. We discuss the implications of these findings on the recovery of the ecological functions of different restoration systems after 20 years

of implantation, based on the ecological process of seed removal and seedling herbivory.

Keywords: Seed removal. Seedling herbivory. Ecological restoration, Atlantic Forest. Seasonal semideciduous forest. Ecological filters. Plant-animal interaction

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Delineamento dos sistemas de restauração (22°50' S; 48°24' W).
Legenda: CONT (sistema de restauração passiva); SAF (sistema agroflorestal); DIV (plantio diversificado); MATA (fragmento de floresta nativa).....36**
- Figura 2 - Delineamento experimental de estações de remoção de sementes.
Linha contínua: parcela principal de 50 x 50m, linha tracejada: parcela efetiva amostrada de 40 x 40 m (a) e delineamento dos tratamentos de exclusão em cada estação (b).....38**
- Figura 3 - Espécies empregadas no experimento de remoção de sementes. (a) *Pterogyne nitens*, (b) *Anadenanthera colubrina*, (c) *Schinus terebinthifolius*, (d) *Tabernaemontana hystrix*40**
- Figura.4 - a) Proporção de sementes removidas por grupo consumidor, b) por sistema de restauração e c) por espécie arbórea. Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal). Caixas representam a mediana; primeiro e terceiro quartis, o erro padrão; e as barras tracejadas os valores mínimo e máximo (desvio padrão); círculos correspondem a valores observados; letras maiúsculas correspondem a diferenças estatísticas significativas42**
- Figura 5 - Efeito dos sistemas de restauração, do fragmento de floresta na taxa de sementes removidas de quatro espécies arbóreas. Letras maiúsculas representam diferenças estatísticas entre sistemas de restauração (inclui MATA). Legenda: CONT (restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal)43**
- Figura 6 - Efeito do grupo de consumidores de sementes na taxa de sementes removidas dos sistemas de restauração (a, b, c e d) e das espécies arbóreas (e). Letras maiúsculas representam diferenças estatísticas entre os consumidores de sementes (e); letras minúsculas representam diferenças estatísticas de sistemas de restauração x agentes consumidores de *T. hystrix* (d).....45**

- Figura 7 - Delineamento dos sistemas de restauração (22°50' S; 48°24' W).
 Legenda: CONT (sistema de restauração passiva); SAF (sistema agroflorestal); DIV (plantio diversificado); MATA (fragmento de floresta nativa) (a) Esquema de distribuição das mudas de *P. nitens*, *A. colubrina*, *S. terebinthifolius* e *T. hystrix* (subparcelas de 1,5 x 1,5 m) nas parcelas (50 x 50 m) dos sistemas de restauração (b)..... 67**
- Figura 8 - Amostras de medidas foliares de 3 espécies arbóreas com herbivoria. Folha original (a), reconstrução do limite da folha (b), quantificação de área foliar danificada. Na figura (c) de cada espécie se apresenta a porcentagem herbivorada da folha calculada no BioLeaf - Foliar Analysis™ 68**
- Figura 9 - Concentração de saponina (mm) em quatro espécies arbóreas. Barras brancas indicam a coluna de espuma equivalente à concentração de saponina..... 69**
- Figura 10 - Penetrômetro de massa para medir a força física das folhas através de testes de punção, adaptado segundo a metodologia de ARANWELA; SANSON e READ (1999)..... 70**
- Figura 11 - Proporção total de herbivoria por espécie arbórea ($p < 0,0001$) (A) e por sistema de restauração e mata de referência ($p < 0,0001$) (B). Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal). Caixas representam a mediana; primeiro e terceiro quartis, o erro padrão; e as barras tracejadas os valores mínimo e máximo (desvio padrão); círculos correspondem a observações 73**
- Figura 12 - Contrastes do efeito dos sistemas de restauração (incluindo fragmento de floresta) e das espécies arbóreas na herbivoria de mudas entre grupos. Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal). Letras diferentes representam grupos estatisticamente diferentes ($p < 0,05$). Barras azuis são intervalos de confiança para os *Quadrados Mínimos*, setas vermelhas representam comparações entre *Médias dos Quadrados Mínimos*, setas sobrepostas representam grupos estatisticamente iguais..... 74**

Figura 13 - Proporção média de herbivoria de quatro espécies arbóreas em três sistemas de restauração ecológica e um fragmento de floresta nativa (A). Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal)	75
Figura 14 - Média do crescimento em altura (cm) de <i>S. terebinthifolius</i> , <i>P. nitens</i> , <i>A. colubrina</i> e <i>T. hystrix</i> após um ano de plantadas nos sistemas de restauração e no fragmento de floresta nativa Linhas verticais representam Erro Padrão	76
Figura 15 - Efeito da porcentagem de herbivoria na altura de mudas (cm) de quatro espécies arbóreas	77
Figura 16 - Crescimento em altura (cm) de mudas de <i>Pterogyne nitens</i> Tul nos sistemas de restauração (a), e relação entre porcentagem de herbivoria e crescimento em altura (cm) em mudas de <i>Pterogyne nitens</i> (B)	77
Figura 17 - Efeitos diretos e indiretos dos atributos foliares de defesa das plantas de (a) <i>P. nitens</i> e (b) <i>A. colubrina</i> + <i>S. terebinthifolius</i> contra a herbivoria, determinados através de equações estruturais (diagrama de caminho). Linhas contínuas representam relações significativas ($p < 0,05$) e linhas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,05$) (N=48). Linhas com uma única seta mostra uma relação causal entre a primeira variável que afeta a variável próxima à seta. Linhas com setas em ambas as extremidades representam relações recíprocas. Os valores negativos representam relações negativas e os valores positivos representam relações positivas dos coeficientes de caminho padronizados	79

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Características da vegetação arbórea dos indivíduos plantados e regenerantes com altura igual ou superior a 1,30 m (média \pm erro padrão), determinada após 16 anos de implantados os sistemas de restauração. SAF: Sistema agroflorestal; DIV: Plantio diversificado; CONT: Sistema de restauração passiva; MATA: Fragmento de floresta nativa. Dados não publicados, obtidos por Machado (2016) e Góes (2019).....37**
- Tabela 2 - Critérios de escolha das espécies arbóreas selecionadas. Legenda: Sistema agroflorestal (SAF), Plantio diversificado (DIV)40**
- Tabela 3 - Resultado de modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMMs), que testaram a influência do agente consumidor e do sistema de restauração florestal na taxa de remoção de sementes de quatro espécies arbóreas.....43**
- Tabela 4 - Resultados do modelo linear generalizado (GLM) com distribuição gaussiana e gamma, avaliando a influência de atributos de defesa das folhas sobre a porcentagem de herbivoria de *P. nitens*, *T. hystrix*, *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*. Valores significativos em negrito ($p < 0,05$).....78**

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	23
CAPÍTULO 1: PADRÕES SIMILARES DE REMOÇÃO DE SEMENTES EM FLORESTAS TROPICAIS SEMIDECIDUAIS RESTAURADAS HÁ 20 ANOS E EM UMA FLORESTA NATIVA DE REFERÊNCIA.....	29
1.1 INTRODUÇÃO.....	32
1.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	35
1.2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	35
1.2.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	38
1.2.3 ANÁLISE DE REMOÇÃO DE SEMENTES.....	39
1.2.4 ANÁLISE DE DADOS.....	40
1.3 RESULTADOS.....	41
1.3.1 EFEITOS DOS SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO E DO FRAGMENTO DE FLORESTA NATIVA NA REMOÇÃO DE SEMENTES.....	42
1.3.2 PREFERÊNCIA DOS DIFERENTES GRUPOS DE CONSUMIDORES PELAS ESPÉCIES, E INTERAÇÃO COM OS SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO.....	44
1.4 DISCUSSÃO.....	45
1.4.1 EFEITOS DOS SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO E DO FRAGMENTO DE FLORESTA NATIVA NA REMOÇÃO DE SEMENTES.....	45
1.4.2 PREFERÊNCIA DOS DIFERENTES GRUPOS DE PREDADORES PELAS ESPÉCIES, E INTERAÇÃO COM OS SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO.....	48
REFERÊNCIAS.....	53
CAPÍTULO 2 – BAIXA HERBIVORIA DE MUDAS ENTRE DIFERENTES SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO FLORESTAL DE UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL COM MAIS DE 20 ANOS.....	57
2.1 INTRODUÇÃO.....	61
2.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	64
2.2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	64
2.2.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	66
2.2.3 ANÁLISE DE HERBIVORIA DE MUDAS.....	67
2.2.4 ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS FOLHAS.....	68

2.2.4.1	<i>Saponinas</i>	69
2.2.4.2	<i>Dureza da folha</i>	69
2.2.4.3	<i>Nitrogênio foliar</i>	70
2.2.5	ANÁLISE DE DADOS.....	71
2.3	RESULTADOS.....	73
2.3.1	EFEITOS DOS SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO E DO FRAGMENTO DE FLORESTA NATIVA NA HERBIVORIA DE MUDAS.....	73
2.3.2	EFEITO DA HERBIVORIA NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS MUDAS.....	75
2.3.3	ATRIBUTOS FOLIARES DAS PLANTAS E SEU EFEITO NA HERBIVORIA.....	78
2.4	DISCUSSÃO.....	80
2.4.1	EFEITOS DOS SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO E DO FRAGMENTO DE FLORESTA NATIVA NA HERBIVORIA DE MUDAS.....	80
2.4.2	EFEITO DA HERBIVORIA NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS MUDAS.....	84
2.4.3	EFEITO DOS ATRIBUTOS FOLIARES NA HERBIVORIA.....	86
2.5	CONCLUSÕES.....	88
	REFERÊNCIAS.....	90
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	96
	REFERÊNCIAS	97
	APÊNDICES	101

INTRODUÇÃO GERAL

Uma das principais bases para a restauração florestal é a compreensão de como os ecossistemas naturais se organizam e como mudam no tempo. Os estudos das mudanças temporais dos ecossistemas podem focar tanto os padrões ou os processos. Enquanto os padrões são descritos pelos estudos da sucessão ecológica, os processos explicam como e porque essas mudanças ocorrem, por meio das regras de montagem de comunidades (CHRISTENSEN, 1988; HOBBS; JENTSCH; TEMPERTON, 2007; WHITE; JENTSCH, 2004; YOUNG; CHASE; HUDDLESTON, 2001; ZHANG, 2014). Até as décadas de 1980, 1990 e início dos anos 2000 predominaram abordagens de restauração de florestas com grande ênfase primeiro na fitossociologia, e depois na sucessão secundária como bases para os modelos de implantação (OLIVEIRA; ENGEL, 2017, 2011). A partir do início do século XX, os conceitos de regras de montagem passaram a ser incorporados na literatura de restauração, tendo como marco histórico o livro de Sudding & Hobbs (2004) (DURIGAN; ENGEL, 2013). Desde então, diferentes disciplinas do conhecimento (botânica, zoologia, ecologia) têm discutido as regras de montagem (ou regras de assembleia) das comunidades (TEMPERTON; HOBBS, 2004; TEMPERTON et al., 2004b).

O enfoque nas regras de montagem começou a partir da incorporação deste termo por Diamond em 1975 (GÖTZENBERGER et al., 2012; TEMPERTON; HOBBS, 2004), iniciando o debate sobre os fatores que afetam o desenvolvimento da comunidade regenerante de um determinado ecossistema. Desde então, um grande aporte científico surgiu no princípio da década de 1990, quando diversos autores (DIAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; KEDDY, 1992; WEIHER; KEDDY, 1995) introduziram um enfoque mais abrangente, fundamental para o avanço da ciência da Ecologia da Restauração. Este enfoque sustenta que o desenvolvimento da comunidade regenerante depende tanto da interação do meio ambiente com os organismos de uma comunidade, quanto das interações interespecíficas e intraespecíficas.

O conceito de filtros ecológicos surgiu como parte da teoria do conjunto de regras de montagem, introduzido com a finalidade de elucidar os diferentes processos envolvidos que permitem seleção de espécies ao nível local, a partir de um *pool*

regional de espécies, de acordo com suas adaptações a fatores bióticos e abióticos (DIAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; GÖTZENBERGER et al., 2012; KEDDY, 1992). Este conceito se tornou crucial para a compreensão do comportamento das comunidades nos cenários futuros de restauração (GÖTZENBERGER et al., 2012), pois a partir do entendimento de como as espécies colonizam novos habitats através da superação dos filtros, tanto abióticos (clima, substrato, estrutura da paisagem) quanto bióticos (competição, predação, disponibilidade de propágulos ou dispersão, perturbação, mutualismo) (HOBBS; NORTON, 2004) elucidamos o estabelecimento de uma espécie em uma comunidade local, uma vez que este é dependente da superação de uma série de requisitos físico-bióticos, que atuam em concordância com as características das espécies, onde apenas aquelas espécies que apresentem atributos apropriados para superar os filtros serão conduzidas a formar parte da assembleia das comunidades locais (POFF, 1997).

A Ecologia da Restauração, como ciência, tem se preocupado em elucidar os diferentes processos bióticos e abióticos envolvidos na assembleia da comunidade, tanto no âmbito teórico (CADOTTE; TUCKER, 2017; FATTORINI; HALLE, 2004; HOBBS; NORTON, 2004), mediante a aplicabilidade do modelo geral de filtros ecológicos, quanto empírico, principalmente com estudos referentes aos filtros bióticos, amplamente enfatizados em estudos de dispersão de sementes (HOLL, 1999; PAKEMAN; SMALL, 2005; REID; HOLL, 2015; RIBEIRO DA SILVA et al., 2015; ZAMORA; MONTAGNINI, 2007). Claramente, estes esforços resumem sua importância na determinação do sucesso da restauração a longo prazo, monitorada através da regeneração natural (recrutamento e sobrevivência das mudas), influenciada por sua vez, pelas interações entre animais e plantas (CATTERALL, 2018; SMITH; GARNETT, 2003).

Embora o conceito dos filtros ecológicos e das regras de montagem, no geral, tenham sido amplamente investigados, desde a sua incorporação na ciência (DURIGAN; ENGEL, 2013), surgem novos desafios para a Ecologia da Restauração que se tornam vitais para compreender os processos envolvidos na regeneração natural. Ainda fica uma brecha de como as interações ecológicas influem nos padrões de regeneração natural de uma comunidade, especialmente nas interações planta-animal (MASSAD, 2012), cujo conhecimento torna-se necessário para responder perguntas de como o papel de ditas interações afeta o futuro da comunidade em

processo de restauração (CHADÈS; CURTIS; MARTIN, 2012; MCALPINE et al., 2016).

O principal caminho para responder as questões levantadas em torno da importância de estudar o papel das interações ecológicas na regeneração de uma comunidade, e conseqüentemente, sobre o sucesso da restauração, é a unificação das perspectivas baseadas nas interações entre plantas e animais (MCALPINE et al., 2016). Por um lado, devemos entender que, se falamos de interações ecológicas, estamos nos referindo ao equilíbrio que os animais e as plantas fornecem ao ecossistema, através dos processos de polinização, dispersão e predação. Por outro lado, cabe assinalar que a falta ou desequilíbrio destes processos, interrompe a regeneração natural da comunidade, levando o processo de restauração ao declínio (HOLL; VAN ANDEL; ARONSON, 2012).

O avanço do conhecimento das interações planta-animal é considerado importante para a aplicabilidade na restauração de ecossistemas inteiramente funcionais (CATTERALL, 2018; MCALPINE et al., 2016; REIS; ZAMBONIM; NAKAZONE, 1998). Diversos estudos têm centrado seus esforços em pesquisar principalmente o filtro da paisagem (dispersão de sementes), já que a disponibilidade de sementes é o primeiro filtro a ser superado (HOLL, 1999; PAKEMAN; SMALL, 2005; REID; HOLL, 2015). Entretanto, o modelo conceitual de sucessão estabelece que todos os processos específicos que afetam a disponibilidade das espécies têm a mesma importância (FLEURY et al., 2014). Uma vez superado o filtro da dispersão, e os filtros abióticos, as plantas enfrentam outra série de outros filtros em escala local, como predação de sementes e herbivoria de mudas, operando como fatores de mortalidade, limitando o recrutamento e estabelecimento das espécies na comunidade local (MARON et al., 2012; MYERS; HARMS, 2009).

Os estudos atuais na Ecologia da Restauração ainda hoje são falhos no que se refere às interações planta-animal, estando muito centrados nas plantas (CATTERALL, 2018). Por exemplo, de 1020 artigos publicados na área de restauração, 67% se centraram nas plantas, 9% em animais, e apenas 24% em plantas e animais (MCALPINE et al., 2016).

Embora as abordagens de restauração baseadas na ecologia de paisagens tenham ganhado peso, através da importância ressaltada em publicações norteadoras

(TEMPERTON et al., 2004a), com o intuito de melhorar a conectividade funcional da paisagem e assim facilitar a movimentação da fauna (THOMSON et al., 2009; WESTPHAL; FIELD; POSSINGHAM, 2007), além de facilitar a dispersão de sementes, é importante reconhecer a importância da relação planta-animal em múltiplas escalas temporais e espaciais (MCALPINE et al., 2016). As interações entre animais e plantas não impactam apenas a composição da vegetação via dispersão, mas também conduzem os processos de recrutamento de mudas, mediante a predação de sementes e herbivoria de mudas (através da filtragem das espécies), influenciando diversas trajetórias do desenvolvimento da diversidade e estrutura florística ao longo da sucessão (CATTERALL, 2018).

Estes processos têm sido insuficientemente estudados, e questões mais explícitas acerca do papel dos animais como condutores da regeneração natural têm surgido com uma necessidade urgente de serem respondidas (CATTERALL, 2018), principalmente por abordagens experimentais (LARIOS; PEARSON; MARON, 2017). Por exemplo: Como e quando os consumidores de sementes e plantas exercem efeito ao longo da restauração? (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019) Qual o tipo de consumidores atraídos pelas plantas? Existe um padrão entre relações planta-animal? Como as relações planta-animal podem afetar o desenvolvimento da comunidade de plantas? Questões que precisam ser melhor investigadas, com a finalidade de obter um conhecimento mais sólido, que permita planejar de forma mais efetiva a restauração, integrando os enfoques até hoje controversos e divergentes (CATTERALL, 2018). Mas, nos últimos anos, têm surgido estudos alentadores que integram os enfoques planta-animal, focalizando processos de predação/remoção de sementes (DOMINGUEZ-HAYDAR; ARMBRECHT, 2011; DOUST, 2011; LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019; SSEKUUBWA et al., 2018; WIJDEVEN; KUZEE, 2000a) e herbivoria de mudas (ADAMS; FIEDLER, 2016; MASSAD, 2012; MASSAD et al., 2011a, 2013) na regeneração natural de ecossistemas em restauração.

Estes estudos vêm consolidando não apenas o conhecimento das funções básicas da interação planta-animal no âmbito ecológico, mas também trazem consigo implicações práticas para a restauração florestal, entre as quais se destacam o manejo do filtro ecológico da predação/remoção de sementes através de técnicas como semeadura direta feita na temporada de latência das sementes (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019). No caso da herbivoria de mudas, os estudos coincidem

em recomendar técnicas de restauração que favoreçam os plantios de diversas espécies, além de espécies que possuam fortes defesas a herbívoros (por exemplo metabólitos secundários) (ADAMS; FIEDLER, 2016; MASSAD, 2012; MASSAD et al., 2011a, 2013). Estes estudos são desafiadores para a prática da Ecologia da Restauração, pois com a unificação de perspectivas planta-animal, possuem um grande potencial de desenvolvimento de novas técnicas (e resposta às lacunas do conhecimento) que permitem encaminhar/acelerar a regeneração da vegetação, desde o início do processo de restauração (CATTERALL, 2018).

Por outro lado, em todos os contextos existentes das ações de restauração, em sua ampla gama de intervenções (restauração assistida/ativa e restauração não assistida/passiva) e de intensidades (plantações diversificadas e não diversificadas) (CATTERALL, 2018), a fauna pode ser enxergada como “direcionadora” das trajetórias de regeneração através das interações ecológicas (CROME, 1990), por exemplo remoção de sementes e herbivoria de mudas, funcionando como verdadeiros “arquitetos da paisagem” (SILVA, 2003). Neste contexto, de antemão poderíamos dizer que técnicas de restauração ativa, quando comparados com sistemas de restauração passiva, possuem uma vantagem, pois os plantios podem evitar os filtros de recrutamento inicial associados, como a predação/remoção de sementes, embora a herbivoria de mudas seja inevitável (MASSAD et al., 2011a). No entanto, esta e outras questões são necessariamente matéria de investigação mais detalhada, principalmente estudos que nos permitam direcionar a escolha das espécies vegetais, a partir de critérios que considerem suas interações com os animais, tanto nas primeiras etapas de restauração, quanto nas etapas subsequentes a esta, com o intuito de procurar a integridade e sustentabilidade dos ecossistemas restaurados, a partir das interações entre animais e plantas (NEUSCHULZ et al., 2016). Este estudo apresenta uma avaliação das interações entre animais e plantas na regeneração natural em sistemas em processo de restauração ecológica. Partimos de um projeto de restauração ecológica denominado “Restauração da Mata Atlântica em Sítios Degradados no Estado de São Paulo”, como um trabalho de cooperação entre a Universidade Estadual Paulista (Unesp) e o US-DA Forest Service – Internacional Institute of Tropical Forestry, cujo objetivo foi avaliar a sustentabilidade ecológica e econômica de diferentes sistemas de restauração florestal, voltados para sua aplicação a médias e pequenas propriedades rurais. Desde a sua implantação, entre

1997 e 1998, diferentes estudos ecológicos e silviculturais têm sido desenvolvidos nessa área. Entretanto, de forma pioneira, avaliamos o efeito das interações locais planta-animal, tais como remoção de sementes e herbivoria de mudas na regeneração da comunidade nativa dos diferentes sistemas de restauração. Dentre esses estudos, um trabalho prévio (VILLOTA CERÓN, 2015) demonstrou que o filtro de dispersão não parece estar sendo limitante no contexto dos experimentos, embora a maior parte das espécies presentes na chuva de sementes dos plantios não tenham sido observadas na comunidade regenerante (MACHADO, 2016; FIGUEIREDO, 2018 - dados não publicados). Essas observações nos levaram a crer que a predação de sementes e/ou herbivoria de mudas pudessem ser os fatores impedindo o recrutamento dessas espécies, abundantes na chuva de sementes e pouco abundantes na comunidade regenerante.

Nossa hipótese geral é de que as interações de remoção de sementes e a herbivoria de mudas são processos chave na estruturação da comunidade regenerante nesses sistemas, e de que a composição e complexidade dos sistemas de restauração (restauração ativa versus restauração passiva) afetarão a magnitude de tais interações.

Para isto, estruturamos este trabalho em duas seções. O primeiro capítulo, engloba as informações referentes à remoção de sementes nos diferentes sistemas de restauração, e o segundo, a herbivoria de mudas. Os capítulos foram estruturados de forma diferenciada: enquanto o primeiro capítulo seguiu o estilo de redação de artigo científico, o segundo capítulo seguiu o estilo de redação mais detalhada, característica da estrutura de uma tese. Porém, ambos os capítulos contêm os mesmos elementos textuais (introdução, material e métodos, resultados e discussões) de um trabalho acadêmico.

CAPÍTULO 1
PADRÕES SIMILARES DE REMOÇÃO DE SEMENTES EM FLORESTAS
TROPICAIS SEMIDECIDUAIS RESTAURADAS HÁ 20 ANOS E EM UMA
FLORESTA NATIVA DE REFERÊNCIA

Capítulo submetido à revista *Forest Ecology and Management*

RESUMO

A remoção de sementes é considerada um filtro ecológico importante na montagem da comunidade vegetal durante os primeiros anos de restauração. Porém, pouco se sabe ainda da influência das características dos ecossistemas restaurados nos padrões de consumo de sementes por predadores e, conseqüentemente, na estrutura da comunidade regenerante. Nós testamos se a remoção de sementes difere entre ecossistemas naturais e restaurados e se depende do agente consumidor de sementes (insetos, roedores e aves). Avaliamos a remoção de sementes em três sistemas de restauração florestal (dois restaurados ativamente e um restaurado passivamente) estabelecidos há mais de 20 anos. Utilizamos um fragmento de floresta nativa (Floresta Tropical Estacional Semidecidual) próximo à área experimental, como ecossistema de referência. Instalamos estações de exclusão a diferentes grupos de consumidores (insetos, roedores e aves) de sementes de quatro espécies arbóreas de diferentes grupos sucessionais e de síndromes de dispersão. No geral, os insetos foram o principal agente de remoção das sementes das espécies testadas em sua totalidade, independentemente do sistema de restauração. As taxas de remoção de sementes em geral foram baixas e diferiram entre sistemas de restauração ativa e passiva, em função da espécie arbórea. Porém foram semelhantes à taxa de remoção do fragmento de floresta nativa, independentemente do sistema de restauração. Nós encontramos efeito da interação dos sistemas de restauração e do agente consumidor na remoção de sementes de uma espécie representativa do grupo funcional de dispersão zoocórica. A remoção de sementes nos sistemas de restauração, indistintamente da técnica de restauração, não parece mais representar um filtro biótico para o recrutamento, mas sim um processo ecológico associado ao equilíbrio

e manutenção da riqueza das espécies, uma vez que os padrões encontrados já se assemelham ao de ecossistemas naturais.

Palavras chave: Remoção de sementes. Consumidores de sementes. Ecologia da restauração. Sistemas de restauração

CHAPTER 1
SEED REMOVAL WITH DIFFERENT FUNCTIONAL CHARACTERISTICS IN
SEMIDECIDUAL TROPICAL FORESTS RESTORED 20 YEARS AGO AND A
NATIVE FOREST OF REFERENCE

ABSTRACT

Seed removal is an important ecological filter in the establishment of the plant community in the first years of restoration. However, little is known about the influence that the attributes of restored ecosystems have on the dynamics of seed consumers and, consequently, on the structure of the regenerating community, through ecological processes of plant-animal interaction such as seed removal. We test whether seed removal differs between natural and restored ecosystems and whether it is influenced by the interaction between habitat and the seed consumer. We evaluated seed removal in three restoration systems (two actively restored and one passively restored) established 20 years ago. A fragment of native forest (Seasonal Semideciduous Tropical Forest) near the experimental area was used as a reference ecosystem. We installed exclusion stations for different groups of consumers (insects, rodents and birds), in order to estimate the removal of seeds from four tree species from different functional groups of dispersal syndromes. As a whole, insects were the main seed removal agent of the tested species, regardless of the restoration system. Seed removal rates differed between active and passive restoration systems, depending on the tree species, however, they were similar to the removal rate of native forest fragments, regardless of the restoration system. We found an effect of the interaction of the restoration systems and the consumer agent in seed removal only for the representative species of the functional group of zoochoric dispersal. The seeds removal in the restoration systems, regardless of the restoration technique, no longer seems to represent a biotic filter for recruitment, but an ecological process associated with the balance and maintenance of species richness, since the patterns found are already similar to that of natural ecosystems.

Keywords: Seed removal. Seed consumers. Restoration ecology. Restoration systems

1.1 INTRODUÇÃO

Uma das principais bases para a restauração florestal é a compreensão de como os ecossistemas naturais se organizam, e como mudam no tempo (CHRISTENSEN, 1988; HOBBS; JENTSCH; TEMPERTON, 2007; WHITE; JENTSCH, 2004; YOUNG; CHASE; HUDDLESTON, 2001; ZHANG, 2014). Dentre os processos da comunidade que são relevantes para a restauração ecológica, o estudo das interações planta-animal na escala local (remoção de sementes, herbivoria e polinização) nos permite avaliar se estamos atingindo a meta da recuperação de ecossistemas inteiramente funcionais, conforme se almeja (CATTERALL, 2018; KOLLMANN et al., 2016; MCALPINE et al., 2016; REIS; ZAMBONIM; NAKAZONE, 1998). Dentre as interações planta-animal, a remoção de sementes por agentes bióticos é um dos processos que vem sendo estudados, na restauração ecológica, embora ainda com muitas lacunas (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019; MCALPINE et al., 2016; SSEKUUBWA et al., 2018; WIJDEVEN; KUZEE, 2000b).

A remoção de sementes é um dos principais caminhos para o entendimento das trajetórias da comunidade vegetal ao longo da restauração, que em muitos casos tornam-se imprevisíveis (BRUDVIG et al., 2017; LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019). Este processo de remoção das sementes por granívoros é uma das forças que influencia nas trajetórias da comunidade, e seu entendimento nos permite inferir sobre as possíveis causas e consequências para a montagem das comunidades, direcionando a ecologia da restauração a uma ciência mais preditiva, com melhor planejamento das ações da restauração ecológica (BRUDVIG et al., 2017). A remoção de sementes é geralmente negligenciada entre os filtros ecológicos que atuam na montagem das comunidades, apesar de influenciar na composição do *pool* de espécies regenerantes de diferentes maneiras, já que o forrageamento pode ser preferencial para sementes com atributos específicos, como tamanho grande; pode ocorrer de maneira uniforme em todo o conjunto ou ainda ser de modo dependente de sua frequência (LARIOS; PEARSON; MARON, 2017)

Os caminhos alternativos para a montagem da comunidade, dependem em grande medida, do estágio sucessional do ecossistema em processo de restauração, segundo relatado em diversos estudos. Em estágios iniciais de sucessão, a remoção de sementes é um processo ecológico crucial que determina a assembleia de

espécies disponíveis para se estabelecerem nos locais perturbados, e seu conhecimento é útil para o planejamento das estratégias iniciais de restauração (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019; WIJDEVEN; KUZEE, 2000b). Porém, nos estágios subsequentes, apesar deste processo ainda poder ser considerado um filtro ecológico importante na permeabilidade das espécies da comunidade regenerante (TEMPERTON et al., 2004a), seu papel também pode ser entendido do ponto de vista de manutenção do equilíbrio da comunidade vegetal estabelecida (JANZEN, 1970), como um dos fatores dependentes da densidade que regulam o tamanho das populações e evitam a dominância de determinadas espécies, inclusive as invasoras (CONNOLLY; PEARSON; MACK, 2014; CRAWLEY, 2000).

Diversas ações de restauração, sob sua ampla gama de intervenções (restauração ativa e passiva) e de intensidades (plantios diversificados e não diversificados) (CATTERALL, 2018), podem influenciar de forma diferenciada a remoção de sementes. Tanto as características estruturais da comunidade, podem favorecer a presença de determinados granívoros, cuja remoção das sementes será consequência das características apropriadas para eles agirem dentro do habitat ou micro-habitat (HULME; BENKMAN, 2002), quanto também sua preferência pelo alimento ofertado (características morfológicas da semente: tipo, peso, forma e longevidade da semente) (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019). Tanto os diferentes agentes de remoção de sementes quanto os ecossistemas restaurados interagem entre si (interação animal – ambiente), para influenciar a dinâmica da comunidade regenerante (SSEKUUBWA et al., 2018). Por exemplo, sementes com arilo são mais atrativas para as formigas do que sementes com pericarpo liso (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019; PIZO; OLIVEIRA, 1998); por sua vez, as formigas cortadeiras são características de ecossistemas mais abertos e perturbados (MEYER; LEAL; WIRTH, 2009; PENIDO; RIBEIRO; FORTUNATO, 2015; VASCONCELOS; CHERRETT, 1995; WIRTH et al., 2007).

Poucos estudos têm adotado uma abordagem experimental que permita testar o efeito de diferentes comunidades de predadores sobre o destino de sementes com diferentes atributos, o que ajudaria a cobrir importantes lacunas do conhecimento neste tema (LARIOS; PEARSON; MARON, 2017). Além disso, o conhecimento de quanto os consumidores de sementes afetam positiva ou negativamente os ecossistemas em restauração ainda permanece pouco estudado (LINABURY;

TURLEY; BRUDVIG, 2019). A remoção de sementes, em particular, tem sido amplamente estudada em ecossistemas naturais (FLEURY et al., 2014; VAZ FERREIRA; BRUNA; VASCONCELOS, 2011), mas, há poucos estudos que tenham investigado este processo ecológico em ecossistemas restaurados de forma passiva ou ativa (CATTERALL, 2018), o que inclui as florestas estacionais semidecíduais da Mata Atlântica brasileira. Comparações entre técnicas de restauração ativas e passivas são necessárias para monitorar a recuperação dos processos ecológicos nestes sistemas, e determinar se tais técnicas têm sido eficazes para recuperar a diversidade funcional da comunidade regenerante.

Em um estudo anterior realizado em áreas em processo de restauração da floresta estacional semidecidual (Mata Atlântica brasileira), observamos que, após 16 anos da implantação, a chuva de sementes não era um fator limitante para a colonização dos plantios por várias espécies arbóreas alóctones (Villota & Engel, em preparação). Entretanto, nem a maioria das espécies presentes na chuva de sementes nem as mais abundantes no dossel eram observadas recrutando no interior das parcelas experimentais (observações pessoais), o que nos levou a hipotetizar sobre um possível efeito de filtros bióticos limitando o estabelecimento das mesmas. Deste modo, conduzimos este estudo com o intuito de investigar o papel dos diferentes grupos de consumidores de sementes na montagem de comunidades, em alguns desses plantios de restauração em estágio sucessional intermediário (após 20 anos). Comparamos as taxas de remoção de sementes de quatro espécies arbóreas nativas da região, pertencentes a diferentes grupos funcionais quanto às síndromes de dispersão de sementes e estágio sucessional, em florestas restauradas ativa e passivamente e em mata nativa de referência. Nós testamos duas hipóteses: (1) a remoção de sementes difere entre o ecossistema natural de referência e os sistemas de restauração; por sua vez, os sistemas de restauração diferem entre si quanto à remoção de sementes (em relação à complexidade estrutural da vegetação) e, (2) a abundância de sementes removidas é afetada pela interação do tratamento de restauração com os diferentes grupos de consumidores de sementes (insetos, roedores e aves).

Com base na literatura, nós predizemos que o sistema de restauração passiva apresentará maior remoção de sementes do que sistemas de restauração ativa. Por sua vez, os habitats restaurados apresentarão maior remoção de sementes do que o

fragmento de floresta nativa de referência (SSEKUUBWA et al., 2018), uma vez que a pressão dos agentes de remoção é intensificada em plantios inerentemente pobres (desprovidos de cobertura vegetal arbórea) (HULME; KOLLMANN, 2005). Também predizemos que nos sistemas de restauração ativa os roedores serão os principais agentes de remoção de sementes, enquanto que a maior quantidade de remoção de sementes dos sistemas de restauração passiva será realizada pela ação dos insetos e das aves, já que os roedores tem preferência pelos ambientes com sub-bosque desenvolvido e maior cobertura de dossel, pois serão menos visíveis a predadores maiores e predadores aéreos (HULME; KOLLMANN, 2005), além de preferirem sementes grandes, mais escassas em habitats abertos (FLEURY et al., 2014). Pelo contrário, áreas perturbadas se caracterizam pela maior presença e ação de insetos predadores, especialmente formigas cortadeiras (*Atta* spp.) (MEYER; LEAL; WIRTH, 2009; PENIDO; RIBEIRO; FORTUNATO, 2015; WIRTH et al., 2007).

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

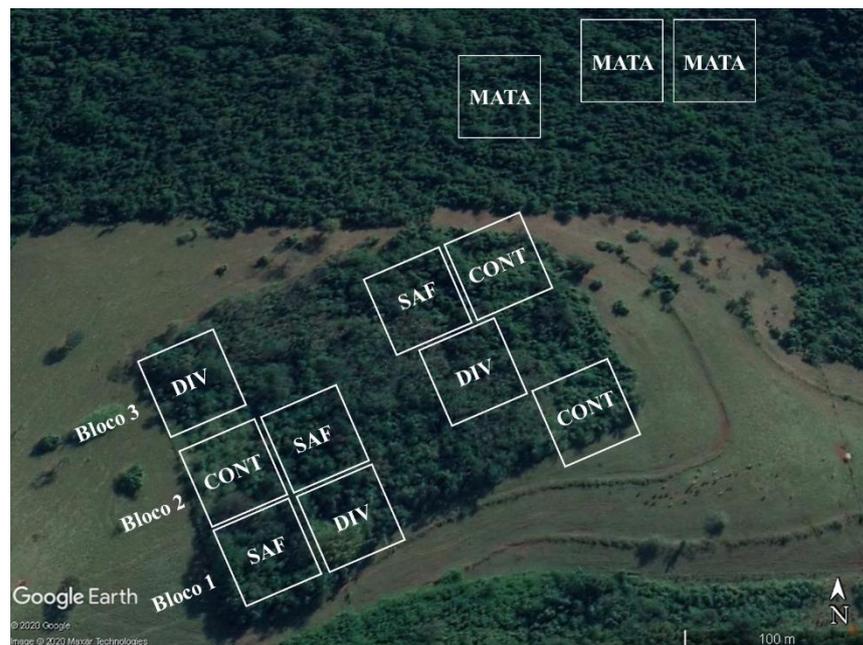
1.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em um experimento de restauração florestal localizado em Botucatu, na região centro – sul do estado de São Paulo, Brasil (22°52'32" S e 48° 26'46" W). Antes de implementar as ações de restauração a área era usada como pastagem, com predomínio de *Urochloa decumbens* Stapf por mais de 50 anos, e para plantios de *Citrus* sp, (NOGUEIRA JR. et al., 2011). Segundo a classificação climática de Köppen-Geiger o clima é subtropical úmido e quente (Cfa) (ALVARES et al., 2013). A precipitação média anual corresponde a 1494 mm, com estação chuvosa no período de outubro a março; e a temperatura média anual de 20,5 ° C, com temperaturas médias mínimas e máximas, nos meses de julho e fevereiro, respectivamente. A vegetação natural da área de estudo classifica-se como Floresta Tropical Estacional Semidecidual, pertencente ao bioma da Mata Atlântica (IBGE, 2012). O solo local é classificado como Ultisol (Argissolo Vermelho-Amarelo, com baixos teores de argila: 5,5-12,5%), com topografia suave - ondulada (MACHADO, 2016; NOGUEIRA JR. et al., 2011).

A área foi restaurada há 20 anos, testando-se diferentes técnicas, seguindo um delineamento em blocos aleatorizados, com três repetições (cada parcela experimental de 50 x 50 m) e cinco tratamentos (sistemas de restauração) (Figura 1).

Dos sistemas de restauração nós avaliamos dois sistemas de restauração ativa (Sistema Agroflorestal - SAF e Plantio diversificado - DIV) e um sistema de restauração passiva (CONT), com o intuito de comparar plantios contrastantes, quanto à sua conformação inicial, baseada em diferentes arranjos e composição das espécies (Apêndice A).

Figura 1 - Delineamento dos sistemas de restauração (22°50' S; 48°24' W).
Legenda: CONT (sistema de restauração passiva); SAF (sistema agroflorestal);
DIV (plântio diversificado); MATA (fragmento de floresta nativa)



SAF consistiu em um plantio de mudas em linhas triplas intercaladas com faixas de 5 m, com espaçamento entre as plantas de 1,5 m e de 2,5 m entre linhas. Nas faixas de 5 m foram plantadas culturas anuais (feijão, milho, abóbora) até o fechamento do dossel. As duas linhas externas foram constituídas por 10 espécies de leguminosas de uso múltiplo e/ou de rápido crescimento para lenha. Na linha central foram plantadas 10 espécies de valor comercial para madeira, de crescimento mais lento. Após o fechamento do dossel, aproximadamente 9 anos depois da instalação do plantio, foi realizado um consórcio com espécies medicinais, aproveitando-se os espaços antes destinados às culturas anuais. O DIV incluiu um plantio de mudas de 40 espécies características de remanescentes da Floresta Estacional Semidecidual da região, selecionadas em função de suas características ecológicas e silviculturais. A densidade de plantio foi de 2.500 árvores ha⁻¹. Neste sistema de plantio foram testados os efeitos de dois diferentes espaçamentos (1,5 x 1,5 m e 2 x 3 m).

Finalmente, o CONT correspondeu a parcelas experimentais controle (equivalentes a sistemas de restauração passiva), que após terem recebido o mesmo preparo de solo dos demais sistemas de restauração ativa, foram abandonadas e não receberam nenhum tipo de intervenção posterior, encontrando-se até a atualidade em processo de sucessão natural.

Após 20 anos da implantação, cerca de 38% das espécies originalmente plantadas no SAF e 63% das plantadas no DIV foram amostradas nas parcelas experimentais, e as outras sendo colonizadoras da paisagem vizinha (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019)), as quais representaram praticamente 90% das espécies regenerantes nas parcelas de restauração passiva.

Além dos sistemas de restauração ativa e passiva, nós também avaliamos três parcelas permanentes (50 x 50m) de um fragmento de floresta nativa (MATA) próximo aos plantios; considerando este fragmento como nosso ecossistema de referência. Os diferentes tratamentos de restauração e a mata de referência possuem diversidade e estrutura da vegetação contrastantes, mostrando um gradiente que vai desde a restauração passiva em direção à mata nativa, sendo os dois tratamentos de restauração ativa intermediários (Dados não publicados, obtidos por Machado, 2012; Tabela 1).

Tabela 1 - Características da vegetação arbórea dos indivíduos plantados e regenerantes com altura igual ou superior a 1,30 m (média \pm erro padrão), determinada após 16 anos de implantados os sistemas de restauração. SAF: Sistema agroflorestal; DIV: Plantio diversificado; CONT: Sistema de restauração passiva; MATA: Fragmento de floresta nativa. Dados não publicados, obtidos por Machado (2016) e Góes (2019)

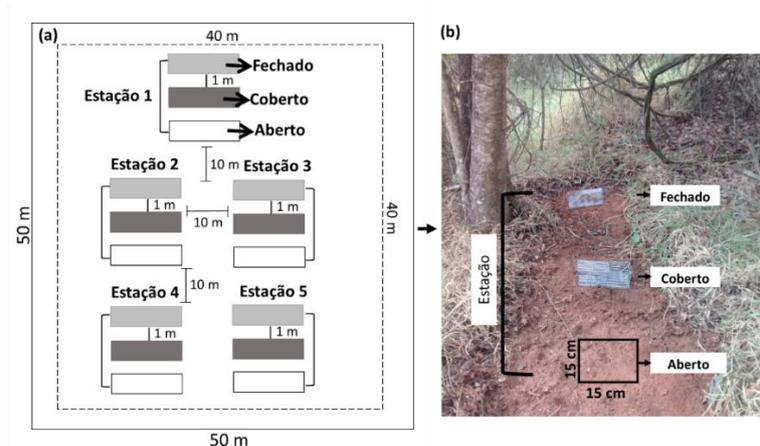
Sistemas de Restauração	Riqueza rarefeita (n ^o sp/)	Área Basal (m ² .ha ⁻¹)	Densidade de Plantas (ind.ha ⁻¹)	Abertura de dossel (%)	Índice de diversidade Alpha de Fisher
CONT	10.4 \pm 0,5	3.0 \pm 1,2	1078 \pm 322	66.3 \pm	-----
SAF	16.2 \pm 3,9	19.1 \pm 4,2	3350 \pm 1382	34.67 \pm 0.70	3.83
DIV	28.2 \pm 0,5	18.2 \pm 1,9	3096 \pm 993	27.99 \pm 0.58	5.45
MATA	33.6 \pm 1.1	23.5 \pm 0.07	6318 \pm 925	17.38 \pm 0.38	29.67

1.2.2 Delineamento experimental

Para determinar a remoção de sementes instalamos em cada parcela (50 x 50 m) cinco estações de exclusão de granívoros. Em cada parcela, desprezamos 10 m para controlar o efeito da borda, delimitando uma área de amostragem efetiva de 40 x 40 m. Cada estação possuía três tratamentos de exclusão: (1) fechado (exclusão de mamíferos e aves, mas com acesso a invertebrados); (2) coberto (exclusão de aves, mas com acesso a invertebrados e mamíferos); (3) aberto (sementes disponíveis para todos os tipos de consumidores) (FERREIRA; BRUNA; VASCONCELOS, 2011; SSEKUUBWA et al., 2018). Nós alocamos as estações sistematicamente, de forma que a distância entre elas foi de 10 m e a distância entre os tratamentos de exclusão foi de 1 m (Figura 2).

Para impedir o acesso de aves e roedores no tratamento fechado, alocamos as sementes em uma armadilha tomahawk, de 35 x 15 x 15 cm, cuja parte lateral dispunha de uma porta retrátil, que, neste caso, se manteve fechada, com o intuito de impedir o acesso de outros granívoros que não fossem os insetos. Para impedir o acesso das aves no tratamento coberto, alocamos dentro da estação outra armadilha tomahawk, mas esta, se manteve com a porta retrátil aberta (abertura de 225 cm²), permitindo somente o acesso de roedores e insetos. No tratamento aberto, delimitamos apenas sobre o solo uma área de 15 x 15 cm, a fim de permitir o acesso às sementes dispostas nessa área de todos os grupos consumidores.

Figura 2 - Delineamento experimental de estações de remoção de sementes. Linha contínua: parcela principal de 50 x 50m, linha tracejada: parcela efetiva amostrada de 40 x 40 m (a) e delineamento dos tratamentos de exclusão em cada estação (b)



1.2.3 Análise de remoção de sementes

Empregamos as sementes de quatro espécies de árvores (*Tabernaemontana hystrix* Steud, *Schinus terebinthifolius* Raddi e *Pterogyne nitens* Tul, *Anadenanthera colubrina* (Vell.) para determinar os efeitos dos consumidores de sementes na sua remoção (Figura 3). Nosso critério de escolha das espécies foi baseado (1) na sua abundância local (espécies pouco x altamente representativas na comunidade regenerante); (2) na sua presença na chuva de sementes local; (3) espécies representativas de diferentes grupos funcionais sucessionais (pioneiras x não-pioneiras) e de síndromes de dispersão (Tabela 2).

Obtivemos as sementes diretamente da coleta das árvores na época de frutificação de cada espécie, nas áreas de restauração. Realizamos o manuseio das sementes com luvas de silicone, para evitar vieses relacionados com os sinais olfatórios dos granívoros.

Testamos a remoção de sementes de uma espécie de cada vez. Para cada tratamento de exclusão disponibilizamos 20 sementes. Sua alocação nas estações se realizou de acordo com a época de dispersão de sementes de cada espécie, com a finalidade de simular os padrões naturais de remoção compatível com a oferta de sementes de cada espécie arbórea. Inicialmente, testamos a remoção de sementes de *T. hystrix* Steud (maio – 2018), posteriormente *P. nitens* Tul e *S. terebinthifolius* Raddi (julho – 2018), e finalmente de *A. colubrina* (Vell.) Brenan (agosto – 2018). Deixamos as sementes expostas à ação dos agentes consumidores durante oito dias, momento no qual realizamos a contagem do número de sementes restantes nas estações.

Nós determinamos a taxa de remoção de sementes (porcentagem de sementes removidas durante um período de oito dias) por cada grupo consumidor, por meio da diferença de remoção entre os diferentes tratamentos de exclusão (FERREIRA; BRUNA; VASCONCELOS, 2011). Assim, para a remoção de sementes por insetos, contabilizamos as sementes removidas no tratamento com gaiolas fechadas. Para a remoção realizada por roedores, calculamos a diferença entre as sementes removidas do tratamento fechado e coberto. Finalmente, para contabilizar a remoção realizada por aves (e outros consumidores), calculamos a diferença entre os tratamentos aberto e coberto.

Figura 3 - Espécies empregadas no experimento de remoção de sementes. (a) *Pterogyne nitens*, (b) *Anadenanthera colubrina*, (c) *Schinus terebinthifolius*, (d) *Tabernaemontana hystrix*

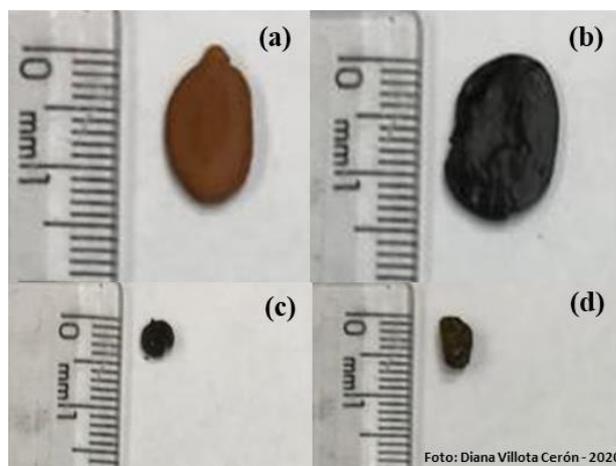


Foto: Diana Villota Cerón - 2020

Tabela 2 - Critérios de escolha das espécies arbóreas selecionadas. Legenda: Sistema agroflorestal (SAF), Plantio diversificado (DIV)

Espécies selecionadas	Síndrome de dispersão			Tamanho da semente (mm)	Comunidade de sementes dispersa (VILLOTA, 2015 – dados não publicados)		Abundância local na comunidade regenerante (FIGUEIREDO, 2018 – dados não publicados)		Grupo ecológico-silvicultural	
	Anemocórica	Autocórica	Zoocórica		SAF	DIV	SAF	DIV	Pioneira	Não pioneira
<i>Pterogyne nitens</i> Tul	X			± 15 x 10	X	X				X
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan		X		± 12,29 x 12,06	X	X	X	X		X
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi			X	± 2,52 x 3,02	X	X			X	
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud			X	± 5 x 3	X	X	X	X	X	

1.2.4 Análise de dados

Ajustamos um modelo linear generalizado de efeitos mistos (GLMM) com distribuição binomial negativa para cada uma das espécies arbóreas estudadas. Utilizamos a função *glmer.bn* do pacote *lme4* (BATES et al., 2015). A distribuição binomial negativa foi apropriada para a natureza de nossa variável resposta (dados de contagem) e para corrigir o excesso de zeros (*overdispersion*) que modelos mais flexíveis não conseguiram ajustar adequadamente. Nos nossos modelos, o número de sementes removidas foi considerado como a variável resposta, o sistema de restauração e o grupo consumidor foram considerados como efeitos fixos categóricos. Incluímos também a interação entre os fatores (sistema de restauração x grupo consumidor). Com a finalidade de levar em consideração no modelo a replicação

inerente ao nosso delineamento experimental de parcela subdividida, incluímos também efeitos aleatórios, onde o grupo consumidor foi aninhado ao bloco (medidas repetidas dos sistemas de restauração). A estrutura do modelo completo foi:

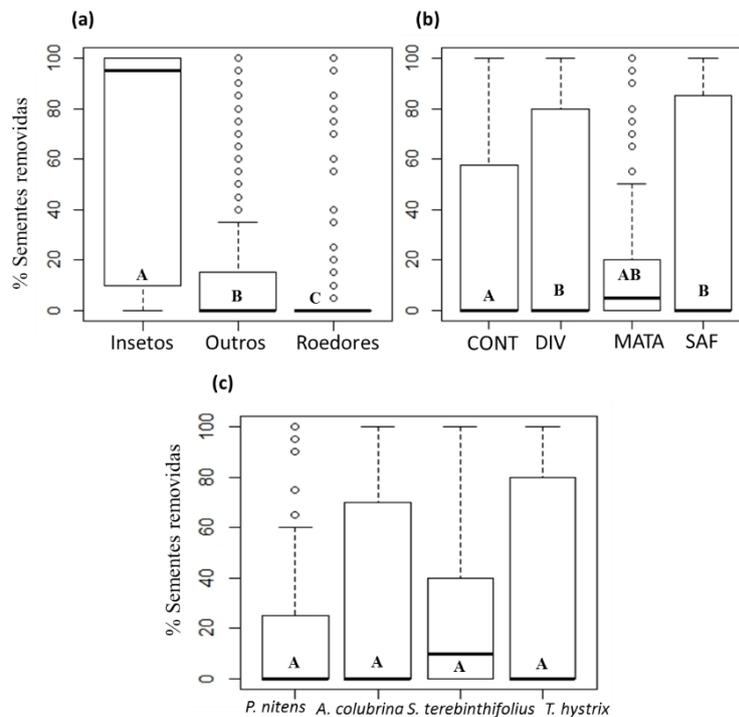
Sementes removidas ~ grupo consumidor * sistema de restauração + (1|bloco/grupo consumidor)

Determinamos os valores de p do modelo através da função *Anova* do pacote *car* (FOX; WEISBERG, 2019) usando a soma de quadrados tipo II. Na função *Anova* introduzimos o argumento *white.adjust*, com a finalidade de corrigir a heterocedasticidade do modelo. Testamos as diferenças entre os grupos realizando estatísticas *post hoc* através do pacote *lsmeans* (LENTH, 2016), utilizando como argumento o teste de Tukey (consideramos $p < 0,05$ como significativo) para realizar as comparações múltiplas de médias. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico R (R CORE TEAM, 2020).

1.3 RESULTADOS

Ao longo de nossos experimentos de remoção de sementes, foram removidas 61,44% das sementes de todas as espécies ($n = 14.400$ sementes, ao longo de oito dias por espécie), com grande variação da proporção média de remoção de sementes entre grupo consumidor (intervalo 7,67% - 59,10%) (Figura 4a), e entre sistemas de restauração ativa/passiva (intervalo 28,42 – 30,47) e o fragmento de floresta nativa (NAT) (17,47%) (Figura 4b). Porém, as espécies arbóreas compartilharam intervalos próximos de proporção média de remoção de sementes (*Tabernaemontana hystrix*: 32,47%; *Schinus terebinthifolius*: 26%; *Pterogyne nitens*: 22,47%; *Anadenanthera colubrina*: 26,53%) (Figura 4c).

Figura 4 - a) Proporção de sementes removidas por grupo consumidor, b) por sistema de restauração e c) por espécie arbórea. Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal). Caixas representam a mediana; primeiro e terceiro quartis, o erro padrão; e as barras tracejadas os valores mínimo e máximo (desvio padrão); círculos correspondem a valores observados; letras maiúsculas correspondem a diferenças estatísticas significativas



1.3.1 Efeitos dos sistemas de restauração e do fragmento de floresta nativa na remoção de sementes

Observamos um efeito dos sistemas de restauração (SAF, DIV, CONT) e do fragmento de floresta nativa (MATA) na remoção de sementes de todas as espécies arbóreas, com exceção de *P. nitens* (Tabela 3 e Figura 5).

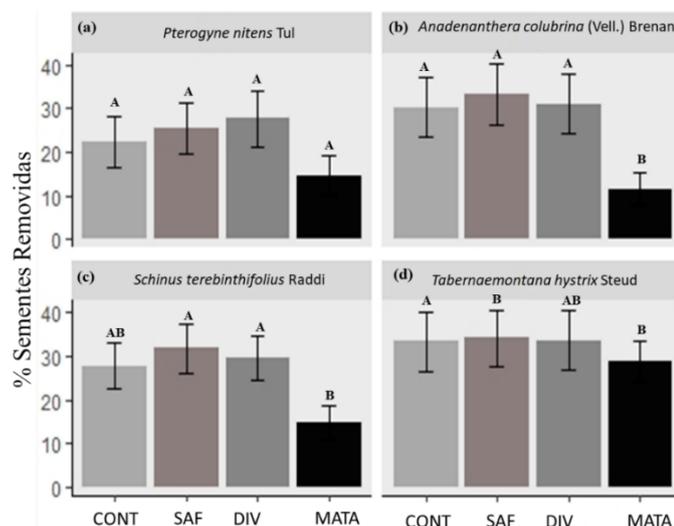
Encontramos padrões de remoção de sementes diferenciados entre as espécies dentre os sistemas de restauração. Enquanto a remoção de sementes de *P. nitens* não sofreu efeito dos tratamentos de restauração, para *T. hystrix* e *A. colubrina*, a taxa de remoção de sementes aumentou do sistema de restauração passiva para os sistemas de restauração ativa, porém, para *S. terebinthifolius*, foi similar entre os sistemas de restauração ativa (DIV e SAF) e o CONT. Enquanto que a taxa de remoção de sementes de *S. terebinthifolius* foi significativamente semelhante entre o sistema de restauração passiva (CONT) e o fragmento de floresta nativa (MATA). Unicamente para *T. hystrix* encontramos um incremento da remoção de sementes no

sistema de restauração passiva (CONT), quando comparado com o fragmento de floresta nativa (MATA), além de que observamos taxas de remoção semelhantes entre os sistemas de restauração ativa (SAF e DIV) e o MATA (Figura 5).

Tabela 3 - Resultado de modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMMs), que testaram a influência do agente consumidor e do sistema de restauração florestal na taxa de remoção de sementes de quatro espécies arbóreas

Espécies arbóreas	Fator	χ^2	df	p
<i>Pterogyne nitens</i>	Agente consumidor	18,41	2	0,0001
	Sistema de restauração	0,60	3	0,897
	Sistema de restauração * Agente consumidor	3,04	6	0,804
<i>Schinus terebinthifolius</i>	Agente consumidor	9,389	2	0,009
	Sistema de restauração	10,074	3	0,017
	Sistema de restauração * Agente consumidor	2,311	6	0,888
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Agente consumidor	74,996	2	<0,0001
	Sistema de restauração	10,943	3	0,012
	Sistema de restauração * Agente consumidor	10,370	6	0,109
<i>Tabernaemontana hystrix</i>	Agente consumidor	76,465	2	<0,0001
	Sistema de restauração	8,843	3	0,031
	Sistema de restauração * Agente consumidor	37,760	6	<0,0001

Figura 5 - Efeito dos sistemas de restauração, do fragmento de floresta na taxa de sementes removidas de quatro espécies arbóreas. Letras maiúsculas representam diferenças estatísticas entre sistemas de restauração (inclui MATA). Legenda: CONT (restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal)

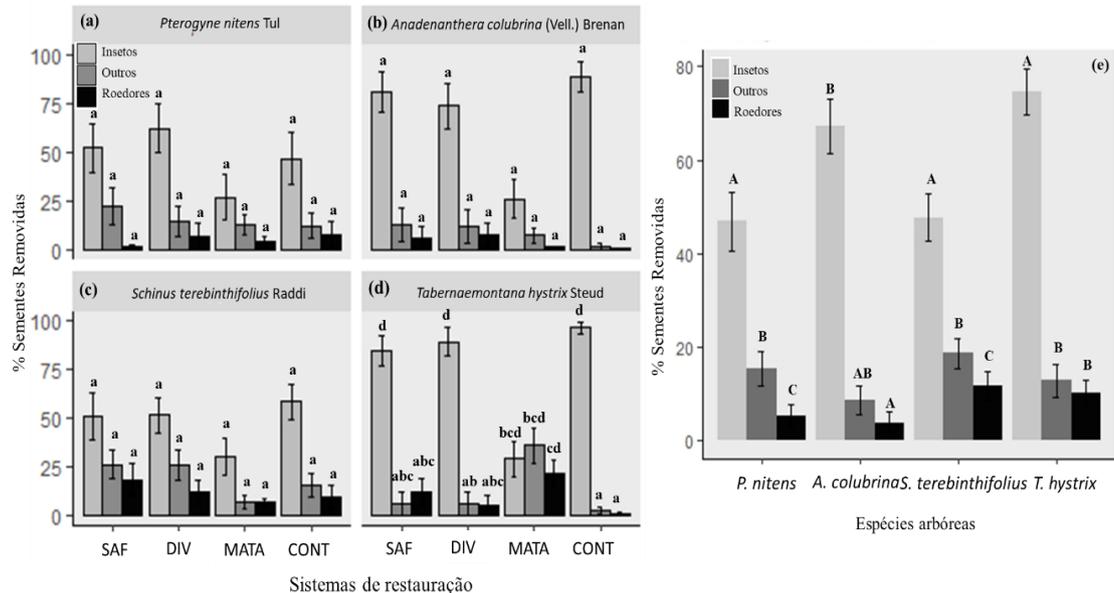


1.3.2 Preferência dos diferentes grupos de consumidores pelas espécies, e interação com os sistemas de restauração

Independentemente da interação com os sistemas de restauração, a remoção de sementes de *P. nitens*, *A. colubrina*, *T. hystrix* e *S. terebinthifolius* foi significativamente diferente entre os tratamentos de exclusão (Tabela 3 e Figura 6). A maior proporção de remoção de sementes foi registrada quando as sementes foram oferecidas aos *Insetos*, principalmente no sistema de restauração passiva (CONT), que superou as proporções de remoção de sementes dos sistemas de restauração ativa no que se refere a *A. colubrina*, *T. hystrix* e *S. terebinthifolius* (Figura 6a-d). Mas para *S. terebinthifolius* e *P. nitens* além da influência dos *Insetos* (com proporções de remoção > 50%) os *Roedores* e *Outros* também tiveram uma contribuição importante na remoção de sementes, aportando à remoção das sementes de *S. terebinthifolius* (*Roedores*: $11,67 \pm 2,94$; *Outros*: $18,67 \pm 3,26$) e *P. nitens* (*Roedores*: $11,67 \pm 2,39$; *Outros*: $18,67 \pm 3,61$) duas vezes mais do que na remoção de *A. colubrina* e *T. hystrix*, especialmente no sistema de restauração passiva (CONT) e no SAF (Figura 6a-d).

Houve interação significativa entre o sistema de restauração e os agentes consumidores apenas para *T. hystrix* (Tabela 3), refletindo principalmente que, dependendo do habitat, a remoção de sementes por certos agentes consumidores é intensificada, em função do tipo de semente ofertada. Os *Insetos* (formigas) foram o principal agente consumidor em todas as espécies arbóreas estudadas (Figura 6e), em termos absolutos e relativos, sendo responsáveis pela maior porcentagem de sementes removidas (>75%) para *T. hystrix* em todos os sistemas de restauração (principalmente no sistema de restauração passiva - CONT). Como consequência, observamos uma diminuição da ação dos outros agentes consumidores (*Roedores* e *Outros*), quando comparados com as taxas de remoção de sementes de *P. nitens*, *A. colubrina* e *S. terebinthifolius* nos sistemas de restauração ativa/passiva. Porém, no fragmento de floresta nativa (MATA), os *Roedores* e *Outros* tiveram uma ação notória sobre *T. hystrix*, sendo os responsáveis de um incremento da remoção de sementes entre 3 - 10 vezes mais, em comparação com o MATA das outras espécies arbóreas testadas (Tabela 3 e Figura 6e).

Figura 6 - Efeito do grupo de consumidores de sementes na taxa de sementes removidas dos sistemas de restauração (a, b, c e d) e das espécies arbóreas (e). Letras maiúsculas representam diferenças estatísticas entre os consumidores de sementes (e); letras minúsculas representam diferenças estatísticas de sistemas de restauração x agentes consumidores de *T. hystrix* (d)



1.4 DISCUSSÃO

1.4.1 Efeitos dos sistemas de restauração e do fragmento de floresta nativa na remoção de sementes

A remoção de sementes diferiu entre sistemas de restauração ativa e passiva, e entre ecossistemas florestais naturais e ecossistemas restaurados, em função da espécie arbórea. Encontramos maiores proporções de remoção de sementes nos sistemas de restauração ativa do que no sistema de restauração passiva para *S. terebinthifolius*. *T. hystrix* foi a única espécie cujas sementes foram majoritariamente removidas no sistema de restauração passiva (CONT), quando comparadas com MATA de referência.

Similar a nossas descobertas, outros estudos têm demonstrado a influência diferenciada de ecossistemas restaurados ativamente versus ecossistemas restaurados passivamente na remoção de sementes (HOII; LULOW, 1997; SSEKUUBWA et al., 2018). Porém, como outros autores têm apontado (FERREIRA; BRUNA; VASCONCELOS, 2011; HOII; LULOW, 1997), as diferenças nos padrões de remoção nos nossos sistemas de restauração devem ser interpretadas com cautela,

porque nós conduzimos o experimento apenas em uma época do ano e em um único período de tempo de restauração, uma vez que as taxas de remoção de sementes também podem variar de acordo com estes fatores (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019; SSEKUUBWA et al., 2018).

Surpreendentemente, encontramos maior remoção de sementes nos sistemas de restauração ativa do que no sistema de restauração passiva em *T. hystrix*. Esperávamos maior proporção de remoção no sistema mais desprovido de cobertura vegetal arbórea (HULME; KOLLMANN, 2005). Embora nossa predição não tenha sido confirmada, ainda observamos que a remoção do sistema de restauração passiva foi dominada pelos *Insetos*. O contrário aconteceu nos sistemas de restauração ativa, que além dos *Insetos* também foram influenciados pela ação de *Roedores* e *Outros* (aves e outros agentes de remoção não contemplados na metodologia), cumprindo-se parcialmente nossa predição sobre a influência dos *Roedores* na remoção de sementes em sistemas de restauração ativa. As ações de restauração ativa implantadas há mais de 20 anos poderiam ter beneficiado a densidade e biodiversidade de pequenos mamíferos, relatada em estudos realizados anteriormente nestas áreas (ALVES; FONSECA; ENGEL, 2012; ALVES et al., 2019), podendo ter refletido no aumento do consumo de sementes de *T. hystrix* quando comparados com o sistema de restauração passiva. Esta pode ser uma possível explicação à nossa descoberta, que é consistente com a afirmação de que pequenos mamíferos preferem ambientes de sub-bosque, pela oferta alimentar e por sua vez, para diminuir seu risco de predação por animais de maior porte (HULME; KOLLMANN, 2005; TABENI et al., 2018).

Porém, esta variação da composição dos *Roedores* pode ser alterada de acordo com a variação do micro-habitat, sendo refletida na remoção local das sementes, que muitas vezes se torna estocástica (CHRISTIANINI; GALETTI, 2007). Mesmo que os roedores prefiram ambientes de sob-bosque, não há obstáculo para se alimentarem de áreas de pastagem adjacentes (LUNDBERG; MOBERG, 2003). Nossos resultados estariam relacionados com este fato, mostrando também padrões opostos aos achados em *T. hystrix*. Encontramos proporções de remoção similares entre sistemas de restauração ativa e passiva em *S. terebinthifolius*, com influência pelos *Roedores* e *Outros* consumidores no sistema passivamente restaurado. Uma explicação coerente com outros estudos é que existe fluxo dos consumidores de um habitat para

outro (SSEKUUBWA et al., 2018; TABENI et al., 2018), pois na nossa área experimental, além dos sistemas de restauração estarem muito próximos um do outro, não existe barreira entre os sistemas de restauração passiva e ativa que impeça a movimentação da fauna. Outra explicação à ação da remoção de sementes pelos *Roedores* no sistema restaurado passivamente é que estes provavelmente encontraram refúgio nas pequenas machas de vegetação arbustiva (FIGUEIREDO, 2018 - dados não publicados) que estão começando a colonizar o antigo sistema desprovido de cobertura vegetal arbórea (DRISCOLL et al., 2013). Porém, este argumento é altamente especulativo pois nós não medimos a distribuição dos pequenos mamíferos.

Independente do sistema de restauração, também encontramos semelhanças nas proporções de remoção de sementes entre os sistemas restaurados e o fragmento de floresta nativa. Após 20 anos do início das ações de restauração, as proporções de remoção de sementes de sistemas de restauração ativa e passiva são comparáveis com o fragmento de floresta nativa (MATA). Entre nossos resultados as taxas de remoção de sementes das comunidades de plantas de *S. terebinthifolius* do sistema restaurado passivamente se assemelharam com o ecossistema natural de referência (MATA). Outros estudos apoiam nossa descoberta, ao encontrar taxas de remoção iguais entre ecossistemas naturais e restaurados ativamente com idade de 21 anos (SSEKUUBWA et al., 2018), porém, não temos conhecimento de estudos que tenham registrado taxas de remoção de sementes semelhantes entre sistemas passivamente restaurados e ecossistemas naturais (SSEKUUBWA et al., 2018; TABENI et al., 2018). Estes estudos tiveram como característica determinante que os sistemas de restauração se encontravam delimitados por florestas naturais, permitindo o fluxo dos animais que encontravam alimento suplementar entre os habitats circundantes, o que levou ao melhor desenvolvimento funcional dos ecossistemas restaurados. Nossos resultados estão relacionados com este fato; nossos sistemas de restauração encontram-se contornados por fragmentos de floresta nativa, além do fragmento que nós avaliamos como o ecossistema de referência. O efeito da paisagem de entorno já foi registrado em estudos anteriores, refletido através da dinâmica de dispersão de sementes entre as áreas restauradas e naturais (VILLOTA, 2015 - dados não publicados). Este efeito favoreceu a colonização de espécies alóctones nos sistemas de restauração, especialmente no sistema de restauração passiva (além da

colonização das espécies arbóreas plantadas nos sistemas de restauração ativa adjacentes a este), ao ponto de que após mais de 20 anos de implantado, em termos de estrutura e cobertura florestal, a riqueza, densidade e diversidade de espécies tem experimentado um aumento exponencial (Machado, 2016; Figueiredo, 2018 - dados não publicados). Evento que provavelmente favoreceu a remoção de sementes, com proporções semelhantes às encontradas no fragmento de floresta nativa, indistintamente do sistema de restauração.

Embora em primeira instância a restauração dos sistemas que nós avaliamos focou no desenvolvimento da vegetação arbórea (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019), ainda acreditamos que nossos resultados nos permitem interpretar que os sistemas de restauração estão se aproximando à restauração da funcionalidade em termos dos processos ecológicos de interação planta-animal, uma vez que estudos tem utilizado o processo da remoção de sementes como indicador indireto do sucesso da restauração dos processos ecológicos (TABENI et al., 2018). Porém, ainda precisamos estender nossas avaliações a outras comunidades de plantas presentes nos sistemas, para que nossa afirmação seja completamente confirmada, além de suportar nossos argumentos através de estudos complementares que avaliem o papel funcional dos consumidores de sementes como organismos elos móveis (*mobile link*), importantes na manutenção dos processos tróficos e de funcionamento dos ecossistemas (LUNDBERG; MOBERG, 2003).

Finalmente, nós concluímos que em termos de interações planta-animal no processo de remoção de sementes, após a superação das duas primeiras décadas do início das ações de restauração, indistintamente dos sistemas de restauração, estes sistemas são igualmente viáveis para restaurar os processos envolvidos na remoção de sementes de ecossistemas característicos de Florestas Tropicais Semidecíduais.

1.4.2 Preferência dos diferentes grupos de predadores pelas espécies, e interação com os sistemas de restauração

A remoção de sementes foi significativamente diferente entre os grupos consumidores de *T. hystrix*, *S. terebinthifolius*, *A. colubrina* e *P. nitens*. Nosso experimento de remoção de sementes indicou que os responsáveis pelo maior número de sementes removidas de *T. hystrix*, *A. colubrina*, *S. terebinthifolius* e *P.*

nitens, independentemente do sistema de restauração, foram os *Insetos*. Apenas na remoção de sementes de *T. hystrix* encontramos uma interação entre o habitat e o agente consumidor. As características próprias dos sistemas de restauração ativa e passiva forneceram condições adequadas para que os consumidores influenciassem notoriamente na remoção de suas sementes. Observamos que o SAF e DIV favoreceram a remoção de sementes pelos *Roedores* e *Outros* consumidores. Embora não tenham sido os principais removedores destes sistemas, destacamos que as taxas de remoção foram semelhantes com as sementes removidas no MATA. Pelo contrário, no sistema de restauração passiva (CONT) observamos uma intensificação da taxa de remoção das sementes pelos *Insetos* quando comparada com a remoção das outras espécies arbóreas no CONT, ao passo de ter sido as sementes destas espécies as mais removidas no nosso experimento.

Esta integração dos fatores *sistema de restauração x consumidor* foi observada apenas em *T. hystrix*, devido provavelmente a que as características químicas e físicas das sementes as tornaram atrativas a diferentes agentes consumidores. A cor vermelha da polpa que envolve as sementes de *T. hystrix* é um atributo nesta espécie que as torna atrativas para as aves, sobre as outras sementes que nós estudamos, devido a que a percepção que as aves têm pela cor vermelha dos frutos e sementes é altamente desenvolvida (GAGETTI; PIRATELLI; PIÑA-RODRIGUES, 2016). O arilo vermelho mucilaginoso (LORENZI, 2008) e a polpa de *T. hystrix* também são atributos importantes na atração de insetos (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007), especialmente o arilo que é rico em lipídios, característica fundamental na interação planta-formigas (MARSHALL; BEATTIE; BOLLENBACHER, 1979). Estes atributos provavelmente aumentaram a ação dos consumidores sobre as sementes de *T. hystrix*, em comparação com as sementes de leguminosas (principal característica de *A. colubrina* e *P. nitens*). Encontramos argumentos similares às nossas descobertas por outros autores, que demonstraram que as espécies de plantas que apresentaram notórias diferenças de remoção de sementes entre habitats foram aquelas com polpa ou elaiossomas, sugerindo uma interação entre habitat-consumidor, já que as características intrínsecas dos habitats refletidas na remoção de sementes se derivam das diferenças locais na composição da comunidade de formigas (FERREIRA; BRUNA; VASCONCELOS, 2011).

Por exemplo, na remoção de sementes de *T. hystrix* pelos *Insetos*, observamos taxas de remoção contrastantes entre sistemas de restauração, provavelmente pela variação local da composição dos consumidores. No caso das formigas vemos que, dependendo da espécie existente, estas têm preferência por determinado habitat. Em um estudo no Neotrópico, *Atta cephalotes* esteve restrita às áreas florestais, enquanto que *Atta sexdens* esteve presente em áreas abertas e plantações (MEYER; LEAL; WIRTH, 2009). Resultados similares foram relatados na área experimental de nosso estudo, indicando semelhança na abundância da fauna de formigas entre os sistemas de restauração e o fragmento de floresta nativa, porém, encontraram diferenças na composição da comunidade de formigas, destacando a presença de *Atta sexdens* nos sistemas de restauração, mas sua ausência no fragmento de floresta nativa (MACHADO, 2016; WATANABE, 2018 - dados não publicados).

Independentemente das interações *habitat x consumidor* e da espécie de planta, os insetos foram os maiores removedores de sementes. Vemos que a importância dos insetos na dinâmica da comunidade vegetal pode variar de acordo com o estágio do ecossistema em processo de restauração. Autores têm relatado estudos onde nos primeiros anos de restauração, os insetos, especialmente as formigas, são determinantes na assembleia da comunidade regenerante (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019), na qual atuam como filtros bióticos. Porém, descobertas de outros autores relatam que superados os primeiros anos de restauração, é possível observar semelhanças nos padrões de remoção entre os sistemas de restauração e suas respectivas florestas nativas de referência, ainda que os insetos continuem controlando o processo de remoção de sementes (DOMINGUEZ-HAYDAR; ARMBRECHT, 2011). Nossas descobertas coincidem com este último estudo. Através das nossas avaliações de remoção de sementes, observamos que a baixa influência dos *Roedores* e *Outros* consumidores se deve provavelmente à dominância que as formigas ainda exercem na nossa área de estudo, após um longo histórico de perturbação, principalmente os gêneros *Atta* e *Pheidole*, característicos por atuarem tanto como predadores quanto como dispersores de sementes (WATANABE, 2018 – relatório de pesquisa não publicado). Mas, por outro lado, a predominância dos *Insetos* no nosso estudo pode-se dever também a que os roedores têm preferência pelas sementes grandes (características de florestas em estágios de sucessão mais avançados) (FLEURY et al., 2014).

Mas, apesar de que o padrão de remoção de sementes para todas as espécies que nós avaliamos tenha sido promovido pelos *Insetos*, observamos que, dependendo das características das sementes, a remoção destas se torna mais favorecida ou menos favorecida. Embora *P. nitens* e *A. colubrina* sejam leguminosas, o que as caracteriza como atrativas aos predadores, por oferecerem alimento com alto conteúdo de proteína (LINABURY; TURLEY; BRUDVIG, 2019; URANO CARVALHO et al., 2011), a quantidade de sementes removidas foi contrastante entre elas, provavelmente pelas características morfológicas das sementes. Apesar de ambas as espécies possuírem sementes lisas, que acabam dificultando o seu transporte pelos insetos (PULLIAM; BRAND, 1975), as possíveis causas pelas quais *P. nitens* foi a espécie menos removida é devido: (1) ao espesso pericarpo (camada externa da semente dura) e (2) ao maior peso da semente (quando comparada com *A. colubrina*), que a tornou menos atrativa para os *Insetos* e menos adequada para o transporte pelas formigas. Pelo contrário, as sementes de *T. hystrix* tornaram-se mais atrativas e fáceis de transportar, pelas características específicas, como arilo e polpa envolta da semente (PULLIAM; BRAND, 1975).

Encontramos preferências mais específicas com as sementes de *S. terebinthifolius*, cuja remoção foi diferenciada entre *Insetos*, *Roedores* e *Outros* consumidores. Embora os *Insetos* seguiram o mesmo padrão predominante de remoção de sementes das outras espécies arbóreas, *S. terebinthifolius* caracterizou-se por apresentar maior quantidade de sementes removidas pela ação de *Roedores* e *Outros* consumidores, quando comparada com as outras espécies. Porém, ainda foi notória a baixa influência dos *Roedores* e *Outros* consumidores nas espécies de plantas (quanto nos sistemas de restauração); resultados que são coerentes com os ecossistema que nós avaliamos, pois são outros os contextos ecológicos onde prevalecem os roedores como os agentes de remoção de sementes, como por exemplo ecossistema restaurados em florestas úmidas tropicais da África (SSEKUUBWA et al., 2018), em ecossistemas semiáridos da América do Sul (KELT; MESERVE; GUTIÉRREZ, 2004) e na Floresta Ombrófila Densa no Brasil (FLEURY et al., 2014). Porém, num estudo de remoção de sementes em ecossistemas naturais característicos da Floresta Estacional Semidecidual no Brasil, embora os roedores tenham sido os agentes de remoção menos abundantes, a influência das aves foi notória, superando em remoção tanto aos roedores quanto aos insetos

(CHRISTIANINI; GALETTI, 2007), mas estes resultados, contrários ao encontrados em nosso estudo, se devem às características específicas do micro-habitat e às características das sementes testadas diferentes do nosso estudo, o que faz com que encontremos divergências na remoção de sementes em florestas neotropicais (HULME, 1998).

Nossas descobertas foram contrárias às nossas previsões. Nossos resultados mostram que, após vencidas as etapas iniciais da restauração, a remoção de sementes sofre pouco efeito da técnica empregada, e que após 20 anos já se assemelha à mata nativa. Insetos desenvolvem um importante papel nos sistemas de restauração, indistintamente do sistema de restauração. Porém, a interação entre sistema de restauração e consumidor de sementes afeta a remoção de sementes de sistemas de restauração semelhantes às florestas nativas.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- ALVES, T. R.; FONSECA, R. C. B.; ENGEL, V. L. Mamíferos de médio e grande porte e sua relação com o mosaico de habitats na cuesta de Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. **Iheringia - Serie Zoologia**, v. 102, n. 2, p. 150–158, 2012.
- ALVES, V. N. et al. Medium and large-sized mammals in an Atlantic Forest fragment of Brazil: Recording of threatened species. **Journal of Threatened Taxa**, v. 11, n. 3, p. 13278–13286, 2019.
- BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.
- BRUDVIG, L. A. et al. Interpreting variation to advance predictive restoration science. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1018–1027, 2017.
- CATTERALL, C. P. Fauna as passengers and drivers in vegetation restoration: A synthesis of processes and evidence. **Ecological Management and Restoration**, v. 19, n. 0, p. 1–9, 2018.
- CHRISTENSEN, N. . Succession and natural disturbance: paradigms, problems, and preservation of natural ecosystems. In: AGEE, J. .; JOHNSON, D. . (Eds.). . **Ecosystem Management for Parks and Wilderness**. Seattle: University of Washington Press, 1988. p. 62–89.
- CHRISTIANINI, A. V.; GALETTI, M. Spatial variation in post-dispersal seed removal in an Atlantic forest: Effects of habitat, location and guilds of seed predators. **Acta Oecologica**, v. 32, n. 3, p. 328–336, 2007.
- CONNOLLY, B. M.; PEARSON, D. E.; MACK, R. N. Granivory of invasive, naturalized, and native plants in communities differentially susceptible to invasion. **Ecology**, v. 95, n. 7, p. 1759–1769, 2014.
- CRAWLEY, M. J. Seed predators and plant population dynamics. In: FERNER, M. (Ed.). . **The Ecology of Regeneration in Plant Communities**. New York: Cabi Publishing, 2000. p. 167–182.
- DOMINGUEZ-HAYDAR, Y.; ARMBRECHT, I. Response of Ants and Their Seed Removal in Rehabilitation Areas and Forests at El Cerrejón Coal Mine in Colombia. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 201, p. 178–184, 2011.
- DRISCOLL, D. A. et al. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 10, p. 605–613, 2013.
- FERREIRA, A. V.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. **Oikos**, v. 120, n. 7, p. 1013–1022, 2011.
- FLEURY, M. et al. Seasonal variation in the fate of seeds under contrasting logging regimes. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, p. 1–8, 2014.
- FOX, J.; WEISBERG, S. **An {R} Companion to Applied Regression**. Third Edit ed. [s.l.] Thousand Oaks CA: Sage, 2019.

- GAGETTI, B. L.; PIRATELLI, A. J.; PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. Fruit color preference by birds and applications to ecological restoration. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 4, p. 955–966, 2016.
- HOBBS, R. J.; JENTSCH, A.; TEMPERTON, V. M. Restoration as a Process of Assembly and Succession Mediated by Disturbance. In: WALKER, L. ; WALKER, J.; HOBBS, R. J. (Eds.). . **Linking Restoration and Ecological Succession**. New York, NY: SPRINGER SERIES ON ENVIRONMENTAL MANAGEMENT. Springer, 2007.
- HOII, K. D.; LULOW, M. E. Effects of Species , Habitat , and Distance from Edge on Post-Dispersal Seed Predation in a Tropical Rainforest. **Biotropica**, v. 29, n. 4, p. 459–468, 1997.
- HULME, P. E. Post-dispersal seed predation: Consequences for plant demography and evolution. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, n. 1, p. 32–46, 1998.
- HULME, P. E.; BENKMAN, C. W. Granivory. In: HERRERA, C. M.; PELLMYR, O. (Eds.). . **Plant–Animal Interaction: an Evolutionary Approach**. Padstow, UK: Blackwell Science, 2002. p. 132–154.
- HULME, P. E.; KOLLMANN, J. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. In: FORGET, P.-M. et al. (Eds.). . **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. CABI Publi ed. Cambridge,MA.: [s.n.]. p. 9–30.
- JANZEN, D. H. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. **The American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501–528, 1970.
- KELT, D. A.; MESERVE, P. L.; GUTIÉRREZ, J. R. Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 931–942, 2004.
- KOLLMANN, J. et al. Integrating ecosystem functions into restoration ecology—recent advances and future directions. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 6, p. 722–730, 2016.
- LARIOS, L.; PEARSON, D. E.; MARON, J. L. Incorporating the effects of generalist seed predators into plant community theory. **Functional Ecology**, v. 31, n. 10, p. 1856–1867, 2017.
- LENTH, R. V. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. **Journal of Statistical Software**, v. 69, n. 1, p. 1–33, 2016.
- LINABURY, M. C.; TURLEY, N. E.; BRUDVIG, L. A. Insects remove more seeds than mammals in first-year prairie restorations. **Restoration Ecology**, p. 1–7, 2019.
- LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 2da. ed. São Paulo: Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.
- LUNDBERG, J.; MOBERG, F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. **Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 87–98, 2003.

- MACHADO, D. L. **Aporte de serapilheira, fauna edáfica e matéria orgânica do solo em diferentes sistemas de restauração florestal.** [s.l.] Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, 2016.
- MARSHALL, D. L.; BEATTIE, A. J.; BOLLENBACHER, W. E. Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. **Journal of Chemical Ecology**, v. 5, n. 3, p. 335–344, 1979.
- MCALPINE, C. et al. Integrating plant- and animal- based perspectives for more effective restoration of biodiversity. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 1, p. 37–45, 2016.
- MEYER, S. T.; LEAL, I. R.; WIRTH, R. Persisting Hyper-abundance of Leaf-cutting Ants (*Atta* spp.) at the Edge of an Old Atlantic Forest Fragment.pdf. **Biomass and Bioenergy**, v. 41, p. 711–716, 2009.
- NOGUEIRA JR., L. et al. Soil dynamics and carbon stocks 10 years after restoration of degraded land using Atlantic Forest tree species. **Forest Systems**, v. 20, n. 3, p. 536, 2011.
- PENIDO, G.; RIBEIRO, V.; FORTUNATO, D. Edge effect on post-dispersal artificial seed predation in the southeastern Amazonia, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 2, p. 347–351, 2015.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 5, p. 669–674, 1998.
- PONTES, D. M. F.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Forest structure, wood standing stock, and tree biomass in different restoration systems in the Brazilian Atlantic forest. **Forests**, v. 10, n. 7, p. 1–18, 2019.
- PULLIAM, H. R.; BRAND, M. R. The Production and Utilization of Seeds in Plains Grassland of Southeastern Arizona. **Ecology**, v. 56, n. 5, p. 1158–1166, 1975.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing.** R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria, 2020.
- REIS, A.; ZAMBONIM, R. .; NAKAZONE, E. **Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal.** São Paulo: Cadernos da Biosfera da mata Atlântica, 1998.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. **The ecology and evolution of ant–plant interactions.** Chicago: The University of Chicago Press, 2007.
- SSEKUUBWA, E. et al. Comparing seed removal rates in actively and passively restored tropical moist forests. **Restoration Ecology**, v. 26, n. 4, p. 720–728, 2018.
- TABENI, S. et al. Small mammal abundance and seed predation across boundaries in a restored-grazed woodland interface. **Restoration Ecology**, v. 26, n. 4, p. 787–795, 2018.
- TEMPERTON, V. . et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice.** Washington, DC.: [s.n.].
- URANO CARVALHO, A. F. et al. Preliminary assessment of the nutritional

composition of underexploited wild legumes from semi-arid Caatinga and moist forest environments of northeastern Brazil. **Journal of Food Composition and Analysis**, v. 24, p. 487–493, 2011.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, M. Changes-in-leaf-cutting-ant-populations-Formicidae-Attini-after-the-clearing-of-mature-forest-in-Brazilian-Amazonia. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 30, n. 2107–113, 1995.

VAZ FERREIRA, A.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. **Oikos**, v. 120, n. 7, p. 1013–1022, 2011.

VILLOTA CERÓN, D. E. **Chuva e banco de sementes do solo em diferentes sistemas de restauração ecológica da floresta estacional semidecidual**. [s.l.] (Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, 2015.

WHITE, P. .; JENTSCH, A. Disturbance, succession and community assembly in terrestrial plant communities. In: TEMPERTON, V. . et al. (Eds.). . **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice**. Washington, DC: Island Press, 2004. p. 342–366.

WIJDEVEN, S. M. J.; KUZEE, M. E. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. **Restoration Ecology**, v. 8, n. 4, p. 414–424, 2000.

WIRTH, R. et al. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 4, p. 501–505, 2007.

YOUNG, T. P.; CHASE, J. M.; HUDDLESTON, R. T. Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. **Ecological Restoration**, v. 19, n. 1, p. 5–18, 2001.

ZHANG, W. Research advances in theories and methods of community assembly and succession. **Environmental Skeptics and Critics**, v. 3, n. 3, p. 52–60, 2014.

CAPÍTULO 2

BAIXA HERBIVORIA DE MUDAS ENTRE DIFERENTES SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO FLORESTAL DE UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL COM MAIS DE 20 ANOS

RESUMO

A herbivoria por insetos em mudas de espécies arbóreas constitui um filtro ecológico importante nas atividades de restauração, tanto nos estágios iniciais, limitando o crescimento e desenvolvimento das mudas introduzidas, quanto nos estágios mais avançados da restauração, modificando a sucessão do ecossistema, por meio do forrageamento seletivo em certas espécies de plantas. Ao longo de um ano, avaliamos a herbivoria e o efeito dos danos foliares sobre o crescimento de mudas de *Schinus terebinthifolius* Raddi, e *Tabernaemontana hystrix* Steud (pioneiras); e *Pterogyne nitens* Tul., e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (não pioneiras) transplantadas em três sistemas de restauração florestal de 20 anos de idade (dois restaurados ativamente e um restaurado passivamente) e um fragmento de floresta nativa como ecossistema de referência. Além disso, avaliamos o papel das defesas das plantas (saponinas, dureza e conteúdo de nitrogênio) na limitação ou inibição da herbivoria. Especificamente, testamos as hipóteses de que (1) os sistemas de restauração exercem um efeito sobre a herbivoria das mudas; (2) a herbivoria prejudica ou limita o crescimento das mudas; (3) os atributos de defesa natural da folha influenciam na intensidade de dano causado pelos herbívoros. A herbivoria foi relativamente baixa em todas as espécies. *P. nitens* concentrou a maior porcentagem de herbivoria (10,61% \pm 0,56), enquanto *A. colubrina* (0,21% \pm 0,02) teve menor dano foliar. Encontramos diferença de porcentagem de herbivoria em função do sistema de restauração. As mudas sofreram maiores danos no sistema menos complexo (sistema de restauração passiva) e menor nos sistemas mais complexos (sistemas de restauração ativa). Apenas o crescimento de *P. nitens* esteve influenciado negativamente pela herbivoria. Encontramos padrões de herbivoria de acordo com os atributos de defesa das folhas de cada espécie arbórea. No geral, a presença de saponinas nas folhas reduziu a herbivoria dos indivíduos. A ação reduzida dos

herbívoros, neste estudo, demonstrou que é pouco provável que os insetos atuem como filtro ecológico no crescimento das mudas, para o estágio sucessional atual dos sistemas de restauração. Porém, é importante considerar as interações planta-animal no planejamento de ações de restauração ecológica, especialmente na escolha das espécies arbóreas nas etapas iniciais de restauração.

Palavras chave: Herbivoria de mudas. Interação planta-animal. Restauração ecológica. Atributos funcionais foliares. Filtros ecológicos. Regras de montagem.

CHAPTER 2

LOW HERBIVORY OF SEEDLINGS AMONG DIFFERENT RESTORATION SYSTEMS OF THE SEMIDECIDUOUS SEASONAL FOREST WITH MORE THAN 20 YEARS

ABSTRACT

The herbivory of insects in tree species seedlings constitutes an important ecological filter in restoration activities, both in the initial stages, limiting the growth and development of introduced seedlings, and in the more advanced stages of restoration, modifying the succession of the ecosystem through foraging selective for certain plant species. Over the course of one year, we evaluated the herbivory and the effect of foliar damage on the growth of seedlings of *Schinus terebinthifolius* Raddi, e *Tabernaemontana hystrix* Steud (pioneers); e *Pterogyne nitens* Tul., *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (non-pioneers), transplanted in three restoration systems of 20 years old (two actively restored and one passively restored) and a fragment of native forest as a reference ecosystem. In addition, we evaluated the role of plant defenses (saponins, leaf hardness, and nitrogen content) in limiting or inhibiting herbivory. Specifically, we test the hypothesis that (1) restoration systems affect seedling herbivory (2) herbivory decrease seedling growth; and finally, (2) leaf natural defense attributes affect damage intensity by herbivores. The herbivory level was relatively low in all species. *P. nitens* showed the highest herbivory percentage ($10.61\% \pm 0.56$), while *A. colubrina* ($0.21\% \pm 0.02$) presented the lowest foliar damage. We found differences in herbivory percentage depending on the restoration system. Seedling leaf damage was higher in the less complex system (passive restoration system) and lower in the more complex ones (active restoration systems). Only the growth of *P. nitens* was negatively affected by herbivory. Herbivory patterns depended on foliar defense attributes of each tree species. In general, saponins reduced the herbivory of individuals. The reduced action of herbivores in this study demonstrated that insects are unlikely to act as ecological filters by suppressing seedling growth, for the current successional stage of the restored forests. However, it is important to consider plant-animal interactions when planning ecological restoration actions, especially for the choice of tree species suitable for the early stages of restoration.

Keywords: Herbivory of seedlings. Plant-animal interaction. Ecological restoration. Leaf functional attributes. Ecological filters. Assembly rules.

2.1 INTRODUÇÃO

Os herbívoros cumprem um papel fundamental na diversidade e demografia das espécies de plantas e das comunidades devido à influência que exercem na mediação da competição interespecífica e intraespecífica, refletida no seu crescimento, desenvolvimento e estabelecimento (CRAWLEY, 1988; HARPER, 1977; HULME, 1996). Frente a estas interações planta-animal, os organismos têm apresentado uma complexa coevolução. Enquanto que as plantas através da fitoquímica influenciam a ação dos insetos, estes têm gerado contra-adaptações à incidência dos metabolitos secundários (incluindo também as características morfológicas e fenológicas das plantas) (COLEY; BARONE, 1996). De acordo com isso, os herbívoros influenciam de forma direta a estrutura de florestas nativas, porém, em ecossistemas artificiais ou restaurados a pressão exercida pela herbivoria pode ser direcionada (MASSAD, 2012; MASSAD et al., 2011), uma vez que este processo é considerado um filtro biótico que impede o estabelecimento das plantas. Embora a herbivoria em florestas nativas seja um processo natural de funcionamento do ecossistema, em ecossistemas em processo de restauração pode comprometer o sucesso da restauração, quando em excesso (MASSAD et al., 2011a).

A incorporação das interações ecológicas, como a herbivoria de mudas, na ciência e prática da restauração tem aumentado importância na última década. Após um longo histórico de avanço do conhecimento, refletido em modelos de restauração eficazes (CHAZDON, 2008; LE et al., 2012; PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019; ZAHAWI; REID; HOLL, 2014), importantes pesquisas de interações planta-animal com ênfase na herbivoria de mudas estão começando a surgir. Estas pesquisas tem surgido como uma ferramenta de planejamento de projetos de restauração em várias escalas espaciais e temporais (MCALPINE et al., 2016), com o intuito de mitigar os efeitos negativos da herbivoria.

As atuais pesquisas, fundamentadas na herbivoria de mudas pelos insetos, apontam ao planejamento de projetos de restauração de uma forma mais cuidadosa, em termos de critérios de escolha das espécies, baseados nos processos ecológicos. Estes critérios direcionam-se à redução das perdas de área foliar ocasionadas pelas formigas cortadeiras no início dos processos de restauração (MASSAD, 2012). A relevância outorgada a estes herbívoros nas ações de restauração, especialmente

nas ações da restauração de florestas neotropicais é pela capacidade que estes tem para dizimar parcelas inteiras de reflorestamento (MASSAD, 2012) e comprometer a sobrevivência e crescimento das mudas (GERHARDT, 1998; SWEENEY; CZAPKA, 2004; VASCONCELOS; CHERRETT, 1997).

As atuais descobertas procuram um balanço no critério de escolha das espécies, com potencial para reduzir o efeito negativo da herbivoria nos processos de restauração (MASSAD, 2012; MASSAD et al., 2011). O critério de escolha, baseado nos atributos das plantas, contempla, por um lado, as características silviculturais (incluindo espécies de rápido crescimento) e a possibilidade de consorciação das espécies (MONTAGNINI, 2001). Por outro lado, o critério de escolha das espécies com base nos atributos considera as características de defesa anti-herbívoros da planta, tanto físicas (por exemplo dureza da folha à ruptura) quanto químicas (metabólitos secundários) (MASSAD, 2012; MASSAD et al., 2011).

Em princípio, o efeito das interações ecológicas de herbivoria pode se ver refletido no nível do indivíduo e da comunidade; porém, estes efeitos necessariamente estão influenciados pelo habitat circundante. Em ecossistemas em processo de restauração, a herbivoria pode estar relacionada à vegetação e sua estrutura (ADAMS; FIEDLER, 2016; MASSAD, 2012). Dependendo do sistema de restauração, a direção do efeito do processo ecológico da herbivoria varia. Por exemplo, na implantação do sistema, em plantios menos diversos existe um aumento de dano das folhas (JACTEL; BROCKERHOFF, 2007). A herbivoria estudada em sistemas de restauração de uma floresta semidecídua da Mata Atlântica brasileira foi maior naqueles sistemas de maior diversidade (MASSAD et al., 2011a). Porém, um estudo em sistemas de restauração de uma floresta característica da área andina de América do Sul encontrou um padrão contrário, com relação inversa entre herbivoria e diversidade (ADAMS; FIEDLER, 2016; MASSAD, 2012). Para gerar implicações práticas na restauração, considerando a inclusão dos processos ecológicos na tomada de decisões, ainda é necessário investigar padrões de comportamento, ampliando as pesquisas a diferentes ecossistemas e espécies florestais.

A teoria postula que a complexidade do habitat permite um nível mais baixo de herbivoria (BARBOSA et al., 2009), bem como a teoria da biodiversidade e da função do ecossistema (BEF) (TILMAN et al., 1997) sugere estudar detalhadamente o comportamento da herbivoria ao nível local, diferenciando as características de cada

sistema de restauração, em termos de complexidade e arranjo do plantio, e as características ou atributos das plantas. Por exemplo, o balanço entre espécies de rápido crescimento e susceptíveis à herbivoria (COLEY; BRYANT; CHAPIN, 1985a) versus espécies de crescimento mais lento e com alto conteúdo de metabolitos secundários e maior resistência da lâmina foliar (COLEY; BARONE, 1996), são questões pouco estudadas até o momento, mas que podem ser úteis para uma abordagem de restauração mais completa em termos ecológicos. A combinação de fatores que evitem a influência negativa da herbivoria, como espécies bem defendidas e arranjos de plantas que beneficiem tanto seu crescimento quanto sua sobrevivência, a partir da aplicação do conhecimento da interação planta-inseto, poderia fortalecer a nossa capacidade de empregar técnicas ecologicamente viáveis e aplicáveis aos processos de restauração.

Estudamos a herbivoria por insetos em uma área experimental com diferentes sistemas de restauração ecológica em uma Floresta Estacional Semidecidual, a fim de contribuir para uma melhor compreensão ecológica do processo de interação planta-animal na restauração, e assim, ter a possibilidade de aplicar aspectos ecológicos para limitar os danos por herbívoros em futuros projetos.

Especificamente, testamos as seguintes hipóteses:

- I) A herbivoria de mudas difere entre sistemas de restauração (ativos e passivos); por sua vez, existe diferença entre os sistemas de restauração e o fragmento de floresta nativa.

Predição:

- A herbivoria de mudas será maior no sistema de restauração passiva, quando comparado com os sistemas de restauração ativa; por sua vez, sistemas de restauração (independentemente da técnica) mostrarão maiores valores de herbivoria quando comparados com o ecossistema de referência.

Premissas:

- Existe uma correlação inversa entre a herbivoria e a diversidade de espécies vegetais, quanto maior a riqueza de espécies de mudas, menor é o dano foliar (JACTEL; BROCKERHOFF, 2007).

- II) Existe um efeito negativo entre a herbivoria e o crescimento e desenvolvimento da muda.

Predição:

Espécies com maior porcentagem de herbivoria experimentarão limitação no crescimento da muda.

Premissas:

- Tanto nas florestas tropicais (COLEY, 1983) quanto em ecossistemas restaurados (MASSAD, 2012) a herbivoria de mudas é um fator que influencia negativamente o crescimento destas.

- Diversos estudos encontraram que a limitação no crescimento de mudas e sua sobrevivência é atribuível ao ataque da formiga cortadeira (*Atta spp.*) (MONTAGNINI et al., 1995; MOULAERT et al., 2002).

- III) Atributos da folha como saponinas, conteúdo de nitrogênio e dureza da folha afetam a porcentagem de herbivoria.

Predição:

Espécies com menor conteúdo de nutrientes foliares (nitrogênio), maior concentração de saponinas e maior resistência da folha à ruptura (dureza) apresentarão menor porcentagem de herbivoria.

Premissas:

-Folhas ricas em nutrientes foliares, especialmente nitrogênio tendem a ser mais palatáveis para os herbívoros (CRAWLEY, 1983).

- Tanto em florestas nativas, quanto em florestas restauradas, estudos de herbivoria encontraram associações com defesas químicas e físicas das folhas das plantas. A área foliar consumida apresenta uma associação positiva com o conteúdo de nitrogênio e negativa com a resistência à ruptura da folha (MASSAD, 2012; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2003).

- Mudas com alto conteúdo de saponinas são consideradas mais eficazes na limitação do dano causado pelas formigas cortadeiras (*Atta spp.*) em plantios de restauração (MASSAD, 2012).

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

Nosso estudo está localizado no município de Botucatu do Estado de São Paulo (22°50' S; 48°24' W), na Fazenda Experimental Edgárdia, pertencente à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Campus de Botucatu. Segundo a

classificação climática de Köppen-Geiger o clima é subtropical úmido e quente (Cfa) (ALVARES et al., 2013). A precipitação média anual corresponde a 1494 mm, com estação chuvosa no período de outubro a março; e a temperatura média anual de 20,5 ° C, com temperaturas médias mínimas e máximas nos meses de julho e fevereiro, respectivamente.

A vegetação natural classifica-se como Floresta Tropical Estacional Semidecidual de domínio da Mata Atlântica (IBGE, 2012). Desde a década de 1920, ao longo de 50 anos, a área foi usada para pastagem, com predomínio de *Brachiaria decumbens*, e posteriormente o uso do solo se concentrou em plantios de *Citrus* sp. (NOGUEIRA JR. et al., 2011).

Entre 1997 e 1998 foi instalado um experimento, com delineamento em blocos aleatorizados, com cinco tratamentos de restauração, e três repetições (blocos), cada bloco ou repetição de 0,25 ha (50 x 50 m), para um total de 2,25 ha. Dos sistemas de restauração nós avaliamos dois sistemas de restauração ativa (Sistema Agroflorestal - SAF e Plantio diversificado - DIV) e um sistema de restauração passiva (CONT), com a finalidade de conhecer a influência das interações planta-animal pós-dispersão de forma comparativa entre plantios contrastantes, quanto à sua conformação inicial, baseada em diferentes arranjos e composição das espécies (Apêndice A).

Os sistemas de restauração têm como principais características as seguintes:

Sistema Agroflorestal (SAF) - Plantio de mudas em linhas triplas intercaladas com faixas de 5 m, com espaçamento entre as plantas de 1,5 m e de 2,5 m entre linhas. Nas faixas de 5 m foram plantadas culturas anuais (feijão, milho, abóbora) até o fechamento do dossel. As duas linhas externas foram constituídas por 10 espécies de leguminosas de uso múltiplo e/ou de rápido crescimento para lenha. Na linha central foram plantadas 10 espécies de valor comercial para madeira, de crescimento mais lento. Após o fechamento do dossel, aproximadamente 9 anos depois da instalação do plantio, foi realizado um consórcio com espécies medicinais, aproveitando-se os espaços antes destinados às culturas anuais.

Plantio diversificado (DIV) - Plantio de mudas de 40 espécies características de remanescentes da Floresta Estacional Semidecidual da região, selecionadas em função de suas características ecológicas e silviculturais. A densidade de plantio foi

de 2.500 árvores. ha⁻¹. Neste sistema de plantio foram testados os efeitos de dois diferentes espaçamentos (1,5 x 1,5 m e 2 x 3 m).

Controle (CONT) - Parcelas experimentais controle equivalentes a sistemas de restauração passiva, que após terem recebido o mesmo preparo de solo dos demais sistemas de restauração ativa, foram abandonadas e não receberam nenhum tipo de intervenção posterior, encontrando-se até a atualidade em processo de sucessão natural.

Além dos sistemas de restauração ativa e passiva, nós também avaliamos as parcelas permanentes (50 x 50m) do fragmento de floresta nativa (MATA) próximo aos plantios; considerando este fragmento como nosso ecossistema de referência. Tanto nos plantios quanto no fragmento de floresta, desprezamos 10 metros de borda de cada parcela para controlar o efeito da borda, delimitando uma nova parcela de 30 x 30 m.

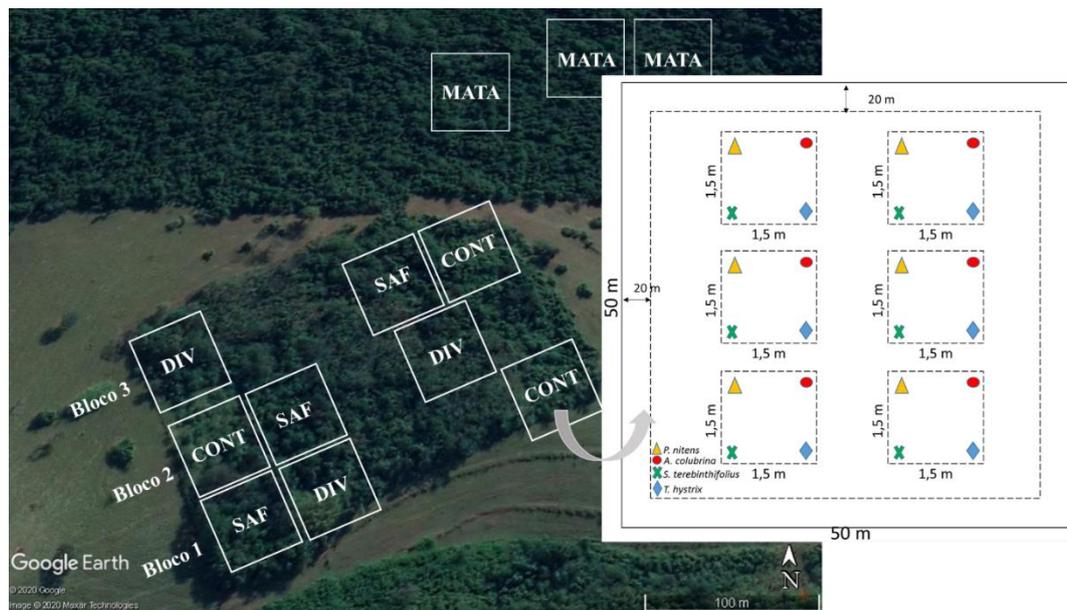
2.2.2 Delineamento Experimental

Avaliamos a herbivoria de mudas transplantadas das espécies *P. nitens*, *A. colubrina*, *S. terebinthifolius* e *T. hystrix* no sítio experimental do presente estudo. Todas as espécies foram testadas nos sistemas de restauração ativa (SAF, DIV), passiva (CONT) e fragmento florestal nativa (MATA), com exceção da espécie *S. terebinthifolius*, que apenas foi avaliada nos sistemas de restauração, por não ter conseguido se estabelecer no fragmento de floresta nativa (MATA). Nosso critério de escolha das espécies foi baseado (1) na sua abundância local (espécies pouco e altamente representativas na comunidade regenerante); (2) na sua presença na comunidade local de sementes dispersas (chuva de sementes, Villota, 2015); (3) procurou-se espécies que abrangessem diferentes grupos funcionais de crescimento (pioneiras e não pioneiras) (Apêndice B).

Com a finalidade de testar a herbivoria das espécies selecionadas, nós instalamos seis subparcelas (72 subparcelas) de 1,5 x 1,5 m em cada parcela (12 parcelas) dos sistemas de restauração (SAF, DIV, CONT) e do fragmento de floresta (MATA). Em cada subparcela, transplantamos um indivíduo de cada espécie, a uma distância de 1,5 m entre cada indivíduo (Figura 7). As subparcelas seguiram a mesma distribuição sistemática do delineamento das estações de predação de sementes do capítulo I do presente estudo (ver item 1.2.2 Delineamento Experimental). Em cada parcela foram transplantados 24 indivíduos das quatro espécies arbóreas avaliadas,

para um total de 288 indivíduos no sítio experimental como um todo (72 indivíduos por espécie). No momento do transplante, as mudas tinham seis meses de idade e entre 20 e 60 cm de altura, dependendo da espécie.

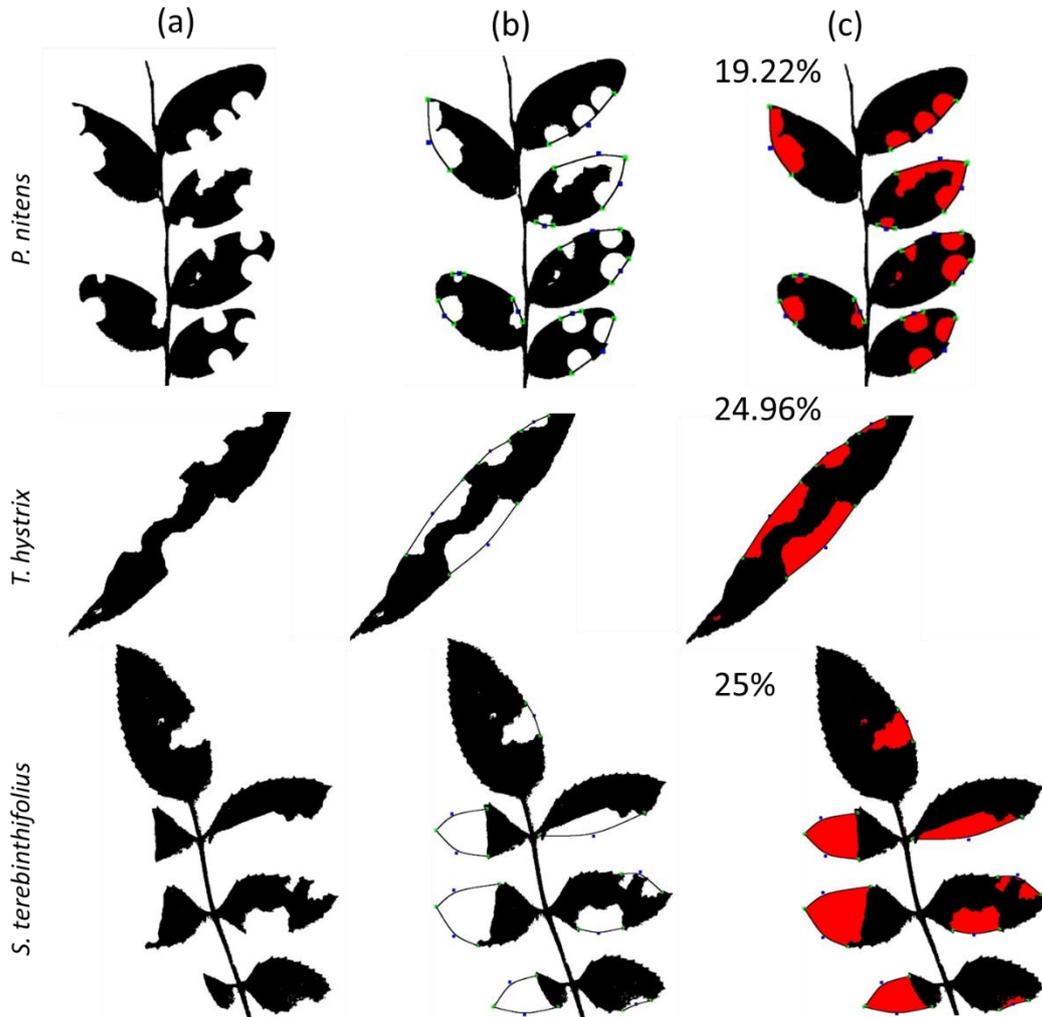
Figura 7 - Delineamento dos sistemas de restauração (22°50' S; 48°24' W). Legenda: CONT (sistema de restauração passiva); SAF (sistema agroflorestal); DIV (plantio diversificado); MATA (fragmento de floresta nativa) (a) Esquema de distribuição das mudas de *P. nitens*, *A. colubrina*, *S. terebinthifolius* e *T. hystrix* (subparcelas de 1,5 x 1,5 m) nas parcelas (50 x 50 m) dos sistemas de restauração (b)



2.2.3 Análise de herbivoria de mudas

Ao longo de um ano avaliamos mensalmente a herbivoria em cada muda. Determinamos a herbivoria como a porcentagem de superfície da folha perdida ou danificada por insetos herbívoros (diferenciado a partir do formato da folha entre insetos mastigadores e sugadores). Colocamos as folhas danificadas sobre um fundo branco e sob uma base acrílica transparente, com a finalidade de fotografá-las *in situ* (método não destrutivo). Uma vez capturadas as imagens, nós as processamos no aplicativo de celular BioLeaf - Foliar Analysis™ (MACHADO et al., 2016) e obtivemos a porcentagem de herbivoria para cada folha (Figura 8). Para a determinação da herbivoria total, analisamos coletivamente a porcentagem de herbivoria individual, somando a porcentagem danificada de cada folha e dividindo pelo número total de folhas da muda.

Figura 8 - Amostras de medidas foliares de 3 espécies arbóreas com herbivoria. Folha original (a), reconstrução do limite da folha (b), quantificação de área foliar danificada. Na figura (c) de cada espécie se apresenta a porcentagem herbivorada da folha calculada no BioLeaf - Foliar Analysis™



Avaliamos também o crescimento das mudas. Medimos a altura desde o nível do solo até o ápice principal da muda, a cada 3 meses. Em cada avaliação, examinamos sua sobrevivência e, quando necessário, realizamos o replantio dos indivíduos mortos.

2.2.4 Atributos funcionais das folhas

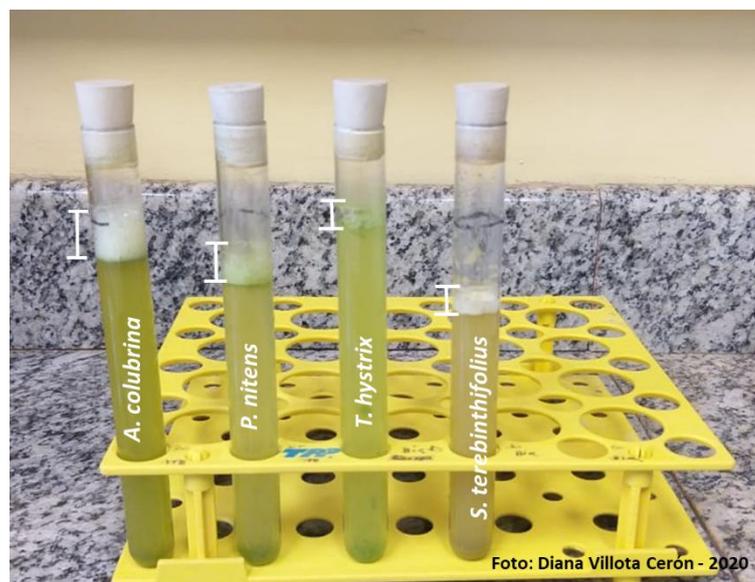
Avaliamos saponinas, dureza da folha e nitrogênio total das folhas, com o intuito de determinar como as diferentes espécies arbóreas estudadas respondem à herbivoria, frente à variação destes atributos. Medimos todos os atributos em folhas saudáveis e totalmente expandidas de 3 indivíduos por parcela para cada uma das quatro espécies estudadas, seguindo a metodologia de coleta de PÉREZ-

HARGUINDEGUY et al. (2013). Para saponinas e nitrogênio total, realizamos coletas duas vezes no ano (época seca e chuvosa) para abranger as variações dos compostos secundários e nutrientes foliares na planta ao longo do ano.

2.2.4.1 Saponinas

Medimos a concentração relativa de saponina (defesa química tri-terpeno à base de carbono), devido à importância deste composto na rejeição da folha pelos herbívoros (COLEY; BARONE, 1996). Determinamos a concentração de saponinas nas duas épocas do ano (seca e chuvosa) através da técnica de espuma (adaptado de FOLGARAIT et al., 1996; MASSAD et al., 2011). Levamos a ponto de ebulição 1 g de material de folha fresca (macerada) em 15 ml de água destilada durante 10 minutos. Posteriormente, utilizamos 8 mililitros do extrato restante e acrescentamos 10 ml de água destilada em um tubo de ensaio e agitamos 30 vezes, deixamos repousar 5 minutos e finalmente, medimos a coluna de espuma restante no tubo de ensaio como a concentração de saponina expressa em milímetros (mm) como uma variável semi-quantitativa (Figura 9).

Figura 9 - Concentração de saponina (mm) em quatro espécies arbóreas. Barras brancas indicam a coluna de espuma equivalente à concentração de saponina



2.2.4.2 Dureza da folha

Determinamos a dureza da folha como a resistência da folha à perfuração, como sendo um indicador das propriedades de proteção estrutural dos tecidos foliares (particularmente a epiderme) à ruptura causada pela herbivoria de insetos

mastigadores e sugadores (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Para realizar os testes de perfuração (*punch*), construímos um penetrômetro de massas, seguindo o design citado em ARANWELA; SANSON e READ (1999), com um furador/agulha (diâmetro de 3 mm) unido a uma balança com mola de compressão, que exercia contrapeso sobre um bloco (matriz), com uma abertura de um cilindro de 1 cm (Figura 10).

Alocamos as folhas sobre a matriz. A matriz foi forçada com a adição gradual de massa (grãos de arroz). Quando as folhas foram imediatamente perfuradas, pesamos a quantidade de arroz e expressamos a dureza da folha como a força por unidade de largura (da folha) necessária para perfurar a amostra de folha fresca ($\text{N}\cdot\text{mm}^{-1}$). Nas folhas compostas, realizamos três medidas (uma em cada folíolo), desconsiderando a nervura central, e em folhas simples realizamos uma medida por cada folha.

Figura 10 - Penetrômetro de massa para medir a força física das folhas através de testes de punção, adaptado segundo a metodologia de ARANWELA; SANSON e READ (1999)



2.2.4.3 Nitrogênio foliar

Avaliamos a concentração total de nitrogênio devido à relação direta com a herbivoria, uma vez que o nitrogênio é atraente aos insetos, pois estes, estão obrigados a assimilar o nitrogênio das plantas para suprir a demanda nutricional deste

composto (MATTSON, 1980). Determinamos a concentração total de nitrogênio, a partir da digestão sulfúrica, utilizando o método semi-microKjeldahl (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1997).

2.2.5 Análise de dados

Examinamos a herbivoria no sentido estrito, ou seja, porcentagem de herbivoria das espécies arbóreas em sua totalidade. Foi necessário redefinir os valores de herbivoria, devido à falta de *S. terebinthifolius* no fragmento de floresta nativa (MATA), avaliando: (1) os possíveis efeitos dos sistemas de restauração (SAF, CONT, DIV) e o fragmento de floresta (MATA), baseado apenas nas espécies *P. nitens*, *A. colubrina* e *T. hystrix*, e (2) os possíveis efeitos apenas dos sistemas de restauração (SAF, CONT, DIV) na herbivoria, baseado nas quatro espécies arbóreas (*P. nitens*, *A. colubrina*, *S. terebinthifolius* e *T. hystrix*).

Ajustamos um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição binomial para os valores redefinidos de herbivoria; utilizando a função *glm*. A porcentagem de herbivoria média por parcela foi nossa variável resposta, enquanto o sistema de restauração, espécie arbórea e bloco foram considerados como os fatores.

A estrutura do modelo completo foi:

%Herbivoria média ~ sistema de restauração + espécie arbórea + bloco

Determinamos os valores de *p* do modelo através da função *Anova* do pacote *car* (FOX; WEISBERG, 2019) usando a soma de quadrados tipo II. Testamos as diferenças entre os grupos realizando estatísticas *post hoc* através do pacote *lsmeans* (LENTH, 2016), utilizando como argumento o teste de Tukey (consideramos $p < 0,05$ como significativo) para realizar as comparações múltiplas de médias.

Analizamos a influência da herbivoria no crescimento das mudas através de regressões simples para cada uma das espécies. Utilizamos altura média por parcela e a média da porcentagem de herbivoria (dados transformados pela escada de poder de Tukey) (TUKEY, 1977). Devido a termos encontrado correlação apenas para *P. nitens* (-0,52%, $p=0,06$), realizamos uma análise das métricas de crescimento (altura inicial e altura final) de *P. nitens*, em função da herbivoria e os sistemas de restauração, utilizando uma análise de covariância (ANCOVA). Média da porcentagem de herbivoria e sistemas de restauração foram as covariáveis, e o crescimento total

(altura inicial – altura final) foi a variável resposta. Para atender os pressupostos de normalidade dos resíduos, as variáveis contínuas foram transformadas pela escala de poder de Tukey (TUKEY, 1977).

A estrutura do modelo completo foi:

*Crescimento total ~ %herbivoria média * sistema de restauração*

Construímos um modelo linear generalizado (GLM), utilizando a função *glm*, com a finalidade de determinar a influência dos diferentes atributos foliares na herbivoria da planta para cada espécie arbórea. Para *S. terebinthifolius* e *A. colubrina* ajustamos um único modelo, devido a não termos encontrado diferenças estatísticas nas taxas de herbivoria ($p < 0,05$). Dependendo da natureza de distribuição dos resíduos da variável resposta, ajustamos os modelos utilizando a distribuição gaussiana ou gamma (função de ligação “log”). A porcentagem de herbivoria média por parcela foi nossa variável resposta e, o nitrogênio total (g kg^{-1}), dureza da folha (N.mm^{-1}) e conteúdo de saponina (ml) foram considerados como os fatores, incluindo a interação destes no modelo. Para esta análise, nós utilizamos apenas os valores obtidos nos sistemas de restauração, devido aos valores obtidos no fragmento de floresta nativa (MATA) terem mascarado a porcentagem de herbivoria de cada espécie arbórea no geral, já que todas as espécies apresentaram mínimas taxas de herbivoria na MATA de referência. Utilizamos a função *Anova* do pacote *car* (FOX; WEISBERG, 2019), empregando a soma de quadrados tipo II para determinar os valores de p .

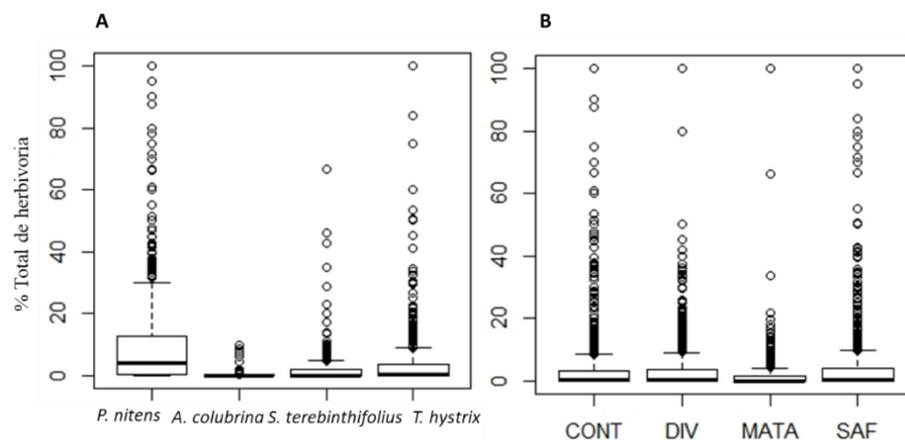
Uma vez que determinamos a influência dos atributos foliares na porcentagem de herbivoria das plantas, criamos modelos de equações estruturais (Structural Equation Models) para examinar a existência de relações causais (diretas e indiretas) entre os atributos foliares de defesa e a porcentagem de herbivoria para cada espécie separadamente. Nosso modelo conceitual, criado a priori se baseou na hipótese de que nitrogênio total (g kg^{-1}), dureza da folha (N.mm^{-1}) e conteúdo de saponina (ml) influenciam na porcentagem de herbivoria das plantas. O ajuste do modelo final para cada espécie baseou-se na pontuação adequada da raiz do erro médio quadrático de aproximação (RMSEA - root mean square error of approximation) e no índice de qualidade do ajuste (GFI - goodness-of-fit index) (KLINE, 1998).

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico R (R CORE TEAM, 2020).

2.3 RESULTADOS

Em média, o dano das folhas devido à herbivoria foi relativamente baixo para as espécies avaliadas conjuntamente. Porém, as diferentes análises nos permitiram observar padrões da atividade dos herbívoros, de acordo com o habitat (sistemas de restauração e fragmento de floresta) e a espécie arbórea (ver item 2.3.1 deste capítulo). A herbivoria foi significativamente maior ($\chi^2 = 594,22 - p < 0,0001$) para *P. nitens* (10,61% \pm 0,56 Erro Padrão), quando comparada com *A. colubrina* (0,21% \pm 0,02 EP), *S. terebinthifolius* (1,68% \pm 0,18 EP) e *T. hystrix* (3,81% \pm 0,31 EP). Além de *P. nitens* e *T. hystrix* terem sido as espécies com maior porcentagem de herbivoria, foram as espécies com maior intervalo de variação dos valores observados (0 – 100%, Desvio Padrão: 16,69 e 9,04, respectivamente) (Figura 11A).

Figura 11 - Proporção total de herbivoria por espécie arbórea ($p < 0,0001$) (A) e por sistema de restauração e mata de referência ($p < 0,0001$) (B). Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal). Caixas representam a mediana; primeiro e terceiro quartis, o erro padrão; e as barras tracejadas os valores mínimo e máximo (desvio padrão); círculos correspondem a observações

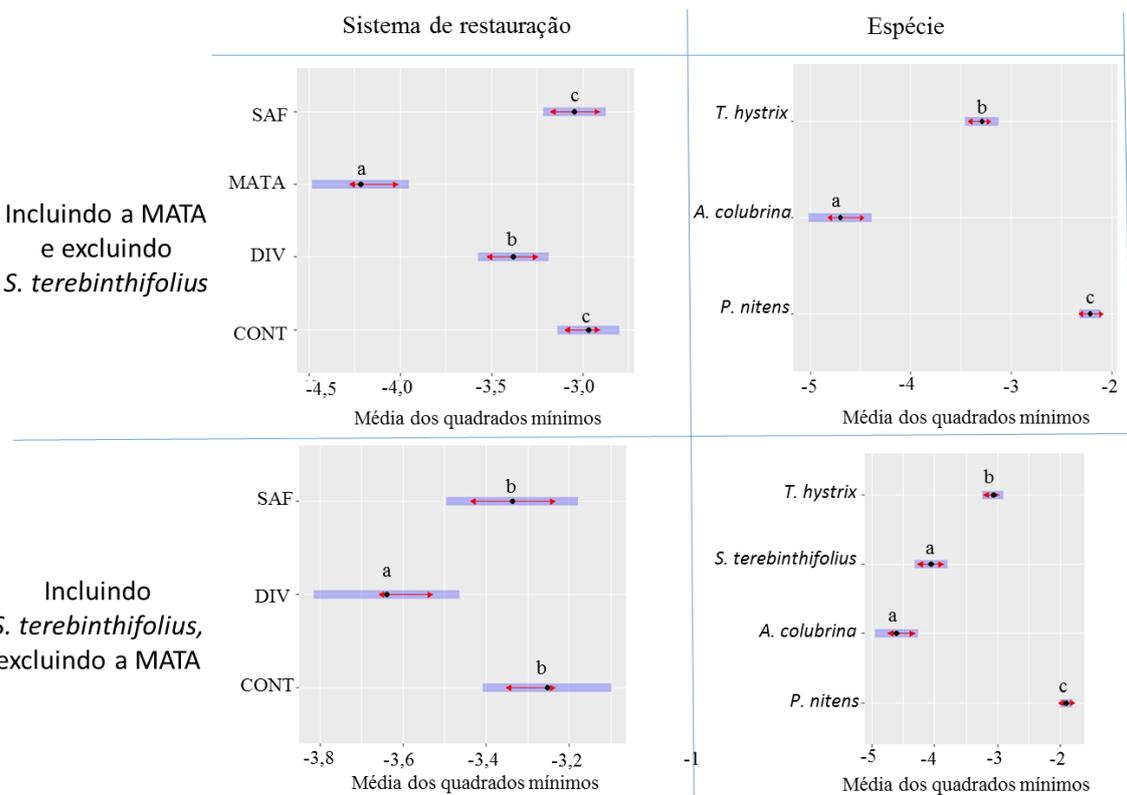


2.3.1 Efeitos dos sistemas de restauração e do fragmento de floresta nativa na herbivoria de mudas

Quando analisamos os efeitos dos sistemas de restauração (SAF, DIV, CONT) e do fragmento de floresta (MATA) na herbivoria de mudas de *P. nitens*, *A. colubrina* e

T. hystrix, encontramos diferenças significativas ($\chi^2 = 101,09 - p < 0,0001$). O efeito apenas dos sistemas de restauração (SAF, DIV, CONT) na herbivoria das espécies arbóreas em sua totalidade (*S. terebinthifolius*, *P. nitens*, *A. colubrina* e *T. hystrix*) foi igualmente significativo ($\chi^2 = 15,83 - p < 0,0001$) (Figura 12). De acordo com o esperado, a maior porcentagem de herbivoria ocorreu no sistema menos complexo (CONT: 5,51% \pm 0,52 EP), danos foliares intermediários ocorreram no SAF (SAF: 5,17% \pm 0,43 EP) e os valores mais baixos os encontramos no DIV (3,82% \pm 0,28 EP) (Figura 11B e Figura 13).

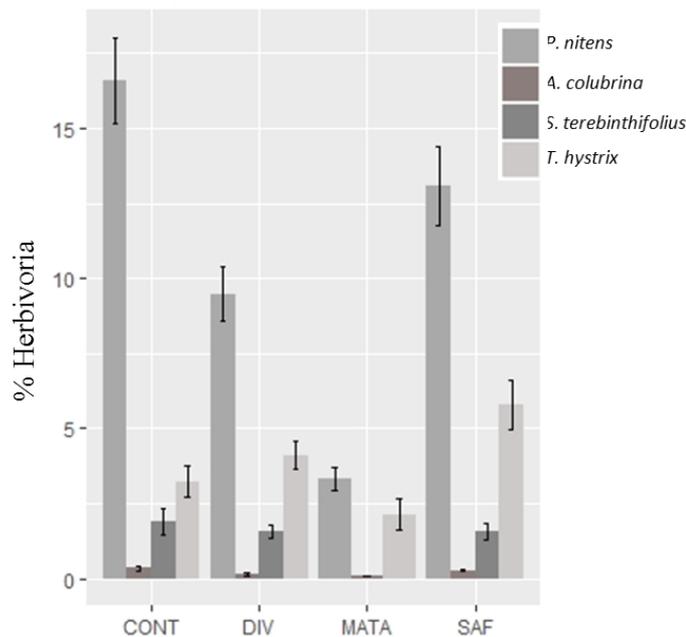
Figura 12 - Contrastes do efeito dos sistemas de restauração (incluindo fragmento de floresta) e das espécies arbóreas na herbivoria de mudas entre grupos. Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal). Letras diferentes representam grupos estatisticamente diferentes ($p < 0,05$). Barras azuis são intervalos de confiança para os Quadrados Mínimos, setas vermelhas representam comparações entre Médias dos Quadrados Mínimos, setas sobrepostas representam grupos estatisticamente iguais



Apesar de *P. nitens* ter sido a espécie com valores mais altos de herbivoria em todos os sistemas de restauração e no fragmento de referência, a intensidade do dano foliar foi influenciada pelo habitat, sendo 4 vezes maior nos indivíduos plantados no

CONT do que nos indivíduos plantados na MATA (Figura 13), enquanto *A. colubrina*, além de ter sido a espécie menos danificada pela ação dos herbívoros, não sofreu efeito dos sistemas de restauração e do fragmento de floresta.

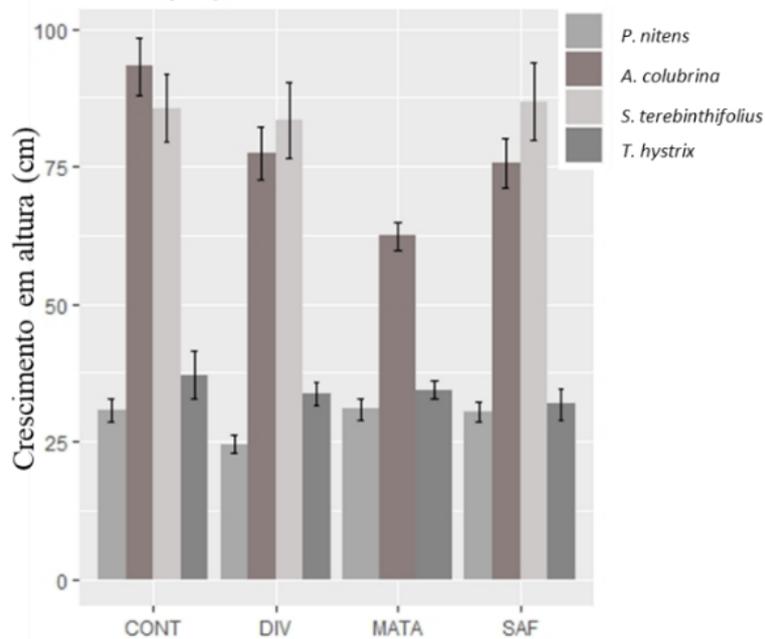
Figura 13 - Proporção média de herbivoria de quatro espécies arbóreas em três sistemas de restauração ecológica e um fragmento de floresta nativa (A).
Legenda: CONT (Sistema de restauração passiva); DIV (Plantio diversificado); MATA (Fragmento de floresta nativa); SAF (Sistema agroflorestal)



2.3.2 Efeito da herbivoria no crescimento e desenvolvimento das mudas

O crescimento em altura de todas as espécies analisadas em conjunto não diferiu entre os sistemas de restauração ($\chi^2 = 2,4243 - p 0,2976$) (incluindo *S. terebinthifolius*) e entre os sistemas de restauração e o fragmento de floresta (sem incluir *S. terebinthifolius*) ($\chi^2 = 3,01333 - p 0,3896$). Indistintamente, o crescimento em altura dos indivíduos dos sistemas de restauração passiva e ativa foi semelhante, porém, a contribuição de cada espécie arbórea à média total do sistema de restauração variou. Por exemplo, *S. terebinthifolius* teve um melhor crescimento em altura no SAF e DIV; em contraste, *A. colubrina* teve melhor crescimento no CONT. Excluindo da análise *S. terebinthifolius*, devido à mortalidade dos indivíduos plantados no fragmento de floresta, a espécie com melhor desenvolvimento na MATA foi *A. colubrina*, da mesma forma que no CONT (Figura 14).

Figura 14 - Média do crescimento em altura (cm) de *S. terebinthifolius*, *P. nitens*, *A. colubrina* e *T. hystrix* após um ano de plantadas nos sistemas de restauração e no fragmento de floresta nativa Linhas verticais representam Erro Padrão



Quando analisamos individualmente as espécies arbóreas, encontramos que o crescimento das mudas de *S. terebinthifolius*, *A. colubrina* e *T. hystrix* ao longo de um ano não foi afetado pela ação dos insetos, enquanto o crescimento em altura de *P. nitens* correlacionou-se negativamente com a herbivoria (Figura 15). Porém, o crescimento em altura de *P. nitens* não é limitado apenas pela ação dos herbívoros ($F= 8,23- p 0,005549$), mas também está influenciado pelo sistema de restauração ($F= 4,71 - p 0,004933$), embora a interação destes fatores tenha influenciado o seu crescimento ($F= 2,24 - p 0,091537$). Observamos que o desenvolvimento das mudas foi similar entre o fragmento de floresta (MATA) e os sistemas de restauração. Já o desenvolvimento das mudas no sistema de restauração passiva se diferenciou do DIV (Figura 16A). Embora o desenvolvimento em altura dos indivíduos plantados nos sistemas de restauração tenha sido similar, encontramos que apenas no DIV, a ação dos herbívoros limitou o seu crescimento (Figura 16B).

Figura 15 - Efeito da porcentagem de herbivoria na altura de mudas (cm) de quatro espécies arbóreas

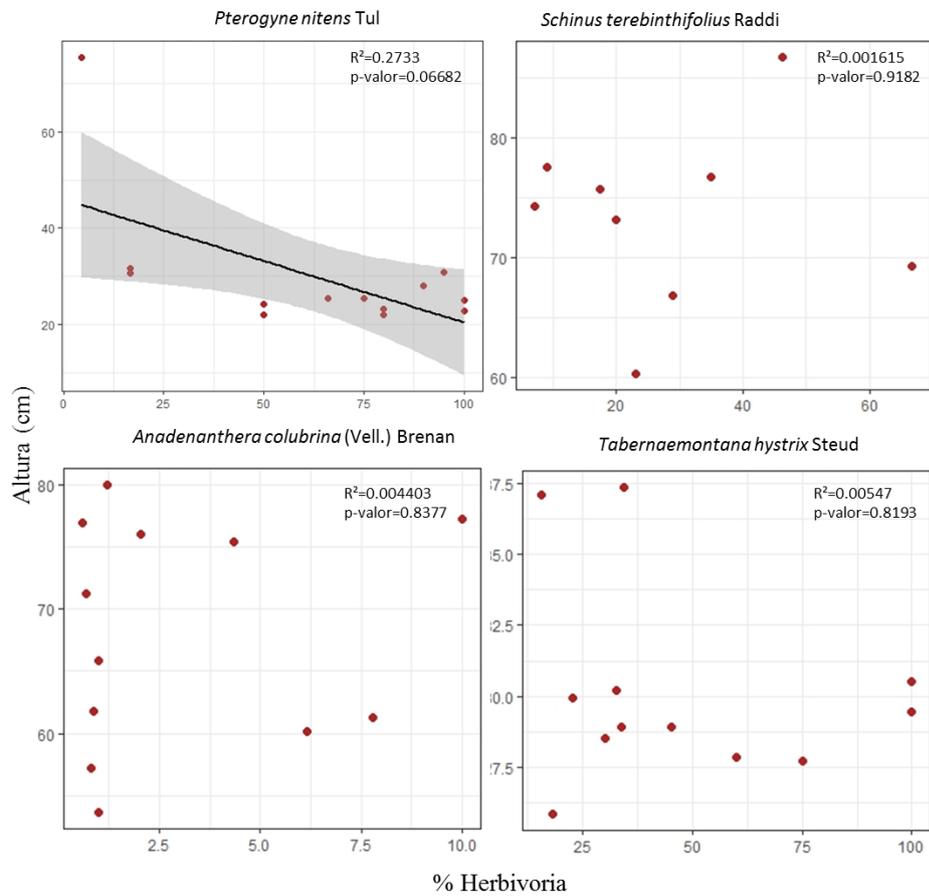
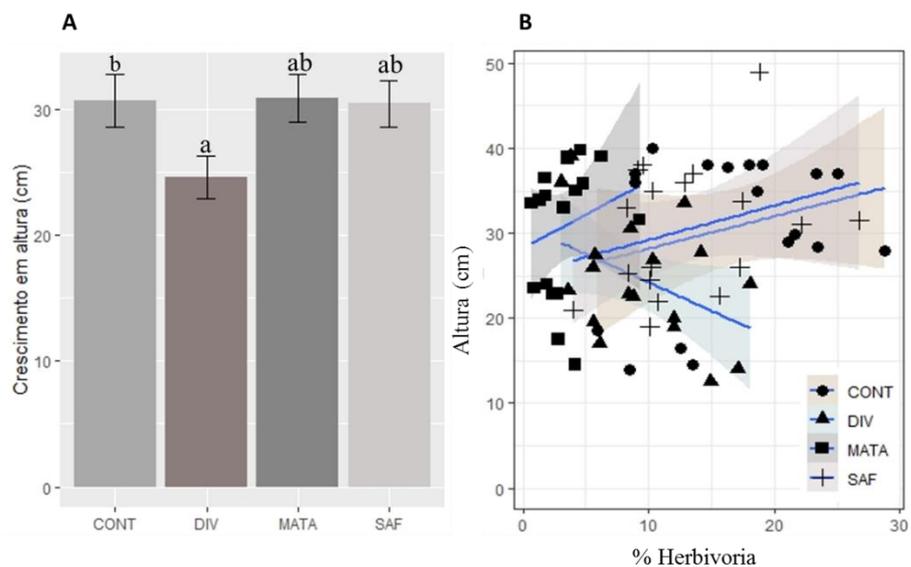


Figura 16 - Crescimento em altura (cm) de mudas de *Pterogyne nitens* Tul nos sistemas de restauração (a), e relação entre porcentagem de herbivoria e crescimento em altura (cm) em mudas de *Pterogyne nitens* (B)



2.3.3 Atributos foliares das plantas e seu efeito na herbivoria

Observamos efeito específico do conteúdo de nitrogênio foliar na porcentagem de herbivoria apenas dos indivíduos de *P. nitens* ($p < 0,05$). Porém, encontramos efeito da interação do conteúdo de nitrogênio foliar e dureza da folha na porcentagem de herbivoria de *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, enquanto a porcentagem de herbivoria de *T. hystrix* não esteve influenciada pelos atributos foliares testados (Tabela 4, Apêndice B). Devido a que não encontramos influência significativa de saponinas nas espécies arbóreas avaliadas, realizamos modelos de equações estruturais para identificar se este composto secundário teve efeito indireto na porcentagem de herbivoria de *P. nitens*, *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, além de compreender a influência direta e indireta que possam ter os outros atributos foliares na herbivoria.

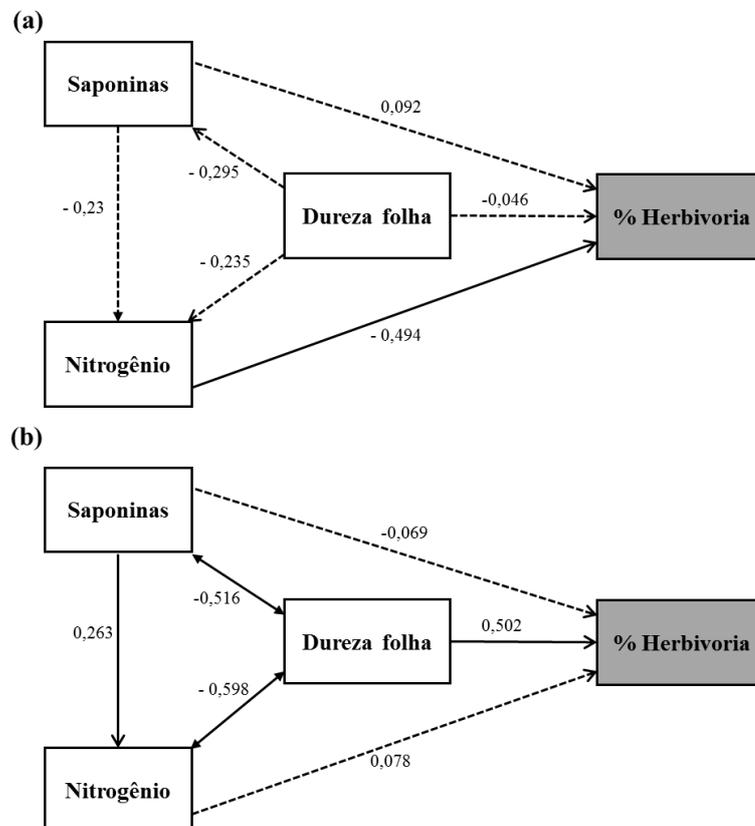
Tabela 4 - Resultados do modelo linear generalizado (GLM) com distribuição gaussiana e gamma, avaliando a influência de atributos de defesa das folhas sobre a porcentagem de herbivoria de *P. nitens*, *T. hystrix*, *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*. Valores significativos em negrito ($p < 0,05$)

GLM	<i>P. nitens</i>		<i>T. hystrix</i>		<i>A. colubrina + S. terebinthifolius</i>	
	X ²	<i>p</i>	X ²	<i>p</i>	X ²	<i>p</i>
Fatores						
Nitrogênio	11,52	<0,0001	0,57	0,45	2,84	0,09
Dureza folha	0,001	0,97	0,11	0,73	16,97	<0,0001
Saponina	1,64	0,19	0,05	0,81	1,01	0,32
Nitrogênio*Dureza folha	0,78	0,37	0,13	0,8	6,65	0,01
Nitrogênio*Saponina	2,57	0,11	0,06	0,2	1,15	0,28
Dureza folha*Saponina	0,76	0,38	1,62	0,91	2,25	0,13
Nitrogênio*Dureza folha*Saponina	0,12	0,72	0,01		0,14	0,71

O diagrama de caminho mostrou que a importância dos atributos foliares de defesa das plantas contra os herbívoros depende da espécie arbórea (Figura 17, Apêndice C). Para *P. nitens* o modelo que melhor se ajustou seguiu a hipótese de que o nitrogênio afetou diretamente a herbivoria, sendo este composto negativamente correlacionado com a porcentagem de herbivoria ($\chi^2 = 0,06$, $p = 0,81$, RMSEA < 0,00; SRMR = 0,01; GFI = 0,999). Para *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, a dureza da folha teve efeito direto na porcentagem de herbivoria, porém, ao contrário do esperado, o efeito da herbivoria não foi negativo. O modelo também sugeriu que saponinas e

nitrogênio tiveram efeito indireto sobre a porcentagem de herbivoria via dureza da folha ($\chi^2 = 0,00$, $p = 0,00$, $RMSEA < 0,00$; $SRMR = < 0,00$; $GFI = 1,00$) (Figura 17, Apêndice C). Seguindo a mesma estrutura conceitual dos modelos de equações estruturais empregados em *P. nitens*, *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, no diagrama de caminho de *T. hystrix* não observamos relações causais (diretas ou indiretas) dos atributos de defesa das folhas e a porcentagem de herbivoria ($\chi^2 = 2,78$, $p = 0,598$, $RMSEA < 0,00$; $SRMR = < 0,02$; $GFI = 0,997$). Os resultados coincidem com a análise feita a partir do GLM, na qual não achamos relação entre os atributos foliares de defesa e a porcentagem de herbivoria (Tabela 4).

Figura 17 - Efeitos diretos e indiretos dos atributos foliares de defesa das plantas de (a) *P. nitens* e (b) *A. colubrina* + *S. terebinthifolius* contra a herbivoria, determinados através de equações estruturais (diagrama de caminho). Linhas contínuas representam relações significativas ($p < 0,05$) e linhas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,05$) (N=48). Linhas com uma única seta mostra uma relação causal entre a primeira variável que afeta a variável próxima à seta. Linhas com setas em ambas as extremidades representam relações recíprocas. Os valores negativos representam relações negativas e os valores positivos representam relações positivas dos coeficientes de caminho padronizados



2.4 DISCUSSÃO

2.4.1 Efeitos dos sistemas de restauração e do fragmento de floresta nativa na herbivoria de mudas

No geral, encontramos valores baixos de dano foliar causado pela herbivoria, dependendo da espécie arbórea. Porém, conseguimos determinar diferentes padrões relevantes deste processo ecológico. Os sistemas de restauração influenciaram a ação dos herbívoros sobre as mudas das espécies arbóreas estudadas, observando um aumento do dano causado pela herbivoria em função do sistema de restauração.

O dano foliar que nós avaliamos é inferior aos valores frequentemente citados para florestas tropicais secundárias (média de 11% para espécies tolerantes à sombra e 48% espécies de clareiras) (COLEY; BARONE, 1996). Em ecossistemas restaurados de florestas úmidas tropicais na Costa Rica e no Equador, encontramos valores similares de dano foliar causado pela herbivoria (0,5 a 14% e de 3,2 a 7,5%, respectivamente, dependendo da espécie arbórea) (ADAMS; FIEDLER, 2016; MASSAD, 2012). Da mesma forma, danos foliares de ecossistemas restaurados na Floresta Atlântica do Brasil foram semelhantes ao nosso estudo, onde mudas em sistemas de baixa densidade de indivíduos experimentaram maior herbivoria (MASSAD et al., 2011a). Embora estes estudos tenham testado herbivoria nos estágios iniciais de restauração, com o intuito de conhecer espécies tolerantes à herbivoria, ainda acreditamos que nossos resultados nos permitem extrair informação relevante para o planejamento de futuros projetos de restauração para Florestas Estacionais Semidecíduais.

Consideramos, a partir de nossas observações, que o critério de escolha das espécies não se fundamenta apenas no potencial de crescimento da planta, como é comumente recomendado (LAMB; ERSKINE; PARROTTA, 2005), mas sim, numa escolha mais cuidadosa das espécies, baseada na sua resistência à herbivoria (por exemplo, através de metabólitos secundários – ver itens 2.3.3 y 2.4.3 deste capítulo), o que desencadeará em benefícios em termos econômicos e de esforços nos primeiros anos de restauração.

De acordo com o que nós previmos, observamos maiores danos foliares nos sistemas de restauração (ativa e passiva) do que no fragmento de floresta nativa

(MATA de referência). Notamos uma relação inversa entre herbivoria e complexidade (estrutura arbórea, riqueza, diversidade e cobertura vegetal) do sistema de restauração, com maiores valores de herbivoria para o sistema de restauração passiva (CONT), seguido do SAF, e por último, o sistema mais diverso (DIV). Este padrão tem sido amplamente documentado tanto em florestas tropicais quanto em florestas temperadas (JACTEL; BROCKERHOFF, 2007). As plântulas das espécies arbóreas em geral, sob habitats diversificados, sofrem menos herbivoria do que aquelas espécies sob plantios menos diversos ou plantios puros, devido provavelmente a que em florestas mais diversas, as espécies arbóreas são menos abundantes, o que as torna menos disponíveis aos herbívoros (JACTEL; BROCKERHOFF, 2007). Nas florestas naturais, onde frequentemente a abundância de plantas de uma determinada espécie é escassa ao nível espacial e sua distribuição é mais irregular, pode causar, uma baixa variabilidade nas densidades de herbívoros (YAMAMURA, 2002).

Este efeito da diversidade de espécies arbóreas na ação dos herbívoros parece ser aplicável às nossas descobertas. Nós atribuímos os maiores valores de herbivoria no sistema de restauração passiva (CONT) à lógica da diversidade e complexidade dos sistemas como fatores influentes na herbivoria, embora estudos mais recentes contradigam esta afirmação (CASTAGNEYROL et al., 2013). Embora a comunidade regenerante já tenha iniciado a colonização do CONT (FIGUEIREDO, 2018 - dados não publicados), após 20 anos de implantação, está ainda não apresenta uma estrutura florestal para ter sido incluída em estudos mais recentes de biomassa florestal e levantamento da comunidade arbórea (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019). Este sistema ainda é caracterizado pela ausência da comunidade de dossel, com predominância de pequenos núcleos arbóreos entremeados por áreas abertas, tornando o habitat propício para insetos folhívoros, especialmente para formigas cortadeiras (*Atta* spp.), comuns nas áreas perturbadas, por exemplo áreas de pastagens – ver Capítulo I deste estudo (MEYER; LEAL; WIRTH, 2009; PENIDO; RIBEIRO; FORTUNATO, 2015; VASCONCELOS; CHERRETT, 1995; WIRTH et al., 2007). Estas características foram oportunas para gerar uma ação mais marcada das formigas neste sistema do que nos sistemas de restauração ativa (SAF e DIV), cuja cobertura vegetal, estrutura florestal e diversidade são mais semelhantes à floresta nativa de referência.

Os máximos valores de herbivoria no sistema de restauração passiva (CONT) se concentraram em *P. nitens*. Apesar desta espécie ter sido a mais danificada pela herbivoria em todos os sistemas de restauração, o dano foliar foi ainda mais destacado no CONT, superando em até 60% o dano foliar das mudas sob o Plantio Diversificado (DIV). Destacamos aqui que o forrageamento das formigas cortadeiras (*Atta* spp.) se concentrou quase exclusivamente em *P. nitens* (observação pessoal). Apesar da dominância que as formigas cortadeiras exercem nos trópicos ser amplamente conhecida (COLEY; BARONE, 1996; URBAS et al., 2007), no nosso estudo, sua ação foi restrita, devido à exclusão de *S. terebinthifolius*, *A. colubrina* e *T. hystrix* da sua dieta. Embora as formigas sejam polifágicas, tendem a ser mais seletivas evitando plantas com altas concentrações de metabólitos secundários (FARJI-BRENER, 2001; KOST; TREMMEL; WIRTH, 2011); esta pode ser uma possível explicação à preferência das formigas sobre *P. nitens* (ver item 2.4.3 do presente capítulo).

Em nosso estudo, notamos que o efeito preferencial das formigas cortadeiras sobre uma espécie em particular foi intensificado de acordo com o habitat. Neste caso, a palatabilidade das espécies arbóreas para formigas teve um papel importante (COLEY; BARONE, 1996), que agiram em concordância com o sistema de restauração passiva (CONT) como um ambiente favorável para se desenvolverem, devido a que ainda apresenta características de ambientes perturbados segundo discutimos anteriormente. Este parece ser um padrão em ecossistemas em restauração que empregam sistemas menos complexos (ADAMS; FIEDLER, 2016), onde interagem tanto os atributos da espécie arbórea, quanto a preferência das formigas por certos alimentos e a estrutura do sistema de restauração.

Por outro lado, embora tenhamos encontrado diferenças de danos causados pela herbivoria nas mudas das espécies avaliadas, não encontramos relação entre a ação dos herbívoros e o grupo sucessional das espécies. No caso das espécies oportunistas de clareiras, características do início da sucessão (não pioneiras) (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019), o dano dos herbívoros foi contrastante entre elas. Enquanto *P. nitens* foi a espécie com maiores valores de herbivoria e *A. colubrina* foi a espécie menos herbivorada, atingindo valores não superiores a 1% de herbivoria. Quanto às espécies pioneiras, ao contrário da literatura, que menciona a forte preferência das formigas pelas espécies de rápido crescimento (FARJI-BRENER,

2001), nós encontramos baixos valores de herbivoria para *S. terebinthifolius* e *T. hystrix*.

O impacto da herbivoria sobre as espécies de rápido crescimento é maior, devido a que certos compostos são destinados para o crescimento acelerado de suas folhas e não para a produção de substâncias de defesas contra os herbívoros (COLEY; BARONE, 1996; COLEY; BRYANT; CHAPIN, 1985b). No nosso estudo, nós observamos o contrário, tanto *S. terebinthifolius* quanto *T. hystrix* não foram preferidas pelos insetos, devido provavelmente a que o ambiente também pode modificar a expressão fenotípica das defesas em um determinado indivíduo (COLEY; BARONE, 1996). Por exemplo, tendo como premissa que as espécies pioneiras precisam de luz para crescerem, e sob contexto da hipótese do balanço carbono / nitrogênio (TUOMI et al., 1988), sugere que os recursos sobressalentes das demandas do crescimento podem ser desviados e utilizados na defesa das plantas, ocorrerá a relação causal de que a alta incidência de luz levará a uma fotossíntese elevada e, portanto, gerará um acúmulo de carboidratos, o que causará um aumento nas defesas baseadas em carbono (por exemplo taninos e terpenos) (COLEY; BARONE, 1996). Está hipótese pode ser uma das respostas de nossas descobertas, já que existem alguns estudos que investigaram este efeito (FEIBERT; LANGENHEIM, 1988; LANGENHEIM; ARRHENIUS; NASCIMENTO, 1981; NICHOLS-ORIAN, 1991).

Embora *S. terebinthifolius* e *T. hystrix* sejam consideradas espécies com limitada produção de compostos secundários, devido à característica de rápido crescimento que as define como espécies pioneiras, diversos estudos tem registrado a presença de compostos secundários nestas espécies (por exemplo terpenos, taninos e alcaloides) (CORREIA; DAVID; DAVID, 2006; MACHADO; VALENTINI, 2014; MARINHO et al., 2016; MONNERAT et al., 2005). Este fundamento apoia as nossas descobertas, além de que, consideramos importante discutir a qualidade nutricional das mudas como um fator adicional, que influencia a herbivoria. Por exemplo, o baixo teor de nitrogênio pode beneficiar as plantas em relação à herbivoria, pois a reduzida qualidade nutritiva está associada ao pobre desempenho dos insetos (MORAN; HAMILTON, 1980). Existem estudos que relatam que as defesas baseadas no carbono diminuem com o aumento do nitrogênio (MASSAD; DYER, 2010 e os estudos citados). Em nossos resultados encontramos uma relação similar, sendo que *S.*

terebinthifolius e *T. hystrix* apresentaram baixo conteúdo de nitrogênio (ver discussão mais detalhada nos itens 2.3.3 e 2.4.3 do presente capítulo).

Em resumo, a pressão dos herbívoros, embora significativa entre os sistemas de restauração, foi relativamente baixa para as mudas das espécies arbóreas avaliadas. Este efeito sugere que a herbivoria por insetos mastigadores no estágio atual dos sistemas de restauração não se representa como um fator limitante para a sobrevivência das mudas e o estabelecimento da comunidade vegetal.

2.4.2 Efeito da herbivoria no crescimento e desenvolvimento das mudas

De forma geral, o crescimento em altura das mudas das espécies avaliadas não foi afetado pela herbivoria, com exceção de *P. nitens*. A nossa predição foi cumprida apenas para esta espécie. Observamos uma redução do crescimento em altura em função do dano foliar, causado especificamente pelas formigas cortadeiras (*Atta* spp.), que, embora sejam consideradas generalistas, tiveram uma forte preferência pelas folhas de *P. nitens* (FARJI-BRENER, 2001; KOST; TREMMEL; WIRTH, 2011; ROCKWOOD, 1976).

Diversos estudos em ecossistemas em restauração têm encontrado esta relação negativa entre formigas cortadeiras (e no geral, entre insetos polifágicos) e o crescimento e sobrevivência de algumas espécies preferidas pelas formigas (ADAMS; FIEDLER, 2016; MASSAD, 2012; MASSAD et al., 2011a; PLATH et al., 2011). Este padrão de herbivoria preferencial para *P. nitens*, é uma exceção notável em nosso contexto, pois além de ter sido a espécie mais herbivorada, vimos reduzido seu crescimento apenas no plantio diversificado (DIV), em comparação com os outros sistemas de restauração (CONT, SAF, incluindo a MATA de referência). Isso ocorreu mesmo que, no plantio diversificado (DIV) tenhamos encontrado uma menor herbivoria total (ver itens 2.3.1 e 2.4.1 do presente capítulo), este sistema contribuiu para limitar o crescimento das mudas de *P. nitens*.

Nós observamos que os maiores valores de herbivoria em *P. nitens* foram no sistema de restauração passiva (CONT). Este fato, nos leva a discutir a limitação de crescimento de *P. nitens* que encontramos no DIV, como consequência da herbivoria, em torno de uma interação habitat-herbívoro. Acreditamos que o sistema de restauração influenciou na susceptibilidade das mudas, devido provavelmente a que nestes sistemas há mais competição pelos nutrientes.

Espécies de crescimento mais lento, como é o caso de *P. nitens*, em plantios mistos, competem pelos nutrientes com as espécies de crescimento mais rápido (MONTAGNINI et al., 1995). Variáveis como altura e DAP nas espécies de crescimento mais lento se veem suprimidas pelas espécies de crescimento mais rápido, devido à competição interespecífica pelos recursos subterrâneos (MONTAGNINI et al., 1995). Por exemplo, estudos tem observado que as mudas podem ter melhor resposta ao crescimento em sistemas de monocultura do que em sistemas mistos, podendo não apenas influenciar o crescimento das mudas, mas também influenciar a tolerância de uma planta à herbivoria (WISE; ABRAHAMSON, 2007). Estas desigualdades intraespecíficas do crescimento em sistemas com diferentes gradientes de diversidade ocorrem como consequência das respostas individuais às condições do habitat e às interações competitivas (PLATH et al., 2011). Esta condição das mudas no sistema DIV coincidiu com o fato de que *P. nitens* foi exclusivamente herbivorada pelas formigas cortadeiras, o que tornou as mudas mais susceptíveis em seu desenvolvimento. É muito provável que tanto as formigas cortadeiras quanto as condições estruturais do plantio diversificado (DIV) contribuíram mutuamente na limitação de crescimento de *P. nitens*.

Outro fator, provavelmente determinante na relação negativa entre o crescimento e herbivoria de *P. nitens* no DIV, pode ser a interação de características do sistema de restauração e da espécie. A reduzida incidência de luz que este sistema apresenta em relação ao SAF e CONT, e a maior demanda luminosa que as mudas de *P. nitens* têm, embora seja tolerante à sombra, possivelmente levou à limitação de seu crescimento (FEIJÓ et al., 2009; SOUZA et al., 2010; VALLADARES et al., 2016), devido a que a reduzida radiação solar que as mudas conseguem aproveitar, a empregaram para produzir mecanismos de defesa químicos, uma vez que foram atacadas pelos herbívoros, conduzindo a uma menor taxa fotossintética, em decorrência da perda da área foliar pela herbivoria, desencadeando assim, a limitação de seu crescimento e desenvolvimento.

Apesar que o aumento em altura das espécies avaliadas, em sua totalidade, não se diferenciou entre os sistemas de restauração, notamos que particularmente *P. nitens* teve seu crescimento desfavorecido no plantio diversificado (DIV). Consideramos que este sistema de restauração quanto aos atributos foliares de *P. nitens*, desenvolveram um papel importante no conhecimento e incorporação dos

processos ecológicos de interação planta-animal para o planejamento de futuros projetos de restauração. Destacamos em *P. nitens* que, embora seu crescimento viu-se afetado pela ação das formigas cortadeiras, se caracterizou pela sua capacidade de regenerar (brotação de novas folhas) após o desfolhamento (observação pessoal), não sendo um fator que limitou sua sobrevivência.

2.4.3 Efeito dos atributos foliares na herbivoria

As defesas químicas e físicas das plantas são amplamente diversificadas, em especial nos trópicos (COLEY; BARONE, 1996), fato determinante nas interações planta-herbívoro. Embora no nosso estudo não testamos defesas químicas específicas para cada espécie, de acordo com suas variações interespecíficas e intraespecíficas (MASSAD et al., 2011b), diversas e importantes generalizações surgiram de nossa síntese das respostas dos herbívoros às defesas. Observamos a influência destas, em função da espécie arbórea. No caso de *P. nitens*, encontramos que o incremento ou declínio da porcentagem de herbivoria é dependente do conteúdo de nitrogênio foliar; porém, a porcentagem de herbivoria de *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, além de ter tido influência do nitrogênio foliar, esteve determinada pelas saponinas e dureza da folha.

Diversos estudos têm relatado correlações positivas entre o nitrogênio e a herbivoria (KURSAR; COLEY, 1991, 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2003). Devido a que os herbívoros têm maiores requerimentos de nitrogênio do que as plantas, este composto presente nas plantas torna-se atraente para os mesmos (MATTSON, 1980). Porém, nossas descobertas relatam o contrário. Em *P. nitens* encontramos correlação negativa entre o nitrogênio e a porcentagem de herbivoria. Uma explicação a este resultado, incomum aparentemente, é provavelmente que o conteúdo de nitrogênio pode estar incorporado nas defesas químicas desta espécie ou como nitrogênio em formas insolúveis (COQUEIRO et al., 2014; REGASINI et al., 2009; TAJIMA et al., 2015). Habitualmente, a relação entre herbivoria e nitrogênio tem se concentrado na importância deste composto como um nutriente foliar chave na alimentação dos herbívoros (correlações positivas) (MATTSON, 1980), mas não necessariamente a concentração de nitrogênio reflete na disponibilidade e qualidade para esses herbívoros. Dependendo da espécie arbórea, seu papel muda, uma vez que defesas químicas a base de nitrogênio, como os alcaloides e aminoácidos não

proteicos (MASSAD et al., 2011b), como é o caso de *P. nitens* (COQUEIRO et al., 2014; REGASINI et al., 2009; TAJIMA et al., 2015), se correlacionam de forma negativa com a herbivoria, limitando a ação dos herbívoros.

Em relação a *A. colubrina* e *S. terebinthifolius* observamos a importância da dureza da folha sobre a taxa de herbivoria, pela relação causal entre saponinas, nitrogênio e herbivoria; foi através desta variável que encontramos relações indiretas das saponinas e nitrogênio sobre a porcentagem de herbivoria. Contrário às nossas premissas, encontramos relação positiva entre dureza da folha e herbivoria, porém, a dureza da folha foi correlacionada negativamente com saponinas e nitrogênio. A correlação entre os atributos de defesa que encontramos em nosso estudo estiveram em concordância com outros estudos que têm demonstrado a diminuição de defesas químicas em várias espécies a medida em que a folha endurece (BRUNT; READ; SANSON, 2006; LANGENHEIM JH et al., 1986; READ et al., 2009). Em relação ao nitrogênio e dureza da planta, existe uma relação inversamente proporcional, de acordo com a expansão da folha, sendo que folhas de rápida expansão geralmente são menos duras e contém maior quantidade de nitrogênio; entretanto, ambas as características fazem com que sejam mais atrativas aos herbívoros (COLEY; KURSAR, 1996).

O efeito das saponinas sobre a porcentagem de herbivoria de *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, nos permitiu determinar a importância deste composto químico, uma vez que saponinas limitaram os danos causados pelos herbívoros, evidenciando a capacidade que as mudas tiveram de se defender através deste composto. Apesar de que a defesa destas espécies não se baseia apenas nas saponinas (JOHANN et al., 2007; MEDEIROS et al., 2020; PILATTI et al., 2019), pois outros compostos secundários também estão envolvidos na sua defesa (MARTINELLI et al., 2017; MONTEIRO et al., 2006). A defesa da planta a partir apenas de um tipo de composto secundário não parece ser suficiente para dissuadir a herbivoria, mas nós acreditamos que a influência que as saponinas tiveram sobre a herbivoria, estiveram estreitamente relacionadas com uma interação planta-inseto mais específica. As saponinas se encontram entre os compostos secundários que limitam o consumo da planta pelas formigas cortadeiras (HOWARD, 1987; MASSAD, 2012). Este efeito dissuasivo das saponinas contra as formigas é característico apenas para compostos baseados em carbono, triterpenóides ou esteroides, o qual também nos permitiu explicar a

preferência que as formigas tiveram pela espécie *P. nitens* (observação pessoal) quando comparada com *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*, cujos metabólitos secundários tem como composto base o nitrogênio (COQUEIRO et al., 2014; REGASINI et al., 2009; TAJIMA et al., 2015).

A combinação destes atributos de defesa das plantas influenciou na porcentagem de herbivoria de *P. nitens*, *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*. Dependendo das características próprias da espécie observamos sobreposição das estratégias de defesa anti-herbivoria físicas e químicas. Observamos que dentre as espécies avaliadas, encontramos plantas com folhas nutritivas, palatáveis e impalatáveis, porém quimicamente defendidas; mas, estes resultados nos levaram a pressupor que metabólitos secundários podem estar mascarados pelo maior valor nutricional, dependendo da fitoquímica da espécie, ou que, metabólitos secundários podem ter sido induzidos pela planta após o dano foliar. De qualquer forma, estes resultados nos aproximam ao conhecimento e aplicabilidade da ecologia química na melhor escolha das espécies nos projetos de restauração, considerando um equilíbrio entre espécies de rápido crescimento, como comumente são escolhidas, mas bem defendidas.

2.5 CONCLUSÕES

A herbivoria de mudas difere entre sistemas de restauração ativa e passiva. Existe uma relação inversa entre herbivoria e complexidade do sistema de restauração. Sistemas de restauração mais complexos são mais eficazes para reduzir danos foliares causados pela herbivoria. No geral, sistemas mais diversos, característicos da Floresta Estacional Semidecidual contribuem na recuperação de interações planta-animal. Sistemas de restauração mais diversos podem se assemelhar mais aos ecossistemas naturais quanto aos seus processos ecológicos.

A pressão dos herbívoros sobre mudas pode se intensificar pelas condições oferecidas pelos diferentes sistemas de restauração, pelos atributos foliares de cada espécie e pela preferência alimentar do herbívoro. Sistemas de restauração passiva contribuem para uma maior herbivoria. Espécies arbóreas com baixo conteúdo de nitrogênio e dureza da folha diminuem o ataque dos insetos.

O dano foliar causado pela herbivoria de insetos não representa uma limitação importante para a sobrevivência das mudas e o estabelecimento da comunidade

vegetal, nos estágios avançados de recuperação dos ecossistemas característicos da Floresta Estacional Semidecidual.

Existe um efeito negativo entre a herbivoria e o crescimento e desenvolvimento das mudas em ecossistemas em estágio avançado da restauração, segundo a complexidade do sistema, a preferência do herbívoro e as características da espécie arbórea. Sistemas diversos contribuem para que exista uma interação habitat-herbívoro, que pode refletir na limitação de crescimento de espécies palatáveis para as formigas cortadeiras. As condições estruturais de sistemas diversificados, que geram competição entre as espécies pelos nutrientes, contribuem mutuamente, junto com as formigas cortadeiras, na limitação de crescimento de *P. nitens*.

A herbivoria tem efeitos variáveis em função dos atributos de defesa a herbívoros, característicos da espécie arbórea. Metabólitos secundários, como saponinas, são eficazes na defesa química de *A. colubrina* e *S. terebinthifolius*. Nitrogênio foliar pode exercer um papel antagônico na herbivoria, sempre que esteja mascarado nas defesas químicas baseadas neste composto, ou esteja em forma insolúvel, de tal forma que possa ser evitada a ingestão pelos herbívoros.

REFERÊNCIAS

ADAMS, M. O.; FIEDLER, K. Low herbivory among targeted reforestation sites in the andean highlands of southern Ecuador. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, p. 1–17, 2016.

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

ARANWELA, N.; SANSON, G.; READ, J. Methods of assessing leaf-fracture properties. **New Phytologist**, v. 144, n. 2, p. 369–383, nov. 1999.

BARBOSA, P. et al. Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 1–20, 2009.

BRUNT, C.; READ, J.; SANSON, G. D. Changes in resource concentration and defence during leaf development in a tough-leaved (*Nothofagus moorei*) and soft-leaved (*Toona ciliata*) species. **Oecologia**, v. 148, n. 4, p. 583–592, 2006.

CASTAGNEYROL, B. et al. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 418–429, 2013.

CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, v. 320, n. 5882, p. 1458–1460, 2008.

COLEY, P. D. Intraspecific Variation in Herbivory on Two Tropical Tree Species. **Ecology**, v. 64, n. 3, p. 426–433, 1983.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305–335, 1996.

COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science**, v. 230, n. 4728, p. 895–899, 1985a.

COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science**, v. 230, n. 4728, p. 895–899, 1985b.

COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Physiological Constraints and Ecological Trade-offs. In: MULKEY, S. F.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. (Eds.). . **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. [s.l.] Chapman & Hall, 1996. p. 305–336.

COQUEIRO, A. et al. In vitro antibacterial activity of prenylated guanidine alkaloids from *Pterogyne nitens* and synthetic analogues. **Journal of Natural Products**, v. 77, n. 8, p. 1972–1975, 2014.

CORREIA, S. D. J.; DAVID, J. P.; DAVID, J. M. Metabólitos secundários de espécies de Anacardiaceae. **Quimica Nova**, v. 29, n. 6, p. 1287–1300, 2006.

CRAWLEY, M. J. **Herbivory: the Dynamics of Animal–Plant Interactions**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.

CRAWLEY, M. J. Herbivores and plant population dynamic. In: DAVY, A. J.; HUTCHING, M. J.; WATKINSON, A. R. (Eds.). . **Plant Population Ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1988. p. 367–392.

FARJI-BRENER, A. G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage

hypothesis. **Oikos**, v. 92, p. 169–177, 2001.

FEIBERT, E. B.; LANGENHEIM, J. . Leaf resin variation in *Copaifera Langsdorffii*: Relation to irradiance and herbivory. **Phytochemistry**, v. 27, n. 8, p. 2527–2532, 1988.

FEIJÓ, N. S. A. et al. Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. **Agroforestry Systems**, v. 77, n. 1, p. 49–58, 2009.

FOLGARAIT, P. J. et al. Leaf-cutting ant preferences for five native tropical plantation tree species growing under different light conditions. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 80, n. 3, p. 521–530, 1996.

FOX, J.; WEISBERG, S. **An {R} Companion to Applied Regression**. Third Edit ed. [s.l.] Thousand Oaks CA: Sage, 2019.

GERHARDT, K. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings - Implications for survival and growth. **Trees - Structure and Function**, v. 13, n. 2, p. 88–95, 1998.

HARPER, J. . **Population Biology of Plant**. London: Academic Press, 1977.

HOWARD, J. J. Leafcutting Ant Diet Selection : The Role of Nutrients , Water , and Secondary Chemistry. **Ecology**, v. 68, n. 3, p. 503–515, 1987.

HULME, P. E. Herbivory, Plant Regeneration, and Species Coexistence. **Journal of Ecology**, v. 84, n. 4, p. 609–615, 1996.

JACTEL, H.; BROCKERHOFF, E. G. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. **Ecology Letters**, v. 10, n. 9, p. 835–848, 2007.

JOHANN, S. et al. Antifungal properties of plants used in Brazilian traditional medicine against clinically relevant fungal pathogens. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, n. 4, p. 632–637, 2007.

KLINE, R. B. **Principles and practice of structural equation modeling**. 2nd ed. ed. New York, NY: [s.n.].

KOST, C.; TREMMEL, M.; WIRTH, R. Do leaf cutting ants cut undetected? testing the effect of Ant-Induced plant defences on foraging decisions in *Atta colombica*. **PLoS ONE**, v. 6, n. 7, p. 1–8, 2011.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Nitrogen Content and Expansion Rate of Young Leaves of Rain Forest Species : Implications for Herbivory. **Biotropica**, v. 23, n. 2, p. 141–150, 1991.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, n. 8, p. 929–949, 2003.

LAMB, D.; ERSKINE, P. D.; PARROTTA, J. A. Restoration of degraded tropical forest landscapes. **Science**, v. 310, n. 5754, p. 1628–1632, 2005.

LANGENHEIM, J. .; ARRHENIUS, S. P.; NASCIMENTO, J. C. Relationship of light intensity to leaf resin composition and yield in the tropical leguminous genera *Hymenaea* and *Copaifera*. **Biochemical Systematics and**, v. 9, n. 1, p. 27–37, 1981.

LANGENHEIM JH et al. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 14, p. 51–59, 1986.

LE, H. D. et al. More than just trees: Assessing reforestation success in tropical developing countries. **Journal of Rural Studies**, v. 28, n. 1, p. 5–19, 2012.

LENTH, R. V. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. **Journal of Statistical Software**, v. 69, n. 1, p. 1–33, 2016.

MACHADO, B. B. et al. BioLeaf: A professional mobile application to measure foliar damage caused by insect herbivory. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 129, p. 44–55, 2016.

MACHADO, B. C. T.; VALENTINI, S. A. Avaliação do potencial farmacotécnico e antimicrobiano de diferentes extratos da aroeira pimenteira *Schinus terebinthifolius* Raddi. **SaBios: Revista de Saúde e Biologia**, v. 9, n. 1, p. 34–42, 2014.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: POTAFOS, 1997.

MARINHO, F. F. et al. Brazilian *Tabernaemontana* genus: indole alkaloids and phytochemical activities. **Fisioterapia**, v. 114, p. 127–137, 2016.

MARTINELLI, L. et al. Antimicrobial activity and chemical constituents of essential oils and oleoresins extracted from eight pepper species. **Ciência Rural**, v. 47, n. 5, 2017.

MASSAD, T. J. et al. Restoration of Pasture to Forest in Brazil's Mata Atlântica: The Roles of Herbivory, Seedling Defenses, and Plot Design in Reforestation. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 201, p. 257–267, 2011a.

MASSAD, T. J. et al. A quantitative evaluation of major plant defense hypotheses, nature versus nurture, and chemistry versus ants. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 5, n. 2, p. 125–139, 2011b.

MASSAD, T. J. Interactions in tropical reforestation - how plant defence and polycultures can reduce growth-limiting herbivory. **Applied Vegetation Science**, v. 15, n. 3, p. 338–348, 2012.

MASSAD, T. J.; DYER, L. A. A meta-analysis of the effects of global environmental change on plant-herbivore interactions. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 4, n. 3, p. 181–188, 2010.

MATTSON, W. J. Herbivory in Relation to Plant Nitrogen Content. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 119–161, 1980.

MCALPINE, C. et al. Integrating plant- and animal- based perspectives for more effective restoration of biodiversity. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 1, p. 37–45, 2016.

MEDEIROS, J. G. F. et al. Phytochemical Survey and Antifungal Activity of Plant Extracts in Angico Seeds (*Anadenanthera Colubrina* Vell. Brenan). **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 7, p. 53941–53953, 2020.

MEYER, S. T.; LEAL, I. R.; WIRTH, R. Persisting Hyper-abundance of Leaf-cutting Ants (*Atta* spp.) at the Edge of an Old Atlantic Forest Fragment.pdf. **Biomass and**

Bioenergy, v. 41, p. 711–716, 2009.

MONNERAT, C. S. et al. A New Indole Alkaloid Isolated from *Tabernaemontana hystrix* Steud (Apocynaceae). **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v. 16, n. 6B, p. 1331–1335, 2005.

MONTAGNINI, F. et al. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics : a comparison of early growth , pest damage and establishment costs. **The Commonwealth Forestry Review**, v. 74, n. 4, p. 306–314, 1995.

MONTAGNINI, F. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: Experiences from Latin America. **Interciencia**, v. 26, n. 10, p. 498–503, 2001.

MONTEIRO, J. M. et al. The effects of seasonal climate changes in the Caatinga on tannin levels in *Myracrodruon urundeuva* (Engl.) Fr. All. and *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 16, n. 3, p. 338–344, 2006.

MORAN, N.; HAMILTON, W. . Low nutritive quality as defense against herbivores. **Journal of Theoretical Biology**, v. 86, p. 247–254, 1980.

MOULAERT, A. et al. Establishment of two indigenous timber species in dairy pastures in Costa Rica. **Agroforestry Systems**, v. 54, n. 1, p. 31–40, 2002.

NICHOLS-ORIAN, C. M. The effects of light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. **Oecologia**, v. 86, n. 4, p. 552–560, 1991.

NOGUEIRA JR., L. et al. Soil dynamics and carbon stocks 10 years after restoration of degraded land using Atlantic Forest tree species. **Forest Systems**, v. 20, n. 3, p. 536, 2011.

PENIDO, G.; RIBEIRO, V.; FORTUNATO, D. Edge effect on post-dispersal artificial seed predation in the southeastern Amazonia, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 2, p. 347–351, 2015.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. **Austral Ecology**, v. 28, n. 6, p. 642–650, 2003.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.

PILATTI, D. M. et al. Comparison of the phytochemical profiles of five native plant species in two different forest formations. **Brazilian Journal of Biology**, v. 79, n. 2, p. 233–242, 2019.

PLATH, M. et al. Establishment of native tropical timber trees in monoculture and mixes-species plantations: small-scale effects on tree performance and insect herbivory. **Forest Ecology and Management**, v. 261, p. 741–750, 2011.

PONTES, D. M. F.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Forest structure, wood standing stock, and tree biomass in different restoration systems in the Brazilian Atlantic forest. **Forests**, v. 10, n. 7, p. 1–18, 2019.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria, 2020.

READ, J. et al. Correlations between leaf toughness and phenolics among species in contrasting environments of Australia and New Caledonia. **Annals of Botany**, v. 103, n. 5, p. 757–767, 2009.

REGASINI, L. O. et al. Cytotoxic guanidine alkaloids from *Pterogyne nitens*. **Journal of Natural Products**, v. 72, n. 3, p. 473–476, 2009.

ROCKWOOD, L. L. Plant Selection and Foraging Patterns in Two Species of Leaf-Cutting Ants (*Atta*). **Ecology**, v. 57, n. 1, p. 48–61, 1976.

RSTUDIO TEAM. **RStudio: Integrated Development for R**. Boston, MA: RStudio, , 2019.

SOUZA, B. D. et al. Ecophysiology parameters of four Brazilian Atlantic Forest species under shade and drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, n. 4, p. 729–737, 2010.

SWEENEY, B. W.; CZAPKA, S. J. Riparian forest restoration: Why each site needs an ecological prescription. **Forest Ecology and Management**, v. 192, n. 2–3, p. 361–373, 2004.

TAJIMA, Y. et al. Nitensidine A, a guanidine alkaloid from *Pterogyne nitens*, induces osteoclastic cell death. **Cytotechnology**, v. 67, n. 4, p. 585–592, 2015.

TILMAN, D. et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300–1302, 1997.

TUKEY, J. **Exploratory Data Analysis**. Addison-Wesley. Reading, MA.: [s.n.].

TUOMI, J. et al. Defensive responses of trees in relation to their Carbon/Nutrient balance. In: MATTSON, W. J.; LEVIEUX, J.; BERNARD-DAGAN, C. (Eds.). **Mechanisms of woody plant defenses against insects - Search for pattern**. New: Springer-Verlag, 1988. p. 412.

URBAS, P. et al. **Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil**. *Biotropica*, 2007.

VALLADARES, F. et al. Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. **Plant Ecology and Diversity**, v. 9, n. 3, p. 237–251, 2016.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, M. Changes-in-leaf-cutting-ant-populations-Formicidae-Attini-after-the-clearing-of-mature-forest-in-Brazilian-Amazonia. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 30, n. 2107–113, 1995.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, M. J. Leaf-Cutting Ants and Early Forest Regeneration in Central Amazonia : Effects of Herbivory on Tree Seedling Establishment. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 3, p. 357–370, 1997.

WIRTH, R. et al. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 4, p. 501–505, 2007.

WISE, M. J.; ABRAHAMSON, W. G. Effects of resource availability on tolerance of herbivory: A review and assessment of three opposing models. **American Naturalist**, v. 169, n. 4, p. 443–454, 2007.

YAMAMURA, K. Biodiversity and stability of herbivore populations: Influences of the

spatial sparseness of food plants. **Population Ecology**, v. 44, n. 1, p. 33–40, 2002.

ZAHAWI, R. A.; REID, J. L.; HOLL, K. D. Hidden Costs of Passive Restoration. **Restoration Ecology**, v. 22, n. 3, p. 284–287, 2014.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os sistemas de restauração após 20 anos de implantados influenciam de forma diferenciada os processos de interação planta-animal. No estágio atual de desenvolvimento dos sistemas, a remoção de sementes não parece representar mais um filtro ecológico importante na comunidade regenerante, uma vez que, indistintamente da técnica de restauração, estes assemelham-se ao ecossistema natural de referência. Porém, os sistemas de restauração afetam a magnitude da relação planta-herbívoro, existindo uma relação inversa entre herbivoria de mudas e complexidade do sistema de restauração. Sistemas menos complexos apresentam maiores taxas de herbivoria de mudas do que sistemas mais complexos, em termos de estrutura e composição.

A herbivoria de mudas, além de estar em função dos sistemas de restauração, depende dos atributos de defesa das plantas, que é específico da espécie. A combinação das estratégias de defesa físicas e químicas anti-herbivoria favorece as mudas, uma vez que plantas com folhas nutritivas e palatáveis, porém quimicamente defendidas são eficazes para combater o ataque dos herbívoros, por conseguinte, seu crescimento e desenvolvimento não se vê afetado. Tais informações podem ser relevantes na escolha de espécies com menor chance de serem predadas, e por consequência, mais aptas a sobreviverem durante as fases iniciais da restauração, quando espera-se que tanto a remoção de sementes como a predação de plântulas sejam filtros mais importantes na montagem da comunidade.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, M. O.; FIEDLER, K. Low herbivory among targeted reforestation sites in the andean highlands of southern Ecuador. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, p. 1–17, 2016.
- CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 6, p. 429–437, 2017.
- CATTERALL, C. P. Fauna as passengers and drivers in vegetation restoration: A synthesis of processes and evidence. **Ecological Management and Restoration**, v. 19, n. 0, p. 1–9, 2018.
- CHADÈS, I.; CURTIS, J. M. R.; MARTIN, T. G. Setting Realistic Recovery Targets for Two Interacting Endangered Species, Sea Otter and Northern Abalone. **Conservation Biology**, v. 26, n. 6, p. 1016–1025, 2012.
- CHRISTENSEN, N. . Succession and natural disturbance: paradigms, problems, and preservation of natural ecosystems. In: AGEE, J. .; JOHNSON, D. . (Eds.). . **Ecosystem Management for Parks and Wilder- ness**. Seattle: University of Washington Press, 1988. p. 62–89.
- CROME, E. H. J. Rainforest successions and vertebrates. In: WEBB, L. .; KIKKAWA, J. (Eds.). . **Australian Tropical Rainforest – Science, Values, Meaning**. CSIRO ed. Australia: [s.n.]. p. 53–64.
- DIAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science**, v. 9, n. 1, p. 113–122, 1998.
- DOMINGUEZ-HAYDAR, Y.; ARMBRECHT, I. Response of Ants and Their Seed Removal in Rehabilitation Areas and Forests at El Cerrejón Coal Mine in Colombia. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 201, p. 178–184, 2011.
- DOUST, S. J. Seed removal and predation as factors affecting seed availability of tree species in degraded habitats and restoration plantings in rainforest areas of Queensland, Australia. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 5, p. 617–626, 2011.
- DURIGAN, G.; ENGEL, V. L. Restauração de ecossistemas no Brasil: onde estamos e para onde podemos ir? In: MARTINS, S. V. (Ed.). . **Restauração ecológica de ecossistemas degradados**. Viçosa: Editora UFV, 2013. p. 41–68.
- FATTORINI, M.; HALLE, S. The Dynamic Environmental Filter Model: How Do Filtering Effects Change in Assembling Communities after Disturbance? In: TEMPERTON, V. . et al. (Eds.). . **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice**. Washington, DC.: [s.n.]. p. 96–114.
- FLEURY, M. et al. Seasonal variation in the fate of seeds under contrasting logging regimes. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, p. 1–8, 2014.
- GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities- approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v. 87, n. 1, p. 111–127, 2012.
- HOBBS, R. J.; JENTSCH, A.; TEMPERTON, V. M. Restoration as a Process of

Assembly and Succession Mediated by Disturbance. In: WALKER, L. .; WALKER, J.; HOBBS, R. J. (Eds.). . **Linking Restoration and Ecological Succession**. New York, NY: SPRINGER SERIES ON ENVIRONMENTAL MANAGEMENT. Springer, 2007.

HOBBS, R. J.; NORTON, D. A. Ecological Filters, Thresholds, and Gradients in Resistance to Ecosystem Reassembly. In: TEMPERTON, V. . et al. (Eds.). . **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice**. Washington, DC.: [s.n.]. p. 72–95.

HOLL, K. D. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, and Soil. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 229–242, 1999.

HOLL, K. D.; VAN ANDEL, J.; ARONSON, J. **Restoration ecology: the new frontier**. Chichester: [s.n.].

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157–164, 1992.

LARIOS, L.; PEARSON, D. E.; MARON, J. L. Incorporating the effects of generalist seed predators into plant community theory. **Functional Ecology**, v. 31, n. 10, p. 1856–1867, 2017.

LINABURY, M. C.; TURLEY, N. E.; BRUDVIG, L. A. Insects remove more seeds than mammals in first-year prairie restorations. **Restoration Ecology**, p. 1–7, 2019.

MACHADO, D. L. **Aporte de serapilheira, fauna edáfica e matéria orgânica do solo em diferentes sistemas de restauração florestal**. [s.l.] Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, 2016.

MARON, J. L. et al. Seed size and provenance mediate the joint effects of disturbance and seed predation on community assembly. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1492–1500, 2012.

MASSAD, T. J. et al. Restoration of Pasture to Forest in Brazil’s Mata Atlântica: The Roles of Herbivory, Seedling Defenses, and Plot Design in Reforestation. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 201, p. 257–267, 2011.

MASSAD, T. J. Interactions in tropical reforestation - how plant defence and polycultures can reduce growth-limiting herbivory. **Applied Vegetation Science**, v. 15, n. 3, p. 338–348, 2012.

MASSAD, T. J. et al. Interactions between repeated fire, nutrients, and insect herbivores affect the recovery of diversity in the southern Amazon. **Oecologia**, v. 172, n. 1, p. 219–229, 2013.

MCALPINE, C. et al. Integrating plant- and animal- based perspectives for more effective restoration of biodiversity. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 1, p. 37–45, 2016.

MYERS, J. A.; HARMS, K. E. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: A meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 12, n. 11, p. 1250–1260, 2009.

NEUSCHULZ, E. . et al. Pollination and seed dispersal are the most threatened

- processes of plant regeneration. **Scientific Reports**, v. 6, p. 29839, 2016.
- OLIVEIRA, R. E. DE; ENGEL, V. L. A restauração florestal na Mata Atlântica : três décadas em revisão Forest restoration in atlantic forest : three decades in review. p. 40–48, 2017.
- OLIVEIRA, R. E.; ENGEL, V. L. A restauração ecológica em destaque: Um retrato dos últimos vinte e oito anos de publicações na área. **Oecologia Australis**, v. 15, n. 2, p. 303–315, 2011.
- PAKEMAN, R. J.; SMALL, J. L. The role of the seed bank, seed rain and the timing of disturbance in gap regeneration. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 1, p. 121–130, 2005.
- POFF, N. . Landscape Filters and Species Traits : Towards Mechanistic Understanding and Prediction in Stream Ecology. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 16, n. 2, p. 391–409, 1997.
- REID, J. L.; HOLL, K. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. v. 25, n. June, p. 1072–1082, 2015.
- REIS, A.; ZAMBONIM, R. .; NAKAZONE, E. **Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal**. São Paulo: Cadernos da Biosfera da mata Atlântica, 1998.
- RIBEIRO DA SILVA, F. et al. The restoration of tropical seed dispersal networks. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 6, p. 852–860, 2015.
- SILVA, W. R. A impotência das interações planta-animal nos processos de restauração. In: KAGEYAMA, P. Y. et al. (Eds.). . **Restauração ecológica de ecossistemas naturais**. Botucatu: FEPAF, 2003. p. 340.
- SMITH, K.; GARNETT, S. **Animal-plant interactions: a rainforest conservation manager's perspective Keith**. (J. Kanowski et al., Eds.)Animal-Plant Interactions in Rainforest Conservation and Restoration. **Anais...**Cairns: Rainforest CRC, 2003Disponível em: <c:%5CC&BBIBLIO%5C2721.pdf>
- SSEKUUBWA, E. et al. Comparing seed removal rates in actively and passively restored tropical moist forests. **Restoration Ecology**, v. 26, n. 4, p. 720–728, 2018.
- TEMPERTON, V. . et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice**. Washington, DC.: [s.n.].
- TEMPERTON, V. .; HOBBS, R. J. The Search for Ecological Assembly Rules and Its Relevance to Restoration Ecology. In: TEMPERTON, V. . et al. (Eds.). . **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice**. Washington, DC: [s.n.]. p. 34–54.
- TEMPERTON, V. M. et al. Introduction: why assembly rules are important to the field of restoration ecology. In: TEMPERTON, V. . et al. (Eds.). . **Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice**. Washington, DC: [s.n.]. p. 1–8.
- THOMSON, J. R. et al. Where and when to revegetate: A quantitative method for scheduling landscape reconstruction. **Ecological Applications**, v. 19, n. 4, p. 817–

828, 2009.

VILLOTA CERÓN, D. E. **Chuva e banco de sementes do solo em diferentes sistemas de restauração ecológica da floresta estacional semidecidual.** [s.l.] (Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, 2015.

WEIHER, E.; KEDDY, P. . The Assembly of Experimental Wetland Plant Communities. **Oikos**, v. 73, n. 3, p. 323–335, 1995.

WESTPHAL, M. I.; FIELD, S. A.; POSSINGHAM, H. P. Otimizando configuração da paisagem: Um estudo de caso da floresta pássaros nos Lofty Ranges Mount, South Australia. **Science Direct**, v. 81, p. 56–66, 2007.

WHITE, P. .; JENTSCH, A. Disturbance, succession and community assembly in terrestrial plant communities. In: TEMPERTON, V. . et al. (Eds.). . **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice.** Washington, DC: Island Press, 2004. p. 342–366.

WIJDEVEN, S. M. J.; KUZEE, M. E. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. **Restoration Ecology**, v. 8, n. 4, p. 414–424, 2000.

YOUNG, T. P.; CHASE, J. M.; HUDDLESTON, R. T. Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. **Ecological Restoration**, v. 19, n. 1, p. 5–18, 2001.

ZAMORA, C. O.; MONTAGNINI, F. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. **Restoration Ecology**, v. 15, n. 3, p. 453–461, 2007.

ZHANG, W. Research advances in theories and methods of community assembly and succession. **Environmental Skeptics and Critics**, v. 3, n. 3, p. 52–60, 2014.

APÊNDICE A - Lista das espécies utilizadas na instalação dos sistemas diversificado (DIV) e agroflorestal (SAF) na Fazenda Experimental Edgardia, Botucatu, SP

Nome científico	Nome comum	Família	SAF	DIV
<i>Aegiphylia integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	tamanqueira	Verbenaceae	x	x
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	grão de galo	Sapindaceae		x
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul		Fabaceae	x	x
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.		Apocynaceae	x	
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	peroba rosa	Apocynaceae	x	x
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll. Arg.	guatambu	Apocynaceae		x
<i>Balfouroidendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	pau marfim	Rutaceae	x	x
<i>Bauhinia forficata</i> Link		Fabaceae		x
<i>Bixa orellana</i> L.		Bixaceae	x	
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	jequitibá branco	Lecythidaceae		x
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.		Salicaceae	x	
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	embaúba	Cecropiaceae		x
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedro	Meliaceae	x	x
<i>Cedrela odorata</i> L.	cedro rosa	Meliaceae		x
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	paineira	Bombacaceae	x	x
<i>Centrobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	araribá	Fabaceae	x	x
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.		Sapotaceae		x
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	pau viola	Verbenaceae		x
<i>Copaifera langisodorfii</i> Desf.	copaíba	Fabaceae	x	x
<i>Cordia superba</i> Cham.	baba de boi	Boraginaceae		x
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	capixingui	Euphorbiaceae		x
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	maria preta	Sapindaceae		x
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	cumbaru	Fabaceae		x
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	tamboril	Fabaceae	x	x
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	chupa ferro	Rutaceae		x
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	guarantã	Rutaceae	x	x
<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	uvaia	Myrtaceae	x	x
<i>Eugenia uniflora</i> L.	pitanga	Myrtaceae		x
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	palmito juçara	Arecaceae		x
<i>Ficus</i> sp.	figueira branca	Moraceae		x
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	pau d'alho	Phytollacaceae		x
<i>Genipa americana</i> L.	jenipapo	Rubiaceae		x
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	mutamba	Malvaceae	x	x
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> CF.		Bignoniaceae	x	
<i>Hymenaea courbaril</i> var. <i>stilbocarpa</i> (Hayne) Y.T. Lee & Langenh.	jatobá	Fabaceae	x	x
<i>Inga striata</i> Benth.		Fabaceae	x	
<i>Inga vera</i> Willd.		Fabaceae	x	
<i>Luhea divaricata</i> Mart. & Zucc.	açoita cavalo	Tiliaceae		x
<i>Machaerium acutifolium</i> Vog.		Fabaceae	x	
<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	jacarandá bico de pato	Fabaceae		x
<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth.		Fabaceae	x	
<i>Mimosa scabrella</i> Benth.	bracatinga	Fabaceae	x	
<i>Myrcianthes pungens</i> (O.Berg) D.Legrand		Myrtaceae	x	
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f		Fabaceae		
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	olho de cabra	Fabaceae	x	x
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	angico vermelho	Fabaceae		x
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.		Fabaceae	x	x
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	pau jacaré	Fabaceae	x	x
<i>Poecilante parvifolia</i> Benth.	coração de negro	Fabaceae		x
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	amendoim do campo	Fabaceae	x	x

<i>Rollinia sylvatica</i> (A. St.-Hil.) Mart.		Annonaceae	x	
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	aroeira pimenteira	Anacardiaceae		x
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	guapuruvu	Fabaceae		x
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	monjoleiro	Fabaceae	x	x
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	jerivá	Arecaceae		x
<i>Tabebuia roseoalba</i> (Ridl.) Sandwith		Bignoniaceae		
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau ex Verl.	ipê felpudo	Bignoniaceae	x	x

APÊNDICE B - Atributos foliares de defesa anti-herbívoria de quatro espécies arbóreas (*P. nitens*, *T. hystrix*, *S. terebinthifolius* e *A. colubrina*)

Espécies	Nitrogênio total (g kg ⁻¹)	Conteúdo de saponina (ml)	Dureza da folha (N.mm ⁻¹)
<i>P. nitens</i>	30,48 ± 0,07 c	13,75 ± 0,10 b	299,8 ± 0,84 a
<i>T. hystrix</i>	30,34 ± 0,09 c	4,94 ± 0,05 a	299,67 ± 1,02 a
<i>S. terebinthifolius</i>	18,69 ± 0,12 a	6,59 ± 0,05 a	316,41 ± 1,11 a
<i>A. colubrina</i>	27,43 ± 0,06 b	12,88 ± 0,12 b	

APÊNDICE C - Análise de equações estruturais dos atributos foliares de defesa das plantas contra a herbivoria. Valores significativos em negrito (p<0,05)

Regressões	Coefficiente do caminho	Erro relacionado	z-valor	p-valor	Coefficiente padronizado
<i>P. nitens</i>					
<i>Nitrogênio ~</i>					
Dureza folha	-0,223	0,188	-1,187	0,235	-0,235
<i>Saponina ~</i>					
Dureza folha	-0,381	0,26	-1,468	0,142	-0,295
Nitrogênio	-0,318	0,274	-1,161	0,246	-0,23
<i>%Herbivoria ~</i>					
Dureza folha	-0,042	0,173	-0,241	0,809	-0,046
Saponina	0,064	0,13	0	0,621	0,092
Nitrogênio	-0,478	0,179	-2,665	0,008	-0,494
<i>T. hystrix</i>					
<i>Nitrogênio ~</i>					
Dureza folha	-0,143	0,098	-1,463	0,144	-0,17
<i>Saponina ~</i>					
Dureza folha	-0,028	0,062	-0,454	0,65	-0,053
<i>%Herbivoria ~</i>					
Dureza folha	-0,066	0,016	-1,424	0,154	-0,166

Saponina	0,115	0,086	1,339	0,181	0,154
Nitrogênio	-0,005	0,055	-0,09	0,929	-0,01
<i>A. colubrina + S. terebinthifolius</i>					
<i>Saponina ~</i>					
Nitrogênio	0,29	0,102	2,837	0,005	0,263
<i>%Herbivoria ~</i>					
Dureza folha	0,395	0,107	3,710	0,000	0,502
Saponina	-0,012	0,02	-0,614	0,539	-0,069
Nitrogênio	0,015	0,02	0,739	0,46	0,078
<i>Covariância</i>					
<i>Nitrogênio ~</i>					
Dureza folha	-0,066	0,012	-5,336	0,000	-0,598
<i>Saponina ~</i>					
Dureza folha	-0,061	0,011	-5,630	0,000	-0,516
