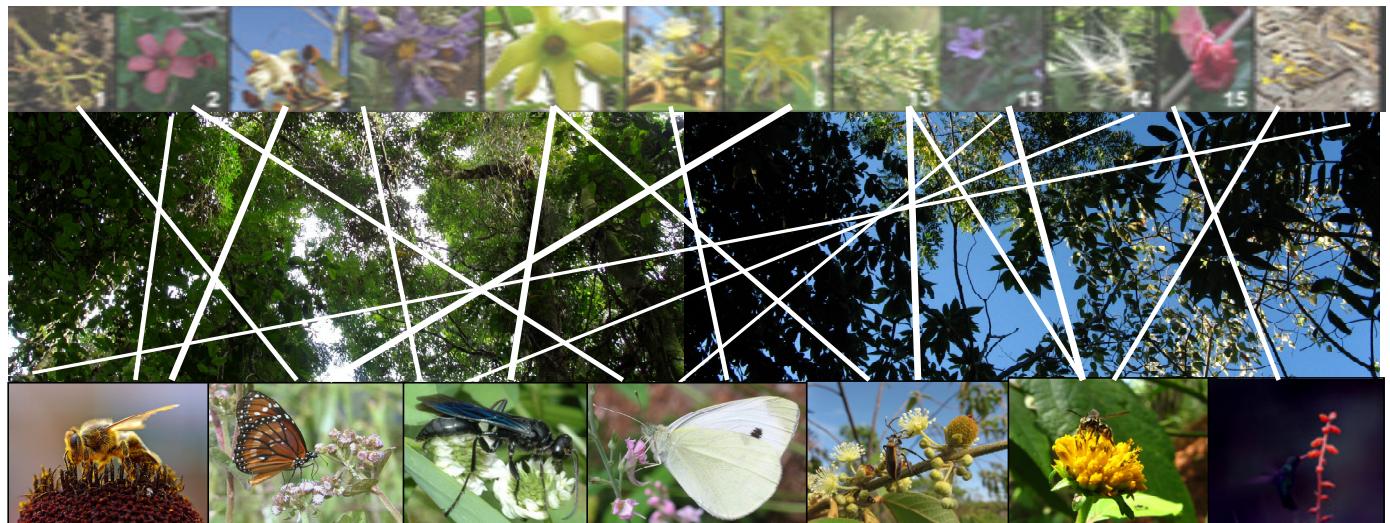


Simone Bazarian Vosgueritchian

**Redes de interação plantas-visitantes
florais e a restauração de processos
ecológicos em florestas tropicais**



São Paulo

2010

Simone Bazarian Vosgueritchian

**Redes de interação plantas-visitantes florais e a
restauração de processos ecológicos em florestas
tropicais**

Flower-visitor networks and the restoration of ecological
processes in tropical forests

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de
Título de Doutor em Ciências, na
Área de ECOLOGIA

Orientadora: Silvana Buzato

São Paulo

2010

Ficha Catalográfica

Bazarian, Simone V.

Redes de interação plantas-visitantes florais e a restauração de processos ecológicos em florestas tropicais

145 pp.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Redes de Interação 2.
Restauração ecológica 3. Florestas Tropicais I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof (a). Dr (a).

Prof (a). Dr (a)

Prof (a). Dr (a).

Prof (a). Dr (a)

Profa. Dra. Silvana Buzato

Orientadora

Aos meus pais Movses e Ivany
Por me trazerem pro mundo
e me fazerem tão feliz

∞

∞

E à Tatiana Possato
quem me deu tanta força e luz,
do tamanho do seu sorriso,
para eu não desistir dessa pesquisa.

Epígrafe

“Só a natureza é divina, e ela não é divina...

Se às vezes falo dela como de um ente
É que para falar dela preciso usar a linguagem dos homens
Que dá personalidade às coisas,
E impõe nome às coisas.

Mas as coisas não têm nome nem personalidade:
Existem, e o céu é grande e a terra larga,
E o nosso coração do tamanho de um punho fechado...

Bendito seja eu por tudo quanto eu não sei.
É isso tudo que verdadeiramente sou.
Gozo tudo isso como quem sabe que há o sol.

Alberto Caeiro (Fernando Pessoa)

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço à Silvana Buzato, pela orientação de mestre que se dedicou à minha formação. Não apenas pela orientação acadêmica, mas por muitas vezes ter acreditado em mim mais do que eu mesma. Sempre se mostrou aberta a novas idéias e colaborou constantemente na construção desta pesquisa usando sua criatividade para driblarmos cada obstáculo. Sou muito grata pela amizade, suporte e confiança no meu trabalho. Foi minha guia em todo o doutorado.

Ao departamento de Ecologia do Instituto de Biociências, pelo abrigo, em especial à Astrid Kleinert, coordenadora do Programa de Pós-Graduação, pelo constante apoio.

À Capes pela bolsa de estudos concedida em diferentes fases do doutorado, especialmente a bolsa de estágio no exterior (PDEE).

À Jane Memmott, por ter me mostrado o que é ecologia aplicada e pela grande oportunidade de ter me considerado como uma aluna sua. E à valiosa contribuição em ser co-autora de um dos artigos.

Ao Ricardo R. Rodrigues, pelo seu dinamismo em articular conhecimento, pessoas, setor público e privado. E pelo entusiasmo em me motivar a trabalhar com restauração. Agradeço a todos do LERF (Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal-ESALQ) onde aprendi muito, principalmente ao André Nave, Robson Toco e Ana Catarina Jakovac por abrir os caminhos da Fazenda Intermontes.

A CCRG (Companhia de Cimento Ribeirão Grande), pelo apoio logístico, disponibilizando auxiliares de campo e transporte dentro da Fazenda. Em especial ao Eng. Luis Carlos Busato e Biols. Paulo Gobbo e Vitor Faria. Ao Zé Paraná, Marcelo Arruda, Uría D. Proença, Jeremias Cardoso, João Kenned Oliveira, Adriano Rodrigues, José Máximo Bueno, Brás B. Mendes e Renato D. de Lima pela ajuda no campo, e suas histórias do interior sempre com muitas risadas. E muito obrigada ao Pedro Luiz de Queiroz que acompanhou todos os dias de campo e sabia mais do que ninguém a localização de cada planta.

Ao Jean Paul Metzger e Alexandre Martensen “Tank” do LEPAC (Laboratório de Ecologia de Paisagem e Conservação – IB/USP) pela hospedagem na casa de

campo. À Adriana Bueno, quem alternou os campos comigo permitindo o melhor uso da casa.

Aos ajudantes de campo: Mariana Leme, Pedro Queiroz, Mª.Carol Checchia de Inês, Carol Paixão, Sylene Del Carlo, Andrea B. Vosqueritchian, Valéria Braga Franca, Maysa Lima “Mazó”, Juarez. E aos ajudantes de laboratório: Patrícia Gabryela Moreira, Amanda Monteiro, Alexandra Freitas, Fábio Lorenzo e Monique Miyata.

Aos colegas do grupo de pesquisa em interação planta-polinizador: Luciano Lopes, Sylene Del Carlo, Maria Rosa Darrigo, Maria Carolina Checchia de Inês, Juliana Narita e Hipólito Paulino. Um especial agradecimento ao Luciano por todo o suporte mesmo à distância com minhas limitações com os números e pela grande colaboração como co-autor de um dos artigos.

À Isabel S. Alves pelo cuidado com as abelhas, pelo apoio com material de coleta e pela bela amizade.

Aos especialistas que identificaram as espécies cordialmente: Plantas: IB/USP - José Pirani (Sapindaceae), Lúcia Lohmann (Bignoniaceae), Lia Monguillott (Apocynaceae), Lívia Temponi (epífitas), Matheus “Bozo” (Myrtaceae), Leonardo M. Borges (Mimosoidae), e Leandro (Lauraceae). ESALQ - Vinícius Souza (ervas e lianas), Ricardo R. Rodrigues (árvores), Ana Cláudia Pereira de Oliveira e Marcelo Antônio de Pinho Ferreira “Pinus”(árvores). UNICAMP- Prof. João Semir e Leonardo Dias Meireles (Asteraceae), Jorge Tamashiro (ervas e lianas). IBot - Maria das Graças Wanderley (Bromeliaceae), Inês Cordeiro (Euphorbiaceae), Letícia Ribas de Lima (Crotons), João Renato Stehmann (Solanaceae), Silvia Chea (lianas), Maria Cândida Mamede (Malpighiaceae), Marie Sugiyama (Loranthaceae), Gerleni Esteves (Malvaceae), Eduardo Catarino, E.G.Pedro (Melastomataceae). Animais: IB/USP – Isabel Alves do Santos, Sérgio Hilário e Denise Alves (Apoideae), Carlos Nihei (Diptera) e Glauco Machado (Hymenoptera). MZ/USP – Carlos Lamas (Díptera), Beto Brandão e Rogério Rosa da Silva (Formicidae), Carlos Campaner (Coleoptera), Eduardo Fernando dos Santos (Vespoideae). UNICAMP – André Freitas “Baku” e Lucas Kaminski (Lepidoptera), Arício Linhares (Diptera). Universidade Federal do Paraná – Miriam Nunes Morales (Syrphidae), Antônio Aguiar (Apoideae) Marcelo Hermes e Bolívar Garcete (Vespoideae).

Ao Peter Feinsinger, grande mestre que se dedica a real conservação da biodiversidade latino-americana, unindo educação, ciência e descontração. Fonte de inspiração para a contínua luta pela harmonia entre homens e natureza. Por me ensinar a inconstância das coisas, pois cambia todo cambia..

Aos professores Astrid Kleint, Isabel dos Santos e Paulo Inácio Prado, examinadores do exame de qualificação do Mestrado e aos professores Lúcia Lohmann, Vânia Pivello e Roberto Shimizu, examinadores do exame de qualificação do Doutorado pelos valiosos comentários.

Ao Sérgio Rosso pela grande contribuição para o entendimento de análises multidimensionais em tão pouco tempo. Acreditou na idéia e abraçou. E ao George Shepherd pelas valiosas respostas à distância.

À aconchegante C28 e sua community people da Universidade de Bristol: Joanna Brooks, Ruben Heleno, Mariano Devoto, Vanda Miravant, Rachel Gibson, Karen Varnham, Darren Evens, Nic Charlton, Michael Pocock, Paul Craze, Kate Pressland, Beth Atkinson, Ana Fiedler, Nancy Davies, Marcela Beltran e Kate Hansen, por tantas risadas no tea time. Fizeram da minha experiência em Bristol ainda mais prazerosa. Em especial ao Mariano e ao Darren pela ajuda com as análises estatísticas.

À Christine Müller e Christopher Kaiser-Bunbury pela grande abertura inicial e disponibilidade em ajudar com o desenho das redes ecológicas.

Aos Simon Hiscock e Chris Thorogood pela ajuda com os tubos polínicos. Apesar de não ter dado certo, eles foram muito hospitalários e me ofereceram todo o suporte para eu trabalhar no laboratório de Botânica da Universidade de Bristol.

À Dalva Molnár, Bernadete Preto e Socorro do Depto de Ecologia, pelo constante auxílio. Ao Luís, por sempre resolver problemas técnico-eletrônicos. Ao Helder, Érica e Vera da Secretaria de Pós Graduação. E ao Valter por abrir a porta do edifício sempre com sorriso positivo.

À Universidade de Bristol: Charolote e Adrianne, Paul e o scotish da lojinha que foi sempre so gentle with me.

Às disciplinas de campo realizadas, que foi a melhor parte da pós-graduação. A todos os colegas e aos professores por tamanha dedicação e passagem de conhecimento.

À Gabriela Zuquim, por sempre se mostrar de prontidão para me ajudar e me permitir fazer as perguntas mais básicas de estatística. Salvou-me de muito sufoco. Sou muito grata a você, parceira.

Ao Castilho, por ter me ajudado a desenvolver a língua inglesa.

Às conferências da ATBC – Association for Tropical Biology and Conservation - por me conectar com a ecologia tropical mundial.

A Ducke Energy por ter impedido de eu realizar o trabalho em suas áreas cercadas em Rosana o que fez com que meu caminho se desviasse ao sumidouro de Ribeirão Grande e me levasse a Intermontes, onde pude encontrar uma condição única e rara para conduzir pesquisa em ecologia da restauração.

Ao Pontal do Paranapanema por ter me aceito prontamente e por toda a hospitalidade com que fui recebida nas primeiras coletas de campo, especialmente ao pessoal da Estação Ecológica de Cauíá, no Paraná: Terto (Antônio Carlos), Seu Zé Polaca e Carol. E à Mariana Leme que já estava lá comigo.

À Jurema, onde a história de plantar árvores começou: São Carlos, Matinha da Bio, Heliodora, Ubatuba, Sumaré, Iperó. Estudos ecológicos que continuam a ensinar e a inspirar. Ao Dudu Malta, João Godoy, André Junqueira, Thayná Mello, Ricardo Bertoncello, Paulinho Zanin, Marina Almeida, Catarina Jakovac, Kika Braga e Pedro Kawamura. Parceiros da vida com muito benjoim e alfazema.

À querida Xiba, pelas etiquetas dos herbários e por muito mais.

Aos Pioneiros do Assentamento Rural de Sumaré, especialmente ao Fabinho, que é o cara, pelo grande e contínuo aprendizado de parceria. E à família Barbosa que me adotou como parte da família. Sou muito grata à Dona Maria e ao Seu Valter.

Ao Gerec – Grupo de Estudos de Restauração Ecológica do Campus por nunca fazer eu me esquecer da força dos estudantes.

Aos jardineiros do Viveiro de Mudas da USP, especialmente ao Mitica, pelo primeiro contato com berçário de árvores.

Aos companheiros ecólogos Kika, Gabi, Catá, João, Renato, Leda, Paqui, Tank, Thayná, Tessa, Tetê e Berton pelas enriquecedoras conversas. Aprendi mais com vocês do que com livros.

E a cada inseto e flores sacrificados para a realização dessa pesquisa.

GRATIDÃO

Esse é um espaço dedicado à minha gratidão pela vida. Ofereço meus sinceros agradecimentos a muitas pessoas e energias vitais que participaram em diversas fases do processo de doutorado. Existem forças sutis que abrem caminhos, fortificam fraquezas e dão energia em momentos de esgotamento. Não tem como deixar de agradecer.

Plena gratidão aos meus pais. Pelo incansável suporte, fonte eterna de apoio. Ao meu guia, Mouses por me mostrar tanta coragem nos desafios da vida. E à amada Ivany, mãe tão forte que mimava sem deixar de permitir engrandecer.

À Déa e ao meu irmão Aldo, por refletirem tanta luz e por eu poder me espelhar neles com tamanha determinação. Sou grata por toda sua proteção, irmã.

Aos meus avôs, Paren & Regina e Ardo & Leone, ancestrais vivos que me conectam com minha mais pura essência. Aos tios Baza, Vera, Sam, Hebe e Lena e aos queridos primos Carla, Renata, Leco, Thamy, Ara e Jack.

Ao Dave, anjo que encontrei no meu caminho. Pela paciência, pelo carinho e pelos tranqüilos e simples momentos juntos. Sou muito grata a todo seu suave suporte, principalmente nessas últimas fases, me nutrindo para me manter firme. Ao ensinamento de olhar uma pedrinha pequena de cada vez. Às revisões do inglês e à ajuda com a organização de planilhas.

À Xica e à Mila, seres iluminados que vieram cuidar da nossa casa e dar tanta alegria.

Ao querido João, que com muita consciência transcende nossa relação para companheiro da vida. Ensinou-me a como me sentir parte conectada do universo.

À querida amiga Kika, por todos os momentos compartilhados de alegria e de aflição. Nossa amizade é um mutualismo simbiótico.

Às Tetas. que enchem meu peito de inspiração. Mulheres coragem: Tetê, Tessa, Thayná, Tati mãe, Tati tubarão, Mandita, Tininha e Kika. Sem vocês, ser bióloga não teria tanta graça.

À querida Rô, por esses 23 anos de companheirismo.

À família de luz: Alê, Oriz, Xiba e João. A Tekoa Nhandé que é nossa terra prometida. Sou muito agradecida ao nosso encontro, preenchendo minha vida de mais verdade.

À Carla, Daniel, Carla e Lucas por me firmarem no caminho da espiritualidade. Um especial agradecimento à Valéria Sanches que me ajudou na prece de encontrar outra área de estudo.

Às preciosas gentes de Piracicaba por terem me ensinado a magia da música entre amigos. Ao choroso por suavizar a vida na cidade grande. E a todos esses amigos da Bio que celebram a amizade de se estar juntos com tanta alegria, nem que seja no chorume da vida.

À arte terapia e ao acolhimento das flores: Paçoca, Liss, Cris, Tabli, Robertinha, Camila, Carol, Maissá que mantiveram coloridos muitos dias branco e preto da minha vida paulistana.

À Gabi Couto por várias descobertas juntas, como a permacultura há 10 anos.

Aos amigos da vida desde sempre: Rô, Marília, Déa, Ligia, Laura, Jô, Fabi, Carlinha e aos amigos de Ubatuba, onde praticamos a forma mais simples da amizade.

À cidadania planetária da ProScience, como a forma de me colocar no mundo e por manter o sonho da mudança vivo em mim. Grata aos parceiros João e Daniel.

À Artemísia e ao Germinar, e a todos aqueles que transformam um mundo melhor.

Às sagradas rodas de capoeira e aos mestres: Zequinha, Roberval e Laércio e a Jequié por me ensinarem os encantos desse jogo mágico que a gente luta dançando.

À Bristol, por ter sido tão acolhedora em momento de tanto desprendimento, e a todos os amigos que encontrei por lá. À querida companheira Bris. Ao Dave por me mostrar os segredos da ilha misteriosa, à Jô Brooks por me fazer sentir em casa e ao Chad pelas comidas tão familiares.

Ao Guilherme Amaral por me iniciar no caminho da educação ambiental. E à educadora e companheira Carol Paixão.

À grande amiga Silvana Buzato.

A todos os trabalhos que apareceram nos momentos de baixa safra durante esses cinco anos ou mesmo para alimentar a minha alma humana: papagaio em Jacupiranga, Proacc em Sumaré, ProScience, MetaAmbiental, consultorias e quilombolas em Ubatuba. Sem esses trabalhos essa pesquisa não teria sido realizada.

∞

Aos protetores que me oferecem luz e devoção.

Ao Ganesha por abrir meus caminhos e ter me levado além mar.

À Sri Amma e ao Sri Bhagavan, que iluminaram um novo local de pesquisa.

Ao Chandra Lacombe, por ter libertado minha voz.

Ao Domênico Coiro, pela cura.

Ao Rodrigo Farias, por ler as estrelas.

Ao vipassana, por me ajudar a ver a realidade como ela é. Anitsha

À rainha da floresta pela conexão direta com a natureza, vislumbrando com claridade.

À Mata Atlântica por ser a força que me move para seguir em meio a tantos números.

Musa inspiradora que me impulsiona a restaurar áreas degradadas. Ao Rio Ribeira
de Iguape, tão único que encrava a Mata Atlântica e a mantém viva.

À Ubatuba, pelo abrigo, por ter sido sempre o lar e pelos meses de inspiração nesses
últimos momentos de retiro. Ao mar, eterno pai que me protege e me limpa, me
alavanca e dá coragem.

A cada árvore plantada, que mesmo não sendo imprescindível para restauração, restaura a
natureza nos nossos corações.

Ao meu corpo, minha mente e meu espírito, sou grata.

∞

Índice

A tese está separada em capítulos. Cada capítulo, exceto o primeiro que corresponde à introdução geral e o último que compreende a conclusão, é um artigo a ser enviado para publicação. Os apêndices referentes a cada artigo estão anexados junto aos capítulos correspondentes.

Resumo	14
Abstract	16
Capítulo 1	18
Introdução geral	
Objectivo geral	28
Justificativa	29
Contexto	30
Desenho amostral	31
Referências Bibliográficas	35
Capítulo 2	46
Evaluation of Atlantic Rain Forest restoration based on the diversity of species in flower and its life history traits	
Capítulo 3	76
Flower-visitor network: the pros and cons of planting native trees to restore tropical forests	
Capítulo 4	112
Diversidade funcional em áreas de plantio de alta diversidade em floresta tropical	
Capítulo 5	140
Discussão geral e conclusão	

Resumo

A restauração da Mata Atlântica tem sido considerada prioridade nas iniciativas de manutenção da biodiversidade. Adicionalmente, há consenso de que os parâmetros para avaliação da restauração ecológica devem mensurar o retorno de funções ecológicas. O estudo de interações planta-visitante floral pode ser um caminho adequado para avaliar a eficiência das práticas de restauração, visto que estas interações desempenham função crítica na dinâmica e diversidade da comunidade. Variações na diversidade de espécies de plantas e de seus visitantes florais podem alterar a freqüência de interação entre as espécies, definir a estrutura das redes de interação, determinando os níveis de generalização e especialização na comunidade. Neste contexto, a tentativa de restaurar florestas tropicais pela adição de espécies arbóreas pode ter efeitos sobre a estrutura, estabelecimento de grupos funcionais e níveis de generalização na rede de interação entre flores e visitantes florais. O objetivo principal deste trabalho é o de comparar redes de interação planta-visitante floral em florestas tropicais restauradas após 5 anos do plantio das arbóreas, florestas regeneradas naturalmente e remanescentes de floresta atlântica em uma área sob domínio da Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Para atingir esse objetivo, essas florestas foram comparadas quanto suas diversidades estruturais e funcionais em relação aos seguintes aspectos: 1) Riqueza e atributos de história de vida (formas de vida, sistemas sexuais, modos de polinização e de dispersão); 2) redes de interação planta-visitante floral; 3) Grau de generalização e especialização das redes de interação; 4) robustez quanto à perda de espécie em redes de interação, e 5) Formação de grupos funcionais seguindo características florais e de freqüência de visitas. Para cada aspecto avaliamos a contribuição das espécies plantadas. Florestas restauradas tiveram a maior **riqueza de espécies em flor**, porém com menor **similaridade florística** com outras florestas locais. A similaridade em abundâncias relativas de arbustos e lianas com outras categorias de florestas indicou a inclusão de outras formas de vida além de árvores nas florestas restauradas. Porém, a alta abundância relativa de árvores nas florestas regeneradas naturalmente também indicou o potencial de regeneração natural em florestas

degradadas. A maior diversidade de modos de polinização biótica e de dispersão de sementes nas florestas restauradas veio das plantas regenerantes espontaneamente. Não houve diferenças significativas quanto às métricas de **redes de interação flores e visitantes** entre os tratamentos, porém houve uma tendência de maior especialização dessas interações nas florestas nativas e maior robustez à perda de espécies em florestas restauradas. Além disso, plantas regenerantes espontaneamente receberam significantemente mais visitas nas florestas regeneradas naturalmente do que em florestas restauradas, sugerindo que árvores plantadas podem estar reduzindo visitação às flores da vegetação regenerante espontânea, possivelmente competindo por visitantes florais. Em relação à **diversidade funcional**, 21 grupos funcionais baseados em atributos florais foram estabelecidos entre todas as espécies em flor, onde as espécies da floresta restaurada dominaram três grandes grupos e a floresta nativa apresentou representantes distribuídos equitativamente pelos grupos, sem dominância. Pólen foi a variável que mais contribui para diferenciação dos grupos. As espécies plantadas formaram grupos funcionais exclusivos nas florestas restauradas, contribuindo para uma maior diversificação em atributos funcionais florais em tais comunidades, porém não mais do que a diversificação funcional trazida pelas plantas regenerantes espontaneamente. Redes de interação entre grupos funcionais de plantas e categorias taxonômicas de visitantes reforçaram que os visitantes florais parecem não seguir fielmente grupos funcionais por atributos florais. Considerando que as florestas regeneradas naturalmente apresentaram alta abundância relativa de árvores, não apresentaram diferenças significativas quanto às métricas de redes de interação planta-visitantes florais com as florestas restauradas e que a regeneração natural na região estudada ocorre em grande intensidade, sugerimos que seja dada importância relevante às plantas regenerantes espontaneamente em projetos de restauração. Cabe ressaltar que avaliamos restauração após 5 anos da implantação. Assim, todas as conclusões tiradas deste estudo necessitarão ser acompanhada em estudos futuros.

Abstract

Restoration of the Brazilian Atlantic Forest has been considered priority in initiatives to maintain biodiversity. Additionally, there is consensus that the parameters to evaluate restoration should address the return of ecological processes. The study of flower-visitor interactions can be a reasonable way to evaluate restoration practice, considering that these interactions have critical role in the dynamics and diversity of communities. Variations in the diversity of plant species and their flower visitors could modify frequency of interactions between species; define the structure of interaction networks, and determine generalization and specialization levels in the community as well. In this context, the attempt to restore tropical forests by planting native trees can affect the structural and functional diversity and generalization level in flower-visitor networks. The main objective of this research is to compare flower-visitor networks in 5-year-old restored forests, naturally regenerated forests and native forests in an Atlantic Forest domain in southeastern Brazil. We compared these forests in relation to: 1) Richness of species and life history traits (growth form, sexual system, biotic pollination modes and dispersal modes); 2) Flower-visitor networks; 3) Generalization and specialization levels in ecological networks; 4) Robustness to species loss in ecological networks; and 5) Functional groups by floral traits and visitation frequencies of flower visitors. We evaluated the contribution of planted species on each of these aspects. Restored forests had the highest floristic **richness of species in flower**, but little **floristic similarity** with other native local forests. Similarity in the relative abundance of shrubs and lianas among habitat categories indicated the possibility of annexation of other life forms than trees in restored forests. But the presence of high relative abundance of trees in the naturally regenerated forests also indicated the potential of natural regeneration of the degraded forests. Biotic pollination and dispersal modes tended to be more diverse in restored forests, but it comes as a result of the addition of spontaneously regenerated plants to this forest. There were no significant differences in the metrics of **flower-visitor networks** between forest categories, although there was a trend towards high specialization of

interactions between flower and visitors in native forests and high robustness of species loss in restored forests. In addition, spontaneously regenerated plants received significantly more visits in the naturally regenerated forests than in restored forests, suggesting that the planted trees may reduce the visitation to the spontaneously regenerated vegetation, possibly by competing for flower visitors. With regard to **functional diversity**, 21 functional groups based on floral traits were recognized when all species in flower was pooled. Species of restored forests were dispersed mainly among three groups, while species from native forests were spread among all groups with almost the same number of species per group. Pollen was the variable that most contributed for grouping species. Planted trees species formed exclusive functional groups, contributing for higher diversification of floral trait to the community. However, this diversification was not higher than provided by spontaneous regenerated plants. Interaction networks between plant functional groups and taxonomic categories of flower visitors ensured that flower visitors do not seem to follow the grouping formed by floral traits. Considering that naturally regenerated forests had high relative abundance of trees, were not different from restored forests in relation to network metrics and that natural regeneration was intense in the region, we suggest paying relevant attention to spontaneous regenerated plants in restoration projects. We would like to point out that we evaluated five-year-old restored forests and there is still need to track these forests in the future.

Capítulo 1

I - Introdução Geral

“Here is the means to end the great extinction spasm.
The next century will, I believe, be the era of restoration in ecology”
E.O. Wilson (1992)

Os seres humanos estão e sempre estiveram continuamente alterando o meio ambiente, causando mudanças em padrões de distribuição de espécies (Hodkinson & Thompson 1997, Niggemann *et al.* 2009), mesmo que essas mudanças não representem necessariamente impactos negativos nos ecossistemas, ou perdas de biodiversidade (Gómez-Pompa *et al.* 1987, Heckenberger *et al.* 2007, Junqueira *et al.* 2010). Com o aumento da população humana nos últimos séculos aliado à rápida expansão tecnológica, as atividades humanas ampliaram seus efeitos em escala global, desequilibrando ciclos biogeoquímicos (ciclos de água e carbono, por exemplo), alterando estrutura e composição de comunidades ecológicas e causando perdas consideráveis de biodiversidade (Hooper *et al.* 2005). Alterações em condições abióticas podem levar a alterações em processos ecossistêmicos e consequente alteração na riqueza de espécies (Loreau 1998a, Enquist & Nicklaus 2001), bem como modificações na biodiversidade podem também afetar propriedades do ecossistema (Tilman *et al.* 1997 a/b, Chapin III *et al.* 2000). Um ecossistema é considerado degradado após sofrer um distúrbio de magnitude suficiente capaz de afetar sua estabilidade, perdendo sua capacidade dinâmica intrínseca de retornar a qualquer estado de equilíbrio (Gunderson 2000).

A alteração e perda de habitat nas escalas locais e regionais têm sido consideradas uma das principais causas de mudanças na biodiversidade, acarretando em perda e substituição de espécies e modificações no funcionamento de ecossistemas (Vitousek *et al.* 1997, Chapin III *et al.* 2000, Loreau *et al.* 2001, Lopes et. al. 2009). Os seres humanos transformaram 40 a 50% da superfície de terra (excluindo as geleiras) em áreas agrícolas

ou urbanas, incluindo áreas que não foram impactadas diretamente, mas que foram fragmentadas pela ação antrópica de áreas adjacentes (Vitousek *et al.* 1997).

As florestas tropicais são ecossistemas que abrigam máxima biodiversidade, correspondendo a 75 por cento de toda a produtividade primária vegetal, contendo 15 dos 25 hotspots de biodiversidade do planeta (Myers *et al.* 2000, Bawa *et al.* 2004). Por serem consideradas hotspots de biodiversidade os ecossistemas tropicais comportam altos índices de endemismos e estão altamente ameaçados, (Myers *et al.* 2000, Brooks *et al.* 2002, Bawa *et al.* 2004). Desde 1960, com a rápida expansão agrícola a maioria das florestas tropicais foi destruída. Durante as duas primeiras décadas, o desflorestamento foi realizado primordialmente por fazendeiros de pequeno porte, incentivados pelo governo especialmente em países do Sudoeste da Ásia e América Latina (Rudel *et al.* 2009). Com a globalização e urbanização crescentes nos anos 80, os agentes do desmatamento ocuparam grandes áreas, enfraquecendo a forte relação entre os habitantes locais e às florestas (Rudel *et al.* 2009). As florestas tropicais continuam a sofrer vasta mudança de cobertura vegetal pela contínua taxa de desflorestamento (Sala *et al.* 2000, Brooks *et al.* 2002, Mayaux *et al.* 2005), levando à extrema fragmentação, isolamento de habitat, aumento do efeito de bordas e redução de área de remanescentes de vegetação nativa (Fisher & Lindenmayer 2007, Metzger 2009, Tabarelli *et al.* 2010).

Ainda em relação às florestas tropicais, atualmente pesquisadores têm defendido que tais ecossistemas foram historicamente ocupados e modificados por populações humanas (Wiersum 1997, Noble & Dirzo 1997, Balée 2006, Heckenberger *et al.* 2007). Alguns autores têm sugerido inclusive que algumas características estruturais de muitas florestas atuais - distribuição e composição de espécies vegetais e coexistência entre espécies cultivadas e não cultivadas, Rival 1998, Warner 2001, Fraser & Clement 2008, Junqueira *et al.* 2010 - são produto de intervenções humanas, devido ao intenso manejo para garantir a disponibilidade contínua dos recursos naturais de interesse (Adams 1994, Lunt & Spooner 2005). Há ainda quem defenda que florestas tropicais úmidas tiveram sua cobertura vegetal adensada graças à ação humana, através da redução das populações de grandes herbívoros, que mantinham as florestas em estado semi-aberto (Schulte 1992 *apud* Adams 1994).

Dentre as florestas tropicais, a Mata Atlântica é considerada um dos 25 hotspots de biodiversidade comportando cerca de 8000 espécies endêmicas (Myers *et al.* 2000), sendo que 92% de sua área está localizada no Brasil (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE 2001). Por ter ocupado cerca de 1.5 milhões de km² no território brasileiro, abrangendo latitudes de 4 a 32° sul e altitudes que atingem desde o nível do mar até 2900m (Tabarelli *et al.* 2005), a Mata Atlântica é formada por uma extensa variedade de ambientes o que a torna extremamente heterogênea na sua composição. Atualmente ela é formada por paisagens de florestas secundárias altamente fragmentadas, com predominância de fragmentos pequenos (<50ha) e restando apenas 11% da sua cobertura original (Ribeiro *et al.* 2009). Esse bioma tem longo histórico de desmatamento (Dean 1995) e mais de 70 por cento da população brasileira (cerca de 120 milhões de pessoas) ocupa vastas áreas deste Bioma (Metzger 2009). A exploração se iniciou no período da colonização no século 16 com a extração do pau-brasil (*Caesalpina echinata*), seguido pelo cultivo da cana-de-açúcar e que é intensamente praticada até hoje em áreas antes ocupadas pela Mata Atlântica, incluindo as áreas em que a ocupação se deu pelo cultivo de café nos séculos 19 e 20. Este último foi a base da economia brasileira entremeada por contínua extensão de aberturas de pasto, urbanização e plantações de *Eucalyptus* (Dean 1995).

Não restam dúvidas de que a Mata Atlântica está desaparecendo e necessita urgentemente de ações para sua conservação. Apesar das crescentes iniciativas para tal nos últimos 20 anos, estas ainda parecem ser insuficientes para garantir a conservação da biodiversidade deste bioma (Tabarelli *et al.* 2010). Tão importante quanto sua conservação, tanto de florestas ombrófilas *strictu sensu* como outras formações vegetais como a restinga e os campos de altitude (Scarano 2009), a restauração da Mata Atlântica é atualmente considerada prioridade nas iniciativas de garantir sua biodiversidade (Rodrigues *et al.* 2009). A Mata Atlântica é o bioma que possui o maior número de iniciativas para ser restaurada no Brasil (Wuethrich 2007, Rodrigues *et al.* 2009), por ser o mais ameaçado e por concentrar o grande pólo econômico do país. Sua restauração, porém é um grande desafio, justamente devido à alta heterogeneidade e complexidade biológica e cultural.

* ∞ *

A preocupação com estas drásticas modificações na biodiversidade motivou o desenvolvimento, nos últimos trinta anos, de duas linhas de pesquisas complementares – a

conservação biológica e a restauração ecológica. Resumidamente, a conservação biológica procura compreender os sistemas biológicos, a fim de manter sua diversidade em áreas alteradas pelo homem (Meffe *et al.* 2006). A restauração ecológica procura intencionalmente alterar uma área degradada a fim de reestabelecer atributos de estrutura e função de um dado ecossistema, incrementando sua biodiversidade (Young 2000, Fiedler & Groom 2006). A ecologia da restauração é um importante componente da “transdisciplinaridade” da biologia da conservação (Meffe & Carroll 1997), sendo considerada uma nova estratégia para a manutenção da biodiversidade (Jordan *et al.* 1988) e da integridade de ecossistemas (Cairns & Heckman 1996).

Segundo a Sociedade de Restauração Ecológica (SER) a “restauração de áreas degradadas é uma atividade intencional que inicia ou acelera a recuperação de um ecossistema com relação a sua saúde, integridade e sustentabilidade” (Clewel & McDonald 2009). A restauração ecológica é a prática da ciência associada ao empirismo e é realizada há séculos por diversas atividades humanas que se propõem a melhorar a saúde dos ecossistemas. Porém, foi apenas nos últimos 20 anos que a ecologia da restauração se tornou uma forte área de pesquisa acadêmica (Young *et al.* 2005). Essa nova disciplina tem sido considerada um teste para teorias ecológicas na prática (Bradshaw 1983) e mais do que isso, uma ferramenta para se prever resultados para restauração e para garantir a sustentabilidade dos ecossistemas restaurados (Choi 2007). Um projeto de restauração deve ter definido previamente os objetivos e a escala espaço-temporal da área alvo a ser restaurada, levando em consideração a paisagem na qual está inserida e o histórico de degradação (Pickett *et al.* 2001). Choi (2007) propõe que haja uma mudança no paradigma da ecologia da restauração, da orientação voltada ao passado para uma orientação da restauração para o futuro. Na verdade, a ecologia da restauração se trata de uma atividade contemporânea, que acompanha as mudanças do ambiente restaurado no momento.

A restauração é em essência nada mais que a conscientização da influência humana nos ecossistemas e a tentativa de compensar tal influência para que as paisagens naturais possam ser conservadas (Jordan 1991). Reconhecer a influência humana e suas mudanças causadas nos sistemas naturais acaba por dirigir tais mudanças a fim de manter os processos ecológicos. A restauração ecológica é essencial para a sobrevivência mútua entre homens e a natureza (Cairns 2002).

Dentre as práticas adotadas para recuperar habitat degradados, é possível distinguir alguns tipos de intervenção em função do estado de degradação da área a ser restaurada e da quantidade de investimentos (Chazdon 2008). Estas práticas podem estabelecer desde medidas que conduzem a regeneração natural até manejo de espécies (p.e. remoção de espécies invasoras) (Clewel & McDonald 2009), incluindo o plantio total de espécies nativas (Parker 1997, Primack & Massardo 2001, Engle & Parrotta 2003, Rodrigues et. al. 2009, Reis *et al.* 2003). Os modelos usuais de recuperação de florestas enfatizam predominantemente o plantio de espécies arbóreas segundo modelos de sucessão ecológica como o uso de grupos funcionais distintos, como por exemplo, os de pioneiras e não pioneiras (Keddy 1992, Fox & Brown 1995, Pickett *et al.* 2001, Souza & Batista 2004, Ribeiro et al. 2009). Plantio de árvores nativas é a prática mais adotada para restaurar paisagens tropicais degradadas (Lamb *et al.* 2005, Chazdon 2008), porém poucos estudos têm verificado as consequências ecológicas desses plantios na comunidade nativa (Leopold *et al.* 2001, Cummings & Reid 2008, Liu *et al.* 2008, Nicolas *et al.* 2009).

A teoria de sucessão ecológica é relevante para projetos de restauração, pois auxilia a prever, aperfeiçoar e substituir dinâmicas de vegetação naturais (Parker 1997, Pickett *et al.* 2001), principalmente os modelos de restauração aplicados para recompor ecossistemas florestais (Parker 1997, Young 2000). Apesar de restauração não ser equivalente à sucessão, os modelos de sucessão ecológica foram desenvolvidos em diferentes escalas espaciais e temporais e consequentemente para diferentes tipos de dinâmicas. Assim, restauração pode ser avaliada perante aos processos de sucessão ecológica (Pickett *et al.* 2001).

O conceito clássico de sucessão considera que este é um evento determinístico, inferindo que os ecossistemas se desenvolvem em direção a um clímax final em equilíbrio (Clements 1916, Pickett *et al.* 2009). Baseado nesse conceito a ecologia da restauração, recém consolidada na década de 80, era conduzida seguindo aspectos apenas de estrutura e composição de espécies de comunidades vegetais tendo-se os remanescentes de vegetação nativa como referência (Rodrigues & Gandolfi 2004). Por outro lado, o atual paradigma da ecologia (Pickett *et al.* 1992, Wallington *et al.* 2005) define ecossistemas naturais como sistemas complexos, não lineares, abertos e sucessão ecológica como um processo estocástico que aceita diversos clímaces no mesmo ambiente, reconhecendo a

regra do distúrbio no funcionamento destes sistemas (Mesquita *et al.* 2001). Esse modelo considera que ecossistemas podem ocorrer em diversos estados alternos de equilíbrio reconhecendo que os processos dinâmicos de um ambiente degradado são diferentes daqueles de áreas nativas de referência e que a trajetória de recuperação será provavelmente diferente da de degradação (Suding *et al.* 2004). Nessa perspectiva os eventos externos, como a chegada de novos propágulos ou distúrbios, são considerados muitas vezes mais importantes para a regeneração natural do que os próprios processos internos (Palmer *et al.* 1997, Mesquita *et al.* 2001).

A intervenção humana para restaurar um sistema se faz necessária quando este está em nível de degradação incapaz de ser revertido naturalmente (Bradshaw 1984, Gunderson 2000). A identificação de quais são os limiares que estão dificultando a regeneração natural dos ecossistemas degradados é essencial inclusive para prevenir futuras perturbações (Bestelmeyer 2006, Hobbs 2007). O conceito de resiliência ecológica presume a existência de múltiplos estados de estabilidade e a tolerância a perturbações que levam a transições entre esses estados estáveis (Gunderson 2000). Esse modelo de múltiplos estados de estabilidade de ecossistemas explica porque alguns sistemas degradados são resilientes a esforços para restauração tradicional, levando a outro estado degradado mesmo após o manejo (Suding *et al.* 2004). Existem exemplos de restauração de áreas degradadas nos quais as áreas somente passaram de um estado degradado para outro, sem poder ser restaurado para a condição inicial anterior ao distúrbio, mesmo havendo restabelecendo de condições físicas ou de regimes de distúrbios naturais (Suding *et al.* 2004).

Nesse contexto, considerando que a restauração de uma área degradada é um processo dinâmico capaz de seguir diferentes trajetórias (Pickett *et al.* 2001), o maior desafio da restauração ecológica é atingir um alvo em movimento. O monitoramento da comunidade vegetal é necessário, porém não o suficiente para prever sucesso da restauração devendo incluir indicadores funcionais de processos ecológicos que refletem mudanças ecossistêmicas (Herrick *et al.* 2006). Além do incremento em biodiversidade, existe uma grande aceitação de que restauração ecológica também promove serviços ecossistêmicos (Aronson *et al.* 2007, Chazdon 2008), como suprimento de água, estoque

de carbono, fertilidade de solo, fonte de polinizadores e/ou novas áreas de lazer e contemplação.

Em uma recente revisão, Benayas e colaboradores (2009) avaliaram 89 projetos de restauração ao redor do mundo com diferentes técnicas, no qual áreas restauradas foram comparadas ao habitat degradado, geralmente representado como o ponto inicial do projeto de restauração, e/ou com áreas referência, não sujeitas à degradação e por vezes representadas como o sistema alvo a ser restaurado. De um modo geral, eles comentam que a restauração ecológica aumenta a provisão da biodiversidade e de serviços ecossistêmicos quando comparadas com os ambientes degradados, principalmente em ecossistemas tropicais terrestres. Além disso, esse estudo mostrou que biodiversidade e serviços ecossistêmicos estão positivamente correlacionados tanto nas comparações de áreas restauradas com ambientes degradados, como com áreas de referência.

A restauração da Mata Atlântica também foi avaliada historicamente e Rodrigues e colaboradores (2009) encontraram que muitas experiências passadas, baseadas em modelos obsoletos de restauração, não foram vitoriosas em formar uma floresta que se sustente. Por outro lado, projetos de restauração de alta diversidade se mostraram mais adequados, porém o sucesso destes projetos depende do método de implantação e da paisagem no qual a área a ser restaurada está inserida. A grande maioria das avaliações de restauração monitora aspectos estruturais da comunidade vegetal como estrutura, densidade, recrutamento e biomassa (Souza & Batista 2004, Melo & Durigan 2007, Simões & Marques 2007). Poucos estudos tentaram ilustrar os processos ecológicos de projetos de restauração de Mata Atlântica (Reis *et al.* 2000, Barbosa & Pizo 2006), e mais raro ainda são os que procuraram avaliar como tais processos alteram aspectos funcionais de comunidades (Sidiq *et al.* 2007).

Há consenso de que parâmetros de avaliação da restauração ecológica devem focar no retorno de processos e funções ecológicas (Palmer *et al.* 1997), uma vez que restabelecer todas as espécies nativas da comunidade dificilmente seria possível. Essa mudança de paradigma oferece à ecologia da restauração uma nova meta a ser atingida, de que são os processos ecológicos que levam à auto-sustentabilidade do ecossistema que devem ser restaurados, e não mais a estrutura de uma comunidade clímax pré-estabelecida (Parker & Pickett 1997, Jentsch 2007).

Interações entre espécies são elementos funcionais na organização de comunidades biológicas, por expressarem em conjunto relações entre espécies na comunidade (Jordano *et al.* 2003). A mudança das interações à medida que alteramos as dinâmicas espaciais de ecossistemas tem importantes efeitos imediatos para conservação da biodiversidade (Thompson 1997). Assim, para restaurar comunidades biológicas é necessário considerar as interações bióticas entre organismos da comunidade (D'Antonio & Chambers 2006).

Pesquisas utilizando redes ecológicas são um modo para buscar o entendimento sobre a importância da biodiversidade para funções ecossistêmicas. Assim, o estudo de redes ecológicas parece um caminho adequado para avaliar a eficiência das práticas de restauração (Forup *et al.* 2008, Henson *et al.* 2009, Dixon 2009). Dentre as várias interações interespecíficas que constituem as redes ecológicas, a interação planta-polinizador desempenha função crítica na dinâmica e diversidade da comunidade (Memmott 1999), atuando sob a reprodução das plantas e história de vida dos animais (Jordano *et al.* 2003). A grande maioria das plantas necessita de um vasto número de polinizadores para sua reprodução, assim como a maioria dos polinizadores visitam um grande número de flores, fazendo com que estejam conectados em uma complexa rede de interações. Polinizadores possuem o potencial para alterar a estrutura de comunidades vegetais, comprometendo indiretamente propriedades do ecossistema (Lundberg & Moberg 2003). Variações na composição de espécies de plantas e de polinizadores na comunidade poderiam alterar a freqüência de interação entre estes, sendo a avaliação da distribuição de freqüências de interação entre as espécies úteis para definir os níveis de generalização e especialização neste sistema (Kay & Schemske 2004). Visto que redes de visitação de flores e redes de transporte de pólen estão positivamente associadas (Alarcon 2010) e que estudos de redes de planta-polinizador raramente avaliam polinização legítima, usamos visitação floral como uma aproximação da função ecológica de polinização. Além disso, visitantes florais que tocam estruturas reprodutivas de flores possuem o potencial para realizar a dispersão de grãos de pólen.

Adicionalmente, diversidade funcional é considerada o componente da biodiversidade mais relevante ao funcionamento de ecossistemas (Tilman *et al.* 1997b/2001, Naeem and Wright 2003, Hooper *et al.* 2005). Além disso, espécies de plantas e de visitantes florais poderiam ser agrupadas por suas características morfológicas

e/ou comportamentais em grupos funcionais, a fim de verificar como variações na diversidade funcional alteram a dinâmica e persistência da interação na comunidade (Fontaine *et al.* 2006). Nos sistemas cujos eventos estocásticos dirigem mais fortemente o recrutamento de plantas, talvez as comunidades devessem ser avaliadas através de processos funcionais, seguindo uma visão baseada em guildas (Keddy 1992, Fox & Brown 1995). A restauração funcional de um ecossistema requer o retorno dos links essenciais relacionados à estrutura das redes ecológicas (Palmer *et al.* 1997), particularmente dos grupos funcionais necessários para o funcionamento de processos vitais como o da interação entre plantas e seus visitantes florais.

Muitos estudos procuraram avaliar o impacto de espécies invasoras na interação planta-animal (Lopezaraiza *et al.* 2007, Aizen *et al.* 2008, Bartomeus *et al.* 2008, Carvalheiro *et al.* 2008), havendo ainda tentativas recentes de se avaliar tais interações no contexto da restauração (Forup & Memmott 2005, Watts & Didham 2006, Albrecht *et al.* 2007, Forup *et al.* 2008, Watts *et al.* 2008, Henson *et al.* 2009, Kaiser-Bunbury *et al.* 2009). Albrecht e colaboradores (2007) estudaram redes tróficas de parasitóides em campos suíços para avaliar restauração de pradarias comparando-as com áreas agrícolas adjacentes. Neste estudo, eles detectaram um aumento significativo em riqueza e do número de grupos funcionais que compõem as redes, assim como incremento na diversidade de interações das redes nas áreas restauradas. Em outros dois estudos, pesquisadores mostraram que a taxa de re-colonização de comunidades de invertebrados é bem rápida em áreas experimentais restauradas cujo foco foi a recomposição da comunidade vegetal (Watts & Didham 2006, Watts *et al.* 2008). Os mesmo autores verificaram o retorno de uma espécie herbívora de borboleta e dos danos causados em uma espécie nativa das áreas úmidas na Nova Zelândia, avaliando o rápido retorno da interação planta-herbívoro (Watts & Didham 2006). Em outro estudo, Henson e colegas (2009) verificaram em redes tripartidas compostas por plantas, abelhas polinizadoras do gênero *Bombus* e os parasitóides e parasitas destas abelhas em ecossistemas de altitude (“heathlands”) restaurados na Inglaterra que apesar da comunidade vegetal ter se restabelecido nas áreas restauradas, o grau de parasitismo foi significativamente menor nas áreas restauradas em comparação com áreas de referência. A maioria destes estudos verificou que, apesar de diferenças na composição de espécies da comunidade vegetal nas áreas restauradas

comparadas com áreas de referência ou em estado degradado anterior à restauração, diferenças ocorrem em relação a processos funcionais entre as áreas.

Com a preocupação com a crise mundial da polinização, cercas vivas e áreas marginais de estradas adjacentes a áreas agrícolas têm sido restauradas com o intuito de promover aumento de habitat para polinizadores, especialmente abelhas. Pradarias marginais de estradas restauradas comportaram maior abundância e número de espécies de abelhas do que áreas não restauradas (Hopwood 2008). No mesmo sentido, dunas restauradas na Europa Central provaram serem eficientes quanto ao retorno de abelhas nativas polinizadores para sua vegetação nativa (Exeler *et al.* 2009). Apesar dessas iniciativas, poucos estudos têm focado no retorno de redes completas de interação plantas e polinizadores. A primeira tentativa de usar interação entre plantas e polinizadores para comparação de áreas restauradas com áreas de referência foi o trabalho de Forup & Memmott (2005), em pradarias (“meadows”) na Inglaterra. Usando redes de visitação e de transporte de pólen eles detectaram o retorno desta função ecológica nas áreas restauradas, onde tanto comunidades de plantas como de polinizadores foram restabelecidas. Apesar de apresentar diversidade estrutural (riqueza) diferente das áreas referência, as redes de interação, tanto de visitação como de pólen, das áreas restauradas eram tão conectadas quanto às das áreas de referência. Em estudo mais recente, os mesmos autores (Forup *et al.* 2008) encontraram significativa redução na complexidade das redes de interação planta-polinizador nos mesmos ecossistemas restaurados estudados por K. Henson e colaboradores (2009) (denominados “heathlands”), em comparação com áreas de referência. Além disso, detectaram uma tendência de maior suscetibilidade às extinções locais nas áreas restauradas. Para finalizar, até o momento há um único trabalho que avalia redes de polinização em ecossistemas tropicais restaurados (Kaiser-Bunbury *et al.* 2009). Em um estudo nas Ilhas Maurício, Kaiser-Bunbury e colegas compararam comunidades de plantas e seus polinizadores em florestas manejadas com a remoção de espécies invasoras com florestas não manejadas. Eles verificaram aumento significativo no número e abundância de espécies de polinizadores nas áreas manejadas em comparação com as áreas não manejadas, porém a estrutura das redes de interação continuou similar.

Nesse cenário global, é possível notar a completa ausência de estudos de interação planta-animal em áreas restauradas tropicais sob técnicas de plantio de árvores nativas.

Portanto, o presente estudo vem a contribuir para uma maior compreensão sobre o quanto a restauração florestal praticada na Mata Atlântica afeta redes de interação planta-visitante floral, no intuito de discutir efeitos deste método de restauração na diversidade estrutural e funcional das comunidades.

II - Objetivo geral

O objetivo geral desta tese é o de comparar a interação entre flores e visitantes florais em áreas de floresta restaurada com as áreas de floresta regenerada naturalmente e florestas nativas, a fim de avaliar como este processo se restabelece em áreas restauradas. Para isso, descrevemos quantitativamente as redes de interação flor-visitante em cada uma das fisionomias vegetais citadas a fim de verificar se a restauração de habitat promove o retorno de redes bióticas. No **capítulo 2** caracterizamos a composição e diversidade florística de espécies em flor em cada uma das fisionomias supracitadas, utilizando curvas de dominância, análise de similaridade florística e parâmetros de história de vida das espécies a fim de avaliar a influência do plantio de árvores nativas como técnica de restauração na diversidade local. Os parâmetros de história de vida das espécies avaliados foram: forma de vida, sistema sexual, modo de polinização e modo de dispersão de sementes. No **capítulo 3** avaliamos se a rede de interação plantas-visitantes florais se modifica como consequência da restauração de habitat, acessando os níveis de generalização e especialização das comunidades de plantas e seus visitantes florais nas três fisionomias vegetais. Neste mesmo capítulo, verificamos o impacto das árvores nativas plantadas na visitação floral das plantas regenerantes espontaneamente e testamos a robustez à perda de espécies de cada rede de interação. No **capítulo 4**, analisamos a comunidade sob o ponto de vista da estrutura de grupos funcionais baseado nos atributos florais e de visitantes florais e as diferenças na estruturação destes grupos entre estas florestas, discutindo a importância de grupos funcionais na estruturação das redes de interação entre flores e seus visitantes. O **capítulo 5** finaliza a tese, ressaltando os pontos oriundos dos 3 capítulos anteriores.

III – Justificativa

Atualmente, esforços para restauração têm focado no restabelecimento das condições que impulsionam os processos de sucessão ecológica guiados pelo retorno das comunidades bióticas para garantir o retorno de funções ecológicas. Restauração ecológica leva tempo, o investimento é alto para sua implantação e monitoramento e seu sucesso é geralmente difícil de ser avaliado (Parker 1997). A avaliação de florestas submetidas a processos de restauração é essencial para melhoramento de técnicas de restauração, especialmente em ecossistemas tropicais e subtropicais onde a alta biodiversidade e complexidade de interações entre organismos tornam a restauração um desafio. Freqüentemente, assume-se que em restauração de habitat, quando a comunidade vegetal retorna ao ambiente degradado presume-se que processos ecológicos voltarão automaticamente. Porém, poucos estudos se atentaram a verificar tal retorno. Redes de interação entre plantas e visitantes florais permitem comparações entre áreas de referência e áreas degradadas para se testar esta hipótese.

Visto que a distribuição das interações plantas-visitantes florais na comunidade pode afetar propriedades emergentes tais como estabilidade e resiliência (Kay & Schemske 2004), este estudo visa fornecer os parâmetros necessários para avaliar o retorno destas interações em área submetida à restauração bem como servir como indicador da estabilidade e sustentabilidade desta. Considerando que não existe pesquisa sobre interações entre plantas e visitantes florais em florestas tropicais restauradas, o presente trabalho procura colaborar com o entendimento do papel da diversidade de espécies vegetais e das interações plantas-visitantes florais no contexto da restauração ecológica tropical. Muitas práticas de manejo despendem muito investimento para conservação e/ou restauração da biodiversidade sem avaliar seus impactos na comunidade. Esse trabalho propiciará uma nova reflexão sobre o impacto da prática de plantio de árvores nativas na interação planta-visitante floral, nos aspectos de diversidade estrutural e funcional. Além disso, através da comparação dos padrões das redes de interações plantas-visitantes florais entre florestas regeneradas naturalmente, florestas restauradas e florestas nativas, este estudo contribui fornecendo dados empíricos que poderão ser

utilizados para discussão teórica da organização de redes tróficas em sistemas mutualistas (Memmott 1999, Jordano *et al.* 2003).

IV – Contexto

Área de estudo - O estudo foi desenvolvido na Fazenda Intermontes ($24^{\circ}12'44''S/48^{\circ}26'14''W$, ca. de 340 ha), situada na Serra de Paranapiacaba, sul do Estado de São Paulo (Figura 1). Nesta área a altitude varia de 800 a 1000 m, a temperatura média anual de 18 - 22°C e a precipitação média anual de 1100 - 1500 mm (Busato *et al.* 2007). Sob estas condições de clima e relevo, a vegetação predominante é classificada como Floresta Baixa Montana Semidecídua, uma das formações do bioma da Mata Atlântica (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Como em toda a Mata Atlântica, a paisagem de Ribeirão Grande é altamente fragmentada e constituída predominantemente de fragmentos florestais menores do que 50 ha (Martensen 2008). Especificamente a Fazenda Intermontes está inserida em uma paisagem cuja cobertura florestal é maior do que a média do município, com cerca de 20 a 30 % de cobertura florestal (Martensen 2008), por se encontrar muito próxima ao Parque Estadual de Intervales. Nessa região, pela alta concentração de calcário, existem mineradoras na região e a restauração de habitat é geralmente financiada por estas companhias como forma de compensação ambiental pela degradação ambiental que elas causam.

A maior parte da vegetação original da Fazenda Intermontes sofreu corte raso e queimadas para a exploração de madeira e palmito, produção de carvão sendo que sua atividade principal foi a agropecuária, restando apenas três remanescentes florestais que compõem a reserva legal da fazenda. Esses fragmentos florestais possuem nível médio de degradação, como corte seletivo de árvores e extração de plantas ornamentais (Busato *et al.* 2007). Em 2001, como medida compensatória pelo desmatamento oriundo da ampliação de uma mina de calcário, a mineradora Companhia de Cimento Ribeirão Grande (CCRG) comprou a fazenda de 337 ha e iniciou o projeto de restauração. As primeiras etapas do projeto consistiram na retirada do gado e proteção das áreas de pastagem contra incêndios. Nesta fase, foram feitos os primeiros plantios de espécies arbóreas nativas em áreas de pastos visando à restauração florestal de cerca de 100 ha.

Somente parte da área de pastagem teve plantio de espécies nativas, enquanto que outras permaneceram sob condições de regeneração natural. Assim, como resultado do programa de restauração da Fazenda Intermontes, as florestas regeneradas naturalmente e as florestas restauradas têm a mesma idade e mesmo histórico de uso.

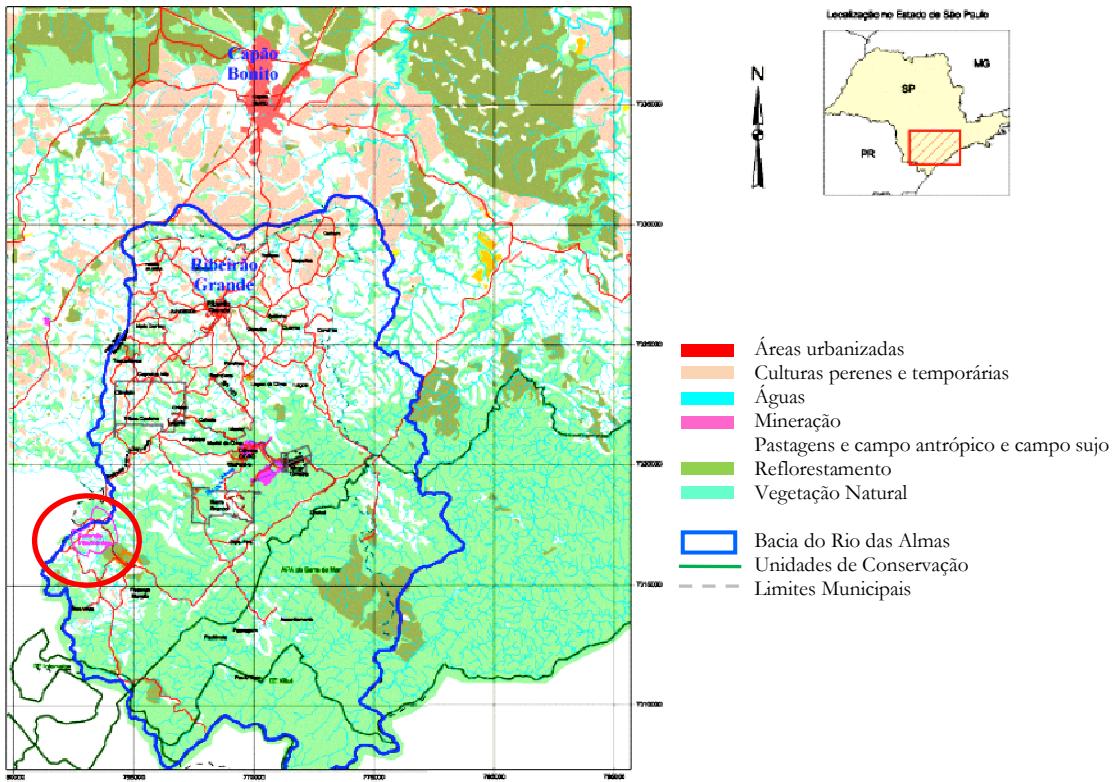


Figura 1. Localização do Município de Ribeirão Grande no Estado de São Paulo e mapa do uso de terra na região. Destaque circulado em vermelho para a Fazenda Intermontes (modificado de Nave, 2005).

V – Desenho Amostral

Utilizamos três fisionomias vegetais como a base do desenho experimental desse estudo: florestas regeneradas naturalmente (Reg), florestas restauradas (Res) e remanescentes de florestas nativas (Nat), sendo que cada categoria teve três áreas distintas e independentes entre si, podendo ser consideradas réplicas, totalizando nove áreas (Figura 2). A distância de cada área entre si variou de 400 a 1700 metros. Em cada uma das nove áreas foram estabelecidas sete parcelas de 100m², distantes 20m entre si, visando

contemplar a heterogeneidade de cada área e amostrar o maior número de espécies em flor. As florestas regeneradas naturalmente constituíram as áreas controle, isentas de técnicas de restauração, e as florestas nativas como a áreas de referências para as áreas em recuperação (Figura 3). No inverno, uma das áreas de floresta regenerada foi queimada devido a um incêndio accidental, acarretando em amostragem de apenas duas réplicas por fisionomia vegetal nesta estação para manter o esforço amostral total entre tratamentos. Na estação seguinte, a área queimada foi substituída por outra de mesma idade e uso e novamente três áreas de cada tratamento foram amostrados.

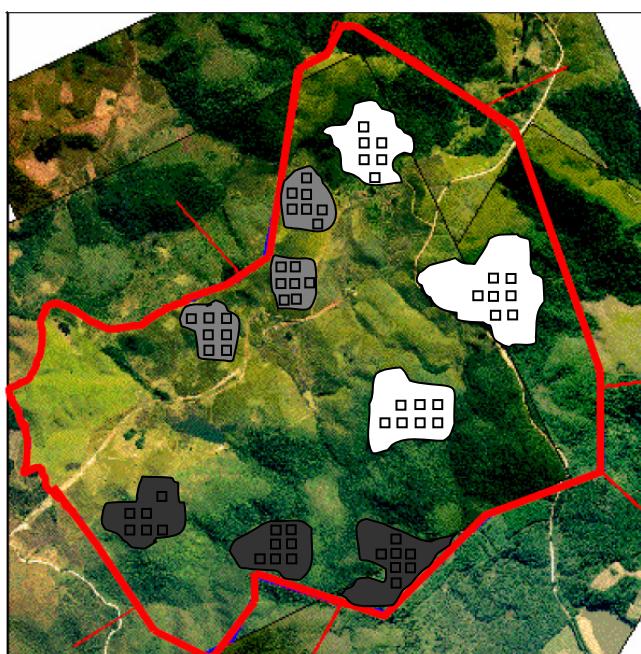


Figura 2. Área de estudo e esboço do desenho amostral. Três áreas independentes de todas as fisionomias vegetais foram amostradas quatro vezes ao longo do ano. Os quadrados menores em cada área representam as sete parcelas. Em cinza escuro estão representadas as florestas regeneradas naturalmente, em cinza claro as florestas restauradas e em branco as florestas nativas.

Devido a razões práticas, disposição dos tratamentos e das áreas não pôde ser aleatória. Freqüentemente, programas de restauração em larga escala sempre procuram minimizar gastos e encontrar formas práticas para implementar a restauração. Os pastos de difícil acesso foram deixados para serem regenerados naturalmente enquanto que as áreas mais próximas às estradas foram usadas para o plantio de árvores nativas.

O programa de restauração da Fazenda Intermontes foi realizado pelo Laboratório de Restauração Florestal da Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz, USP e teve como objetivo a restauração da biodiversidade com o estabelecimento de processos

ecológicos estruturais e funcionais nas áreas restauradas (Busato *et al.* 2007). O modelo de restauração empregado nas áreas restauradas foi baseado no uso de grupos funcionais de espécies pioneiros e não pioneiros na proporção de 1:1, nas quais foram plantadas 116 espécies arbóreas nativas (Nave & Rodrigues 2007), segundo o requisitado pela legislação vigente que exige no mínimo o plantio de 80 espécies arbóreas nativas (Resolução SMA-21 de 21 de novembro de 2001; Rodrigues *et al.* 2009). As mudas de espécies nativas foram plantadas dispostas de modo intercalado em linhas de preenchimento (espécies pioneiros e secundárias iniciais de rápido crescimento) e linhas de diversidade (espécies secundárias tardias e climáticas) distantes a 3 metros entre linhas e 2 metros entre mudas. Existe grande interesse em se plantar apenas espécies nativas que ocorrem na região, mas há grande dificuldade de encontrar mudas disponíveis em viveiros regionais. Foi o caso da Fazenda Intermontes, onde mesmo nativas da Mata Atlântica 14% das espécies plantadas não eram nativas da formação florestal que encobre a região sudeste do Estado de São Paulo (SMA 2004). A lista de espécies arbóreas plantadas está no Anexo 1 do Capítulo 3.



A



B



C

Figura 3. Imagens das fisionomias vegetais estudadas: A – Florestas regeneradas naturalmente, B – Florestas Restauradas e C – Florestas Nativas.

Amostragem – A amostragem das espécies vegetais em flor e de seus visitantes florais foi realizada em quatro viagens ao longo de 2006 que duravam de 10 a 15 dias, a fim de amostrar as espécies nas quatro estações do ano – verão (fevereiro e março), outono (junho), inverno (agosto) e primavera (outubro e novembro). Em cada uma das sete parcelas de cada área foram registradas todas as espécies vegetais em flor, independente de sua forma de vida (herbáceas, lianas, arbustos, epífitas e arbóreas) e tiveram o número de suas flores estimado. Material testemunho de cada espécie foi coletado para identificação da espécie por especialistas e flores de todas as espécies foram

coletadas e fixadas em álcool 70% para amostragem da morfologia floral. O material coletado está depositado nos Herbários da Universidade de São Paulo e na Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz. Posteriormente, quatro das sete parcelas foram selecionadas para a realização do censo dos visitantes florais diurnos, sendo que a seleção das parcelas foi feita sob o critério de maior riqueza de espécies em flor. Os censos foram realizados por observação direta e ocorreram entre as 09h00 e 18h30, sendo utilizado um dia para amostragem de cada área, apenas em dias ensolarados e com ventos moderados, não sendo realizada a amostragem em dias chuvosos. Foram consideradas apenas visitas em que o visitante floral tocou estruturas reprodutivas e sempre que possível os insetos foram coletados. Maior detalhamento da amostragem está descrito especificamente nos capítulos a seguir.

VI - Referências bibliográficas

- ADAMS, C. 1994. As florestas virgens manejadas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Antropologia* 10: 3– 20.
- AIZEN, M.A., MORALES, C.L. & MORALES, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *Plos Biology* 6:396-403.
- ALARCON, R. 2010. Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos* 119:35-44.
- ALBRECHT, M., DUELLI, O.M., SCHMID, B. & MÜLLER, C. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* 76:1015-1025.
- ARONSON, J., MILTON, S.J. & BLIGNAUT, J. 2007. *Restoring natural capital: science, business and practice*. Island Press, Washington, DC.
- BALÉE, W. 2006. The Research Program of Historical Ecology. *Annual Review of Anthropology* 35:1– 24.
- BARBOSA, K.C. & PIZO, M.A. 2006. Seed rain and seed limitation in a planted gallery forest in Brazil. *Restoration Ecology* 14:504-515.

- BARTOMEUS, I., VILÀ, M. & SANTAMRÍA, L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia* 115:761-770.
- BAWA, K.S., KRESS, W.J., NADKARNI, N.M. & LELE, S. 2004. Beyond Paradise – meeting challenges in tropical biology in the 21st century. *Biotropica* 36:437-446.
- BENAYAS, J.M.R, NEWTON, A.C., DIAZ, A. & BULLOCK, J.M. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A Meta-analysis. *Science* 325:1121-1124.
- BESTELMEYER, B.T. 2006. Threshold concepts and their use in rangeland management and restoration: the good, the bad and the insidious. *Restoration Ecology* 14: 325-329.
- BRADSHAW, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 20: 1-17.
- BRADSHAW, A.D. 1984. Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning* 11:35-48.
- BROOKS, T.M., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B., RYLANDS, A.B., KONSTANT, W.R., FLICK, P., PILGRIM, J., OLDFIELD, S., MAGIN, G. & HILTON-TAYLOR, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16:909-923.
- BUSATO, L.C, GOBBO, P.R.S., NAVÉ, A.G. & RODRIGUES, R.R. 2007. Intermontes Project in the context of Brazilian field works and researches on restoration. Em: *High diversity forest restoration in degraded areas: methods and projects in Brazil* (eds. R.R Rodrigues, S.V. Martins & S.Gandolfi), pp.223-245, Nova Science Publishers, Inc. New York.
- CAIRNS, J. & HECKMAN, J.R. 1996. Restoration ecology: the state of emerging field. *Annual Review of Energy and Environment* 21:167-189.
- CAIRNS, J. 2002. Rationale for restoration. In: *Handbook of ecological restoration: volume 1. Principles of restoration.* (eds. M.R.Perrow & A.J. Davy), Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- CARVALHEIRO, L.G., BARBOSA, E.R.M. & MEMMOTT, J. 2008. Pollinator networks alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1419-1427.

- CHAPIN III, F.S., ZAVALETA, E.S., EVINER, V.T, NAYLOR, R.L., VITOUSEK, P.M., REYNOLDS, H.L., HOOPER, D.U., LAVOREL, S., SALA, O.E., HOBBIE, S.E., MACK, M.C. & DÍAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 495: 234-242.
- CHAZDON, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.
- CHOI, Y.D. 2007. Restoration ecology to the future: a call for new paradigm. *Restoration Ecology* 15:351-353.
- CLEMENTS, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution Publication 42, Washington, DC.
- CLEWELL, A. & MCDONALD, T. 2009. Relevance of natural recovery to ecological restoration. *Ecological Restoration* 27:122-124.
- CUMMINGS, J. & REID, N. 2008. Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodiversity and Conservation* 17:1187-1211.
- D'ANTONIO, C.M. & CHAMBERS, J. 2006. Using ecological theory to manage or restore ecosystems affected by invasive plant species. In: *Foundations of Restoration Ecology*. (eds. D., Falk, M. Palmer & J. Zedler). Island Press, Covelo, CA.
- DEAN, W. 1995. *With broadax and firebrand. The destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. University of California Press, Berkeley.
- DIXON, K.W. 2009. Pollination and Restoration. *Science* 325: 571-572
- ENGLE, V.L. & PARROTTA, J.A. 2003. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. (eds. P.Y. Kageyama, R.E. Oliveira, L.F.D., Moraes, V.L. Engel & F.B. Gandara), pp 01-26, Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais, Botucatu, SP.
- ENQUIST, B.J. & NICKLAUS, J. 2001. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* 410:655-660.
- EXELER, N., KRATOCHWIL, A. & HOCHKIRCH, A. 2009. Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. *Journal of Applied Ecology* 46:1097-1105.

- FIEDLER, P.L. & GROOM, M.J. 2006. Restoration of damaged ecosystem and endangered populations. In: *Principles of Conservation Biology*. (eds. M.J. Groom, G.K. Meffe & C.R. Carroll), pp 553-590, Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- FISCHER, J., LINDENMAYER, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16, 265–280.
- FONTAINE, C., DAJOZ, I. MERIGUET, J. & LOREAU, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PloS Biology* 4: 129-135.
- FORUP, M.L. & MEMMOTT, J. 2005. The restoration of plant-pollinator interactions in hay meadows. *Restoration Ecology* 13: 265-274.
- FORUP, M.L., HENSON, K.S.E, CRAZE, P.G. & MEMMOTT, J. 2008. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology* 45: 742-752.
- FOX, B.J. & BROWN, J.H. 1995. Reaffirming the validity of the assembly rule for functional groups or guilds: a reply to Wilson. *Oikos* 73:125-132.
- FRASER, J. A. & CLEMENT, J. 2008. Dark Earths and manioc cultivation in Central Amazonia: a window on pre-Colombian agricultural systems? *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Humanas* 3:175– 194.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA E INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). 2001. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica e ecossistemas associados no período de 1995–2000*. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo e INPE, São José dos Campos, Brasil.
- GOMEZ- POMPA A., FLORES J.S. & SOSA, V. 1987. The ‘pet- kot’: a man- made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12:10– 15.
- GUNDERSON, L.H. 2000. Ecological resilience – in theory and applications. *Annual Review of Ecology and Systematic* 31:425-439.
- HECKENBERGER, M.J., RUSSELL, J.C., TONEY, J.R. & SCHMIDT, M.J. 2007. The legacy of cultural landscapes in the Brazilian Amazon: implications for biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Series Biological Sciences* 362:197– 208.

- HENSON, K.E., CRAZE, P.G. & MEMMOTT, J. 2009. The restoration of parasites, parasitoids and pathogens to heathland communities. *Ecology* 90: 1840-1851.
- HERRICK, J.E., SHUMAN, G.E., RANGO, A. 2006. Monitoring ecological processes for restoration projects. *Journal of Nature Conservation* 14:161-171.
- HOBBS, R.J. 2007. Setting effective and realistic restorations goals: key directions for research. *Restoration Ecology* 15:354-357.
- HODKINSON, D.J., THOMPSON, K., 1997. Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology* 34:1484–1496.
- HOOPER, D.U., CHAPIN III, F.S., EWEL, J.J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., LAWTON, J.H., LODGE, D.M., LOREAU, M., NAEEM, S., SCHMID, B., SETÄLÄ, H., SYMSTAD, A.J., VANDERMEER, J. & WARDLE, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- HOPWOOD, J.L. 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation* 141:2632-2640.
- JENTSCH, A. 2007. The challenge to restore processes in face of nonlinear dynamics – on the crucial role of disturbance regimes. *Restoration Ecology* 15:334-339.
- JORDAN, W.R., PETERS, R.L. & ALLEN, E.B. 1988. Ecological restoration as a strategy for conserving biological diversity. *Environmental Management* 12:55–72.
- JORDAN, W. R. 1991. A new paradigm. *Restoration Management Notes* 9:64–65.
- JORDANO, P., BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- JUNQUEIRA, A.B, SHEPARD JR., G.H. & CLEMENT, C.R. 2010. Secondary forests on anthropogenic soils in Brazilian Amazonia conserve agrobiodiversity. *Biodiversity and Conservation* 19:1933-1961.
- KAISER-BUNBURY, C.N., MEMMOTT, J. & MULLER, C. 2009. Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 241-254.
- KAY, K.M. & SCHEMSKE, D.W. 2004. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. *Ecology* 85: 875-878.

- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules – 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- LAMB, D., ERSKINE, P.D. & PARROTA, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- LEOPOLD, A.C., ANDRUS, R., FINKELDEY, A. & KNOWLES, D. 2001. Attempting restoration of wet tropical forests in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 142:243–249.
- LIU, M.H., CHEN, X.Y., ZHANG, X. & SHEN, D.W. 2008. A population genetic evaluation of ecological restoration with the case study on *Cyclobalanopsis myrsinaefolia* (Fagaceae). *Plant Ecology* 197:31-41.
- LOPES, A.V., GIRAO, L.C., SANTOS, B.A., PERES, C.A., TABARELLI, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142:1154-1165.
- LOPEZARAIZA-MIKEL, M.E., HAYES, R.B., WHALLEY, M.R. & MEMMOTT, J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10: 539-550.
- LOREAU, M. 1998a. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 95:5632-5636.
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSSON, J., GRIME, J.P., HECTOR, A., HOOPER, D.U., HUSTON, M.A., RAFFAELLI, D., SCMID, B., TILMAN, D. & WARDLE, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- LUNDBERG, J. & MOBERG, F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6: 87–98.
- LUNT, I.D. & SPOONER, P.G. 2005. Using historical ecology to understand patterns of biodiversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Biogeography* 32:1859–1873.
- MARTENSEN, A.C. 2008. Conservação de aves de sub-bosque em paisagens: importância da cobertura e da configuração do habitat. Dissertação de Mestrado, Depto. Ecologia, Instituto de Biociências, USP, São Paulo.

- MAYAUX, P., HOLMGREN, P., ACHARD, F., EVA, H., STIBIG, H.J. & BRANTHOMME, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990's and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Series Biological Sciences* 360:373-384.
- MEFFE, G.K. & CARROLL, C.R. 1997. *Principles of Conservation Biology*. 2nd Edition. Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- MEFFE, G.K., CAROLL, C.R. & GROOM, M.J. 2006. What is conservation biology? In: *Principles of Conservation Biology*. (eds. M.J. Groom, G.K. Meffe, C.R. Carroll), pp 3-25, Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- MELO, A.C.G. & DURIGAN, G. 2007. Evolução estrutural de reflorestamentos de restauração de matas ciliares no médio Vale do Paranapanema. *Scientia Florestalis* 73:101-111.
- MEMMOTT, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.
- MESQUITA, R.C.G., ICKLES, K., GANADE, G. & WILLIAMSON, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528-537.
- METZGER, J.P. 2009. Editorial Conservation issues in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142:1138–1140.
- MYERS, N., MITTERNEIER, R., MITTERNEIER, C. G., DA FONSECA, C. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- NAEEM, S. & WRIGHT, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567–579.
- NAVE, A. 2005. Banco de sementes autóctone e alóctone, resgate de plantas e plantio de vegetação nativa na Fazenda Intermontes, Município de Ribeirão Grande, SP. Tese de doutorado, Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz, USP, Piracicaba.
- NAVE, A. & RODRIGUES, R.R. 2007. Combination of species into filling and diversity groups as forest restoration methodology. Em: *High diversity forest restoration in degraded areas: methods and projects in Brazil* (eds. R.R Rodrigues, S.V. Martins & S.Gandolfi), pp.103-126, Nova Science Publishers, Inc. New York.

- NICOLAS, V., BARRIÈRE, P., TAPIERO, A. & COLYN, M. 2009. Shrew species diversity and abundance in Ziama Biosphere Reserve, Guinea: comparison among primary forest, degraded forest and restoration plots. *Biodiversity and Conservation* 18:2043-2061.
- NIGGEMANN, M., JETZKOWITZ, J., BRUNZEL, S., WICHMANN, M.C. & BIALOZYT, R.. 2009. Distribution patterns of plants explained by human movement behavior. *Ecological Modeling* 220: 1339-1346.
- NOBLE, I.R. & DIRZO, R. 1997. Forests as Human– Dominated Ecosystems. *Science* 277:522-525.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- PALMER, M.A., AMBROSE, R.F. & POFF, N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5: 291-300.
- PARKER, V.T. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* 5: 301-306.
- PARKER, V.T. & PICKETT, S.T.A. 1997. Restoration as an ecosystem process: implications on the modern ecological paradigm. In: *Restoration Ecology a sustainable development*. (eds. K.M. Urbanska, N.R. Webb & P.J. Edwards), pp17-32, Cambridge University Press, Cambrige.
- PICKETT, S.T.A, PARKER, V.T. & FIEDLER, L. 1992. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. In: *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation and management*. (eds. L. Fiedler & S.K. Jain), pp65-68, Chapman and Hall, New York.
- PICKETT, S.T.A, CADENASSO, M.L. & BARTHA, S. 2001. Implication from the Buell-Small succession study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4: 41-52.
- PICKETT, S.T.A, CADENASSO, M.L. & MEINERS, S.J. 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Applied Vegetation Science* 12:9-21.

PRIMACK, P. & MASSARDO, F. 2001. Restauración ecológica. In: *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas* (eds. R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsiger, R. Dirzo & F. Massarado), pp 559-582, Fondo de Cultura Económica, México.

REIS, A., BECHARA, F.C., ESPONDOLA, M.B., VIEIRA, N.K. & SOUZA, L.L. 2003. Restauração de áreas degradadas: a nucleação como base para incrementar os processos sucessionais. *Natureza & Conservação* 1:28-36., 85-92.

RIBEIRO, M.C., METZGER, J.P., MARTENSEN, A.C., PONZONI, F.J. & HIROTA, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.

RIVAL, L. 1998. Domestication as a Historical and Symbolic Process: Wild gardens and cultivated Forests in the Ecuadorian Amazon. In: *Advances in Historical Ecology* (ed. W. Balée) pp 232– 250, Columbia University Press, New York

RODRIGUES, R.R. & GANDOLFI, S. 2004. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. In: *Matas ciliares: conservação e recuperação*. (eds. R.R. Rodrigues, R.R. & H.F. Leitão-Filho), pp235–248, Editora da Universidade de São Paulo, Fapesp, São Paulo.

RODRIGUES, R.R., LIMA, R.A.F., GANDOLFI, S. & NAVÉ A.G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1242-1251.

RUDEL, T.K., DEFRIES, R., ASNER, G.P. & LAURANCE, W. 2009. Changing drives of deforestation and new opportunities for conservation. *Conservation Biology* 23:1396-1405.

SALA, O.E., CHAPIM III, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMAND, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L.M., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M. & WALL, D. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

SCARANO, F.R. 2009. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation* 142:1201–1208.

- SCHULE, W. 1992. Vegetation, megaherbivores, man and climate in the Quaternary and the genesis of closed forests. In: *Tropical forests in transition* (ed. J.G. Goldammer), pp 45– 76, Basel, Birkhauser Verlag.
- SIDIQUE, I., ENGEL, V.L., PARROTTA, J.A., LAMB, D., NARDOTO, G.B., OMETTO, J.P.H.B, MARTINELLI, L.A. & SCHMIDT, S. 2007. Dominance of legume tress alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. *Biogeochemistry* 88:89-101.
- SIMÕES, C.G. & MARQUES, M.C.M. 2007. The role of sprouts in the restoration of Atlantic Rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology* 15:53-59.
- SMA. 2004. *Recuperação Florestal: da muda à floresta*. Secretaria do Meio Ambiente, Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo.
- SOUZA, F.M. & BATISTA, J.L.F. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forest in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management*: 191: 185-200.
- SUDING, K.N., GROSS, K.L. & HOUSEMAN, R. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19:46-53.
- TABARELLI, M., PINTO, L.P., SILVA, J.M.C., HIROTA, M. & BEDÊ, L.C. 2005. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 19:695-700.
- TABARELLI, M., AGUIAR, A.V., RIBEIRO, M.C., METZGER, J.P. & PERES, C.A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation in press*.
- THOMPSON, J.N. 1997. Conserving interaction biodiversity. In: *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. (eds. S.T.A. Pickett, R.S. Ostfeld, M. Shachak & G.E. Likens), pp. 285-293. Chapman & Hall, New York.
- TILMAN, D., LEHMAN, C.L. & THOMSON, K.T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* (USA) 94: 1857–1861.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M. & SIEMANN. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.

- TILMAN, D., REICH, P.B., KNOPS, J., WEDIN, D., MIELKE, T. & LEHMAN, C.L. 2001b. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843–845.
- VITOUSEK, P.M., MOONEY, H.A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- WALLINGTON, T.J., HOBBS, R.J. & MOORE, S.A. 2005. Implications f current ecological thinking for biodiversity conservation: a review of the salient issues. *Ecology and Society* 10:15.
- WARNER, K. 2001. Shifting cultivators: Local technical knowledge and natural resource management in the humid tropics. *FAO*, Roma. 85 p.
- WATTS, C.H. & DIDHAM, R.K. 2006. Rapid recovery of an insect-plant interaction following habitat loss and experimental wetland restoration. *Oecologia* 148:61-69.
- WATTS, C.H., CLARKSON, B.R. & DIDHAM, R.K. 2008. Rapid beetle community convergence following experimental habitat restoration in a mined peat bog. *Biological Conservation* 141:568-579.
- WIERSUM, K.F. 1997. Indigenous exploitation and management of tropical forest resources: an evolutionary continuum in forest– people interactions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 63: 1– 16.
- WUETHRICH, B. 2007. Reconstructing Brazil's Atlantic Rainforests. *Science* 315:1070-1072.
- WILSON, E.O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press, USA.
- YOUNG, T.P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-8.
- YOUNG, T.P., PETERSEN, D.A. & CLARY, J.J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.

Capítulo 2

Evaluation of Atlantic rain forest restoration based on the diversity of species in flower and its life history traits

ABSTRACT

The practice of planting trees has been employed to restore degraded forests around the world since short-term results show it speeds up richness and forest architecture. Although there is the concern to plant high species diversity as a way to guarantee the restoration of a variety of ecological processes, there is lack of information of the community profile after a time related to the invasion of other life forms and its reproductive traits, which are clues of the forest ability to self-maintain. By census of species in flower, we compared naturally regenerated forests and restored forests by native tree plantings, both five-year-old. Local native Atlantic rainforest was taken as reference community to evaluate whether the practice of planting trees could facilitate the occurrence of species rich functional communities. Restored forests had the highest floristic richness of species in flower, but little floristic similarity with other native local forests. Similarity in the relative abundance of shrubs and lianas among habitat categories indicated the possibility of annexation of other life forms than trees in restored forests. But the presence of high relative abundance of trees in the naturally regenerated forests also indicated the potential of natural regeneration of the degraded forests. Abundance of *Bacharis* and *Croton* species were responsible for the high relative abundance of dioecious and monoecious species in naturally regenerated forests, respectively. Biotic pollination and dispersal modes had a trend to be more diverse in restored forests, but it comes as a result of the addition of spontaneously regenerated plants to this forest. Our results suggest that planting trees can facilitate the occurrence of species rich functional communities at early succession phases. However, low floristic convergence of restored communities with other local forests, the importance of spontaneously regenerated plants to enhance the richness and functional groups of restored communities and the ability of Atlantic rainforest to regenerate naturally suggest that enrichment after removal of perturbation could be an alternative route to restore the Atlantic Forest.

Key words: dominance-diversity curves; forest regeneration; life-history traits; restoration ecology; richness; succession; tropical forest.

INTRODUCTION

The practice of planting trees is of particular interest to expand forest and to promote the conservation of biodiversity (Chazdon 2008, Rodrigues *et al.* 2009) due to the reduction of coverage and connectivity of native forests (Ribeiro *et al.* 2009, Tabarelli *et al.* 2010). This practice has been employed to restore degraded forests around the world (Lamb *et al.* 2005, Chazdon 2008, Rodrigues *et al.* 2009), and it has been done with the underlying rationale of catalyzing natural succession (Parker 1997, Pickett *et al.* 2001). Considering the ability of tropical forests to regenerate naturally in short-term (Letcher & Chazdon 2009), only the enrichment with species unlikely to colonize abandoned pastures is also considered an alternative (Martínez-Garza & Howe 2003, Sampaio *et al.* 2007). Despite the unquestionable need of information to guide restoration programs, groundwork on the effectiveness of biodiversity recovery under different vegetation establishment remains relatively unknown (Souza & Batista 2004, Munro *et al.* 2009, Lindenmayer *et al.* 2010).

Measures of richness and abundance of species are frequently compared between sites (Whittaker 1977, Letcher & Chazdon 2009). Basically, these information have been used to guide conservation and management in a way to protect overall biodiversity (Myers *et al.* 2000, Barlow *et al.* 2007, Fonseca *et al.* 2009). Analyses of community can also be done using life-history traits (Brown 1992, Lavorel *et al.* 1997, Aubin *et al.* 2009, Lopes *et al.* 2009). Overlapping information on species abundance and life history traits provide more comprehensive information of key factors structuring communities, because functional role of a given species associated with the ability of a community to sustain ecological processes could be recognized (Chazdon *et al.* 2003, Mayfield *et al.* 2005). Considering that life-history traits can influence the chances of species to settle under a given environment, the interpretation of the rank-abundance curves plus life-history traits in areas subjected to the forest restoration can provide important clues of each species or traits we should manage to reestablish the forest environment close to the reference sites.

Two paradigms highlight attempts to clarify patterns of the distribution and abundance of species in space and time: niche-based equilibrium theory and neutral theory

(Tilman 1982, Hubbell 2001). Niche-based equilibrium theory states that deterministic processes imposed by specific attributes of species in relation to their surrounding environment govern species dynamics (Tilman 1982). Neutral theory states that stochastic events and historical contingencies determine community assemblage (Hubbell 2001). Considering that both niche and neutral processes might operate in any community (Gravel *et al.* 2006, Norden *et al.* 2009), evaluation of the relative importance of these processes in determining community assembly has critical consequences for conservation and restoration of species rich functional communities in human disturbed areas (Chazdon 2008, Norden *et al.* 2009). In case niche process has higher relative importance to community reassembly than neutral process, it would be expected to find convergence in structure and species composition among sites under locally similar condition after disturbance. On the other hand, chances of convergence in structure and species composition will be a rare event. Relative importance of one process over other might change as the physical stability of a primary sere increase.

In this paper we report the results of a survey of species in flower to compare naturally regenerated forests and restored forests by native tree plantings, both five-year-old. Local native Atlantic rainforest was taken as reference community to evaluate whether the practice of planting trees could facilitate the occurrence of species rich functional communities. By the comparison of species in flower and life-history traits within and between treatments, evaluation of the outcome of vegetation establishment techniques will be considered under the light of the community assembly paradigms. If the practice of planting trees catalyzes natural succession and facilitates the entrance of spontaneously regenerated plants in the community, we expect restored forests to contain higher number of species in flower and more diverse life history traits than naturally regenerated forests. Additionally, we expect the practice of planting trees reduces within floristic dissimilarities in the assemblage of community at the initial stages of succession, making it easy to govern trajectories of restored forests and convergence with local reference community.

MATERIALS AND METHODS

STUDY SITE — Atlantic rainforests in Brazil have been cut and burned for wood production and cattle rearing and only c. 11% of the native forest currently remains (Dean 1995, Ribeiro *et al.* 2009). In São Paulo State, as a way to compensate environmental damage, companies have planted regional native tree species to recuperate forest. At the site studied, the Ciment Ribeirão Grande Mining Company bought a 337 ha farm in São Paulo State to carried out a project of forest restoration (Intermontes Farm, 24°12'44"S/48°26'14"W). In 2000, it was started the removal of cattle and fire protection of pastures. One year later (2001/2002), native tree species from Southeastern Brazilian Atlantic rainforest were planted in some pastures while others were left to regenerate naturally. As consequence, we were able to find replicates for naturally regenerated and restored forests by planting trees of similar ages and with similar land use histories. In the restored forests, native trees were planted in the proportion of pioneer: non-pioneer species in the ratio 1:1, using 116 tree species (Brazilian policy states that at least 80 species must be used in restoration program, Rodrigues *et al.* 2009). Additionally, in the farm was also able to find some native small forest remnant with medium level of degradation due to logging and harvesting of ornamental plants (Busato *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2009). These local native forest remnants were used as reference community.

We used the three habitat categories as the basis of our study design: naturally regenerated forests (Reg), restored forests (Res) and native forests (Nat), in which there are three sites. The distance among sites varied from 400 m to 1700 m. In each site, seven plots of 10 X 10 m, at least 20 m apart, were chosen haphazardly. Due to practical constraints a randomized block design could not be used because pastures distant from the main road were left to regenerate naturally, whereas those closer to the main road were used for tree planting. Although sites within treatments were spatially grouped in the farm, patterns of similarity among species assemblage were independent of spatial distance among sites (Mantel partial test: $r = 0.71$, $p = 0.003$).

Field trip campaigns of 10 to 15 days were made during summer (Feb.-Mar.), autumn (June), winter (Aug.) and spring (Oct.-Nov.) 2006 to sample plots within habitat categories (7 plots 100 m² per site). In order to keep similar sample efforts within season

and among treatments, two sites of each treatment were sampled in the winter as a consequence of a fire in one of the naturally regenerated forest. In the following season, other site of the same age and history replaced the burnt site and we sampled again three sites per habitat categories. As we are not interested in temporal variation along year, censuses were pooled among season to run the analysis.

SPECIES IN FLOWER AND LIFE-HISTORY TRAITS SURVEYS — In each plot per site, we recorded species in flower and their abundance. Plant species identity was checked by taxonomists (see acknowledgements). Our filter to survey plant species excluded individuals not in flower because it was our intention to work with species able to survive plus reproduce after the initial harsh conditions and that would contribute to the production of newborns. Additionally, we would like to understand the relative importance of planted trees as food resources to pollinators and seed dispersal agents as well as its relative contribution to the profile of community related to other life-history traits when compared to the other habitat categories.

Based on field observation, species were classified in one of the following growth forms: tree, shrub, liana, herb, epiphyte (Bell & Bryan 1991) and sexual systems: hermaphrodite, monoecious, or dioecious (Bawa *et al.* 1985a). We are aware that detailed studies on breeding system can rearrange the position of some species related to its sexual system (Webb 1999). Classification of species in biotic pollination modes was based on field observation of floral visitors and floral traits (Faegri & Van der Pijl 1979). Based on fruit or seed traits, species were classified in seed dispersal modes (Howe & Westley 1988).

DATA ANALYSES — Considering the 21 plots sampled in each site within the habitat categories and pooled the data by season, we constructed rarefaction curves to compare the number of plant species in flower among treatments (Gotteli & Colwell 2001). We used the software EstimateS (Colwell 2006) to compute sample-based rarefaction curves scaled by number of individuals in each treatment. We also calculated the 95% confidence interval curves for each treatment using analytical formulas of Colwell *et al.* (2004). Identification of patterns of dominance of species and comparison of species abundance distribution among treatments were made by plotting the log-transformed values of species abundance vs.

species rank abundance in each treatment (Feinsinger 2001). In order to evaluate the similarity of species in flower within and among habitat categories, we used the Chao-Jaccard abundance based estimator because it accounts for the effect of unseen species, which is a common effect in tropical forests because of the rarity of species (Chao *et al.* 2005). Additionally, we checked for difference of life-history traits distribution and relative abundance among habitat categories using Chi-square test and Kruskal Wallis test, respectively (Zar 1998). We also checked for differences in the same parameters between planted trees and spontaneously regenerated plants in restored forest.

RESULTS

Overall 188 plant species in flower was found at the habitat categories sampled at the Intermontes Farm (61 species in the Reg, 85 species in the Res and 73 species in the Nat). From 116 native tree planted in 2001/2002, 23 species were in flower after five years, which represents c. 30% of community in flower sampled in the restored sites (see Appendix). Sampled-based species rarefaction curves showed that restored forests had the highest number of species in flower among the treatments, and its number was different of naturally regenerated forests but not of the native forests (Figure 1; Table 1).

Comparison of total species in flower indicated high convergence on floristic assemblages within habitat categories, but not among them (Figure 2A). No plant species in flower was common to all habitat categories (Appendix). Values of similarity of total species in flower within habitat categories were the same for naturally regenerated forests and native forests (around 60%) than to the restored forest (around 75%). Five-year-old habitat categories were more similar between them in total species in flower than each of them with local native forests. Naturally regenerated pastures and restored sites had in common 22 species (12% of all species). Two of these species, *Schinus terebinthifolia* (Anacardiaceae) and *Solanum granulosoleprosum* (Solanaceae), were planted in the 2001/2002 (Appendix). Some planted species of tree are common to the regional pool of species, i.e. *Croton urucurana* (Euphorbiaceae), and the local congeneric species that grows in the naturally regenerated forests was *Croton celtidifolius* (Euphorbiaceae). There were four plant species (2% of all species) in common between naturally regenerated forests and native

forests and no species in common between the restored sites and native forests. Tree species were more important to the floristic convergence within naturally regenerated and restored forests (Figure 2B), and non-trees had this role to the native forests (Figure 2C). Comparison of the values of standard deviation in total plants, trees and non-trees in flower between 5-year-old habitat categories indicated a trend that tree species in flower had a high relative importance to overall non- convergence between these forest categories than non-trees (Figure 2).

The distribution of abundances of species in flower was more similar between naturally regenerated forests and the native forests than restored forests (Figure 3). Eight and five species had their relative abundance plotted from -1.0 to -1.5 in the regenerated and native forests respectively, while 4 species had their relative abundance plotted from -0.5 to -1.5 in the restored forest. One dominant species was a planted tree species in the restored forests, and trees and non-trees shared the first positions in all forests. Most species in flower had low abundance (below -1.5) with almost unbroken distribution among them. In the restored forest, the majority of planted species was from -2.0 to -2.5 and placed among the most abundant species in the community. Examples of dominant species were: tree species *Baccharis semiserrata* (Asteraceae) and *Croton celtidifolius* (Euphorbiaceae) in naturally regenerated forests, *Cuphea calophylla* (Lythraceae) and a *Solanum granulosoleprosum* (Solanaceae), a planted tree, in the restored forests, and the shrubs *Psychotria suterella* and *Rudgea jasminioides* (Rubiaceae) in native forests.

The distribution of relative abundance of life-history traits varied among habitat categories: growth form ($X^2 = 588.21$, d.f. = 8, p = 0.00, Figure 4A); sexual systems ($X^2 = 163.81$, d.f. = 4, p = 0.00, Figure 4B); biotic pollination modes ($X^2 = 215.43$, d.f. = 2, p = 0.00, Figure 4C); and dispersal modes ($X^2 = 44.28$, d.f. = 4, p = 0.00, Figure 4D). Relative abundance of herb was higher in naturally regenerated forest (30%) and restored forests (58%) than in native forest (2%) (KW test = 7.2, d.f. = 2, p = 0.027, Figure 4A). Relative abundance of trees was marginally significant higher in naturally regenerated and restored forest than native forest (KW test = 5.6, d.f. = 2, p = 0.06). Epiphytes were present only in the native forests. Relative abundance of hermaphrodite species in flower was higher in native forests (90%) and restored forests (84%) than in naturally regenerated forests (50%) (KW test = 7.2, d.f. = 2, p = 0.027, Figure 4B). Plants of *Baccharis* species are responsible

for the higher relative importance of dioecious species in naturally regenerated forests than in restored and native forests (KW test = 7.2, d.f. = 2, p = 0.027, Appendix). Insect pollination mode was overwhelmingly the most common pollination mode in all forest categories, but vertebrate pollination with 33% of representative had high importance also in the native forests (KW test = 6.54, d.f. = 2, p = 0.038, Figure 4C). Dispersal modes were similar among forest categories, except for the occurrence of species sharing abiotic and biotic ways of dispersal in restored forest (KW test = 5.91, d.f. = 2, p = 0.052, Figure 4D).

In the restored forests, spontaneous regenerated plants contributed more to the diversification of life history traits than planted trees: growth form ($X^2 = 499.49$, d.f. = 3, p = 0.00, Figure 5A); sexual systems ($X^2 = 30.75$, d.f. = 2, p = 0.00, Figure 5B); biotic pollination modes ($X^2 = 6.6$, d.f. = 1, p = 0.01) and also with differences among pollinator groups ($X^2 = 22.76$, d.f. = 5, p = 0.00, Figure 5C); and dispersal modes ($X^2 = 236.73$, d.f. = 2, p = 0.00, Figure 5D). As an example, except for bat, all biotic pollination modes were represented in spontaneously regenerated plants in flower, while bee, butterfly and bat were the pollination mode represented in planted tree species (Figure 5C). Spontaneously regenerated plants had also a very important contribution to the annexation of biotic seed dispersal mode in the restored areas (Figure 5D).

DISCUSSION

Our results show that plant communities in naturally regenerated forests, restored forests and native forests have differences in richness, floristic composition and abundance of life-history traits. At first, restored forests could be viewed as contained the highest species richness, supporting the idea that planting trees increases biodiversity (Benayas *et al.* 2009, Rodrigues *et al.* 2009). However, there is no difference in the number of species in flower between restored and native forests as well as naturally regenerated and native forests. Additionally, difference in the number of species in flower between restored and naturally regenerated forests are related to the addition of planted trees, since the number of spontaneously regenerated species is the same (Reg = 61, Res = 62). Annexation of high number of species other than planted trees show that facilitation process could be

operating among species in restored areas. It might be possible that at this age, restored areas have the role of sink habitat to species from their neighborhood.

The mean value of similarity plus the variation within sites show that structural processes of forests are more similar between naturally regenerated and native forests than restored forests. High mean values of similarity within sites plus high dominance of four species at the restored forests show a trend of homogenization of forests subject to tree plantation, and little abundance of rare species is the responsible for its high values of diversity. So, despite planting trees to restore tropical forests seemed to increase alpha diversity, this technique indicated to transform an early-stage successional forest in a more homogenous habitat when compared to naturally regenerated forests. Habitat homogenization is expected to be a major threat to biodiversity, endangering the rare species, often habitat-specific, even though in some cases, alpha diversity is still increasing (Hewitt *et al.* 2010).

Studies on forest succession indicates stochastic events be common on initial phases of succession in heavily used soils as well as in forest gaps (Palmer *et al.* 1997), and these results lead us to expect to find within site variation in all kinds of forest categories. Differences between five-year-old and mature forest can be explained by time, but also because the assemblage of species that colonize these forest after intense use of soil might be different from those pioneer species in forest gaps (Uhl *et al.* 1988, Parrotta *et al.* 1997, Mesquita *et al.* 2001). The analysis of floristic similarity based on tree and non-tree groups indicate that non-trees are the main group responsible for the reduction of convergence within sites of 5-year-old forests, and trees have this role for the native forests. However, trees and non-trees contribute for the convergence between different kinds of 5-year-old forests.

One practical constraint related to tree planting programmes is that it depends on the availability of seedlings in nurseries. Although the practitioners looked for planting native trees from south-eastern Brazil and followed the recommendation to plant high diversity (116 species were planted in the sites restored, Appendix, Busato *et al.* 2009), 14% of the planted trees was still not native or regionally native of the Brazilian Atlantic rainforests. It is consensus that native species should be preferred by the restorationists (Lesica & Allendorf 1999), but sometimes it is very difficult to determine the scale adopt

to classify species (Jones 2003) or to control in practical terms the arrival of species from seedling nurseries. For example, in the studied site, *Croton urucurana* was sought instead of *Croton celtidifolius*, a congeneric species also found in the naturally regenerating forests. Although *Croton urucurana* is supposed to have wide habitat distribution in Atlantic Forest, we did not find any individual of this species in other areas of Intermontes Farm. Additionally, to work with native species is not the only problem concerning restoration ecologists, because restoration efforts might consider the introduction of novel genes or genotypes into populations when plant materials used are not of local origin (McKay *et al.* 2005). The genetic structural of species may affect restoration efforts altering the local adaptation of the novel genotypes to the new environment and how diverse should be the genetic of the new populations to ensure a long-term successful restoration (McKay *et al.* 2005).

The presence of more trees in the naturally regenerated and restored forests is expected since in early successional stage the density of pioneer species is higher than in later stages in tropical forests. Among the individuals, hermaphroditic flowers and bee pollinator species predominated across all habitat types, confirming the pattern found in wet tropical forests (Bawa *et al.* 1985b, Chazdon *et al.* 2003). In spite of this general pattern, our results suggested key differences between them. Although not common for tropical forests (Lieberman & Lieberman 1994), relative abundance of monoecious and dioecious species was high in naturally regenerated forests mainly represented by the high number of *Baccharis* individuals, a dioecious genus of Asteraceae, with 30 to 50% of individuals in two areas and *Croton celtidifolius*, a monoecious tree, representing *ca.* of 25% of the individuals in one of the areas. Hummingbird pollination was highly represented in native forest mostly because the presence of bromeliads, representing 26% of all the individuals in this habitat category. Bat pollinated species occurred only in restored forests due to planted trees such *Luehea divaricata*, *L. grandiflora* (Malvaceae) and *Bauhinia forficata* (Fabaceae), indicating that this restoration technique contributes to add functional life history traits to the community. In relation to the seed dispersal modes, (refs in relation to dispersion and succession), planting several Fabaceae species in restored forests increased the relative abundance of both abiotic and biotic seed dispersal mode.

In restored forests, the representative life history traits also differed between spontaneously regenerated plants and planted trees. Although planted species are only trees, *ca.* 30% of this life forms came from spontaneously regeneration. This fact, in addition to the presence of other growth forms in the restored forests indicated that natural succession is happening under planted tree showing that restoration projects can provide support to natural succession (Benayas *et al.* 2009). Herbs were the most abundant growth form of the spontaneously regenerated plants and naturally regenerated forests presented more trees and lianas than in restored forests after five years. This result can be evidence that planted trees could also be occupying the place of naturally regenerated trees. Additionally, the exclusive use of tree species may be insufficient properly to restore tropical forest biodiversity (Gentry & Dodson 1987). As seen in native forest, for instance, epiphytes are important to supply resources to hummingbirds. Some preliminary studies have shown promising results after reintroducing epiphytes (A.C.C. Jakovac & S. Bazarian, pers. obs.). More than half of the planted tree species were biotic dispersed, indicating that this restoration programme has emphasized this dispersal mode for the maintaining of restoration efforts (Reis & Kageyama 2003).

In conclusion, although it was not our main goal to test the paradigms about patterns of the distribution and abundance of species in space and time, our data suggest that assemblages of species in flower preserve convergence within site in the initial stages of succession as well as native forests. Difference between 5-year-old sites might be related to the sources of species to be planted. Considering the fact that Brazilian Atlantic rainforests can be viewed as medium rich neotropical forest and its value is related to the high number of endemic species, we suggest that the selection of species to be planted should be based on the occurrence of species in native forests close to the sites to be restored. Additionally, given the importance of the spontaneously regenerated non-tree species to the diversity of restored forests, we suggest the addition of other growth form than tree. Finally, we suggest to practitioners paying attention to the plants regenerated spontaneously in restored forests which provide diversity in life history traits.

LITERATURE CITED

- Aubin, I., Ouellette, M-H., Legendre, P., Messier, C., and Bouchard, A. 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20:185–198.
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Ribeiro-Junior, M. A., da Silva, M. N. F., da Silva Motta, C. and Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of National Academics Sciences USA* 104: 18555–18560.
- Bawa, K. S., Perry, and Beach J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual system and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72:331–345.
- Bawa, K. S., Bullock, S. H., Perry, D. R. Coville, R. E., and Grayum, H. M. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72:346–356.
- Bell, A. D. and Bryan, A. 1991. *Plant form – an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford.
- Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A. & Bullock, J. M. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121-1124.
- Brown, V. K. 1992. Plant sucession and life history strategy. *Trends in Ecology and Evolution* 7:143-144.
- Busato, L. C, Gobbo, P. R. S., Nave, A. G. and Rodrigues, R. R. 2007. Intermontes Project in the context of Brazilian Field Works and Researches on Restoration. In R. R Rodrigues, S. V. Martins & S. Gandolfi (eds.). *High Diversity Forest Restoration in Degraded Areas: Methods and Projects in Brazil*, pp. 223–245, Nova Science Publishers, Inc. New York.

- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R. & Tsung-Jen, S. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136:489-498.
- Chazdon, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:1458–1460.
- Chazdon, R. L., Careaga, S., Webb, C. & Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73:331-348.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. & Chang. J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- Colwell, R. K. 2006. *EstimatesS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL < [purl.oclc.org\estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.
- Dean, W. 1995. *With broadax and firebrand*. The destruction of the Brazilian Atlantic Forest. University of California Press, Berkeley.
- Faegri, K. and van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The nature conservancy – Island Press.
- Fonseca, C.C., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D., Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M., Joner, F., Kaeffer, M.I., Leal-Zanchet, A.M., Marcelli, M.P., Mesquita, A.S., Mondin, C.A., Paz, C.P., Petry, M.V., Piovensan, F.N., Putzke, J., Stranz, A., Vergara, M., Vieira, E.M. 2009. *Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest*. Biological Conservation 142:1209-1219.
- Gentry, A.H. & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparisons of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Massier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399-409.

- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1:151–167.
- Hewitt, J., Trush, S., Lohrer, A. & Townsend, M. 2010. A latent threat to biodiversity: consequences of small-scale heterogeneity loss. *Biodiversity and Conservation* 19:1315–1323.
- Howe, H. F. and Westley, L. C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Hubbell, S.P. 2001. *A unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Jones, T.A. 2003. The restoration gene pool concept: beyond the native versus non-native debate. *Restoration Ecology* 11:281-290.
- Lamb, D., Erskine, P.D. & Parrotta, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628–1632.
- Lavorel, L., McIntyre, S., Landsberg, J. and Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474–478.
- Lesica. P. & Allendorf, F.W. 1999. Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? *Restoration Ecology* 7:42-50.
- Letcher, G.S. & Chazdon, R.L. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41:608-617.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. In: L. A. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.) *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*, p.p 106-119, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, U.S.A.
- Lindenmayer, D.B., Knight, E.J., Crane, M.J., Montague-Drake, R., Michael, D.R., & MacGregor, C.I. 2010. What makes an effective restoration planting for woodland birds? *Biological Conservation* 143:289-301.
- Lopes, A.V., Girao, L.C., Santos, B.A., Peres, C.A., Tabarelli, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142:1154-1165.

- Martínez-Garza, C. & Howe, H.F. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40:423-429.
- Mayfield, M.M., Boni, M.F., Daily, G.C. & Ackerly, D. 2005. Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. *Ecology* 86:2365-2372
- McKay, J.K., Christian, C.E., Harrison, S. & Rice, K.J. 2005. How local is local? – A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restoration Ecology* 13:432-440.
- Mesquita, R.C.G., Ickes, K., Ganade, G. & Williamson, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528-537.
- Munro, T.N., Fischer, J., Wood, J. & Lindenmayer, D.B. 2009. Revegetation in agricultural areas: the development of structural complexity and floristic diversity. *Ecological Applications* 19:1197–1210.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Norden, N., Chazdon, R., Chao, A., Yi-Huei, J. & Vilchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:385-394.
- Palmer, M. A., Ambrose, R. F and Poff, N. L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5:291–300.
- Parrotta, J.A., Knowles, O.H. & Wnderle, J.M.J. 1997. Development of floristic diversity in 10-year old restoration forest on a bauxite mined site in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 99:21-42.
- Parker, M.A. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* 5:301–306.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L. and Bartha, S. 2001. Implication from the Buell-Small succession study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4:41–52.
- Reis, A. & Kageyama, P. Y. 2003. Restauração de áreas degradadas utilizando interações interespecíficas. In: P.Y. Kageyama, R. E. de Oliveira, L. F. D. de Moraes, V.L. Engel & F. Gandara (eds.) *Restauração Ecológica de Ecossistemas Naturais*, pp – 91-112, Editora Grafilar, Boutcatu, Brasil.

- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. and Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141-1153.
- Rodrigues, R. R., Lima, R. A. F., Gandolfi, S. and Nave A. G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142:1242–1251.
- Sampaio, A.B., Holl, K. & Scariot, A. 2007. Does restoration enhance regeneration of seasonal deciduous forests in pastures in Central Brazil? *Restoration Ecology* 15:462-471.
- Souza, F. M. and Batista, J. L. F. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forest in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191:185–200.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P. & Peres, C.A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* *in press*.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Uhl, C., Buschbacher, R., & Serrao, A.S. 1988. Abandoned pasture in Eastern Amazonia I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76:663-681.
- Webb, C. J. 1999. Empirical studies: evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. In: M. A. Geber, T. E. Dawson & L. F. Delph (eds.). *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. pp. 61–95. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213–251.
- Zar, J. H. 1998. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey.

Table 1 Flowering plants species richness in the habitat types Reg - naturally regenerated forests, Res - restored forests and Nat – native forest. n = number of plots; S = total number of flowering plant species observed, CI↓ and CI↑ refer to 95% lower and upper confidence limits respectively, SD = standard deviation. Calculations were made by sample-based rarefaction curves using analytical formulas of Colwell et al. (2004) in the software EstimateS 8.0 (Colwell 2006).

Habitat type	n	S	CI ↓	CI ↑	SD
Reg	21	61	52	71	5
Res	21	85	73	97	6
Nat	21	73	61	85	6

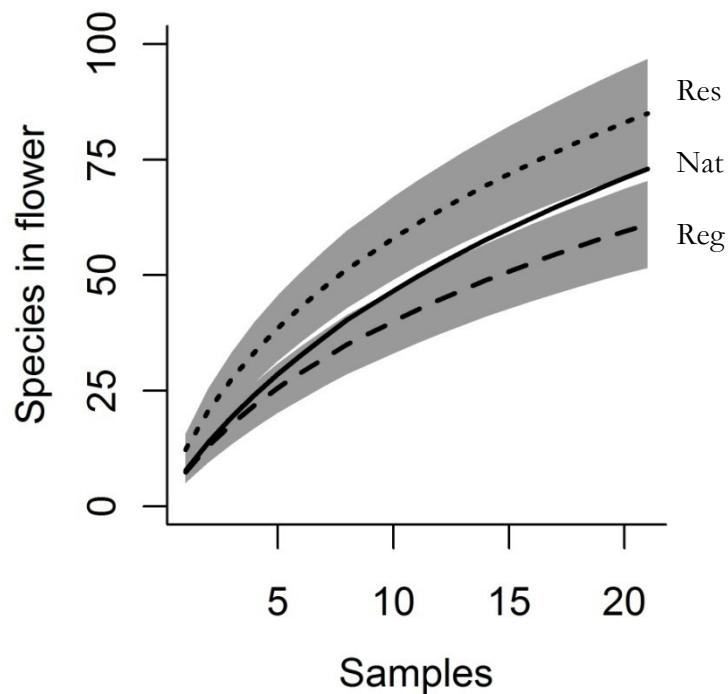


Figure 1 Sample-based species rarefaction curves for naturally regenerated forests (Reg – dashed line), restored forests (Res – dotted-dash line) and native forests (Nat – full line). Shaded area represents 95% confidence intervals of naturally regenerated and restored forests. Data from all sites and season were pooled to construct the curves (21 plots).

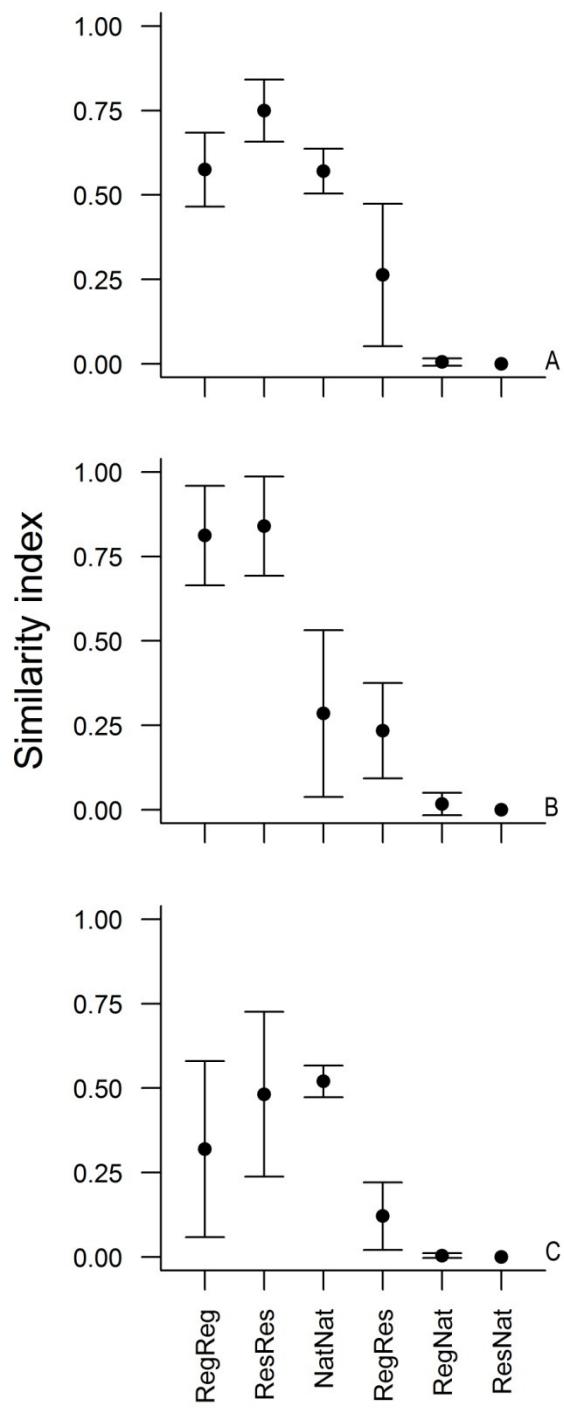


Figure 2 Similarity within and between habitat categories of species in flower. Habitat categories: naturally regenerated forest (Reg), restored forest (Res) and native forest (Nat). Total species in flower (A), tree species in flower (B) and non-tree species in flower (C).

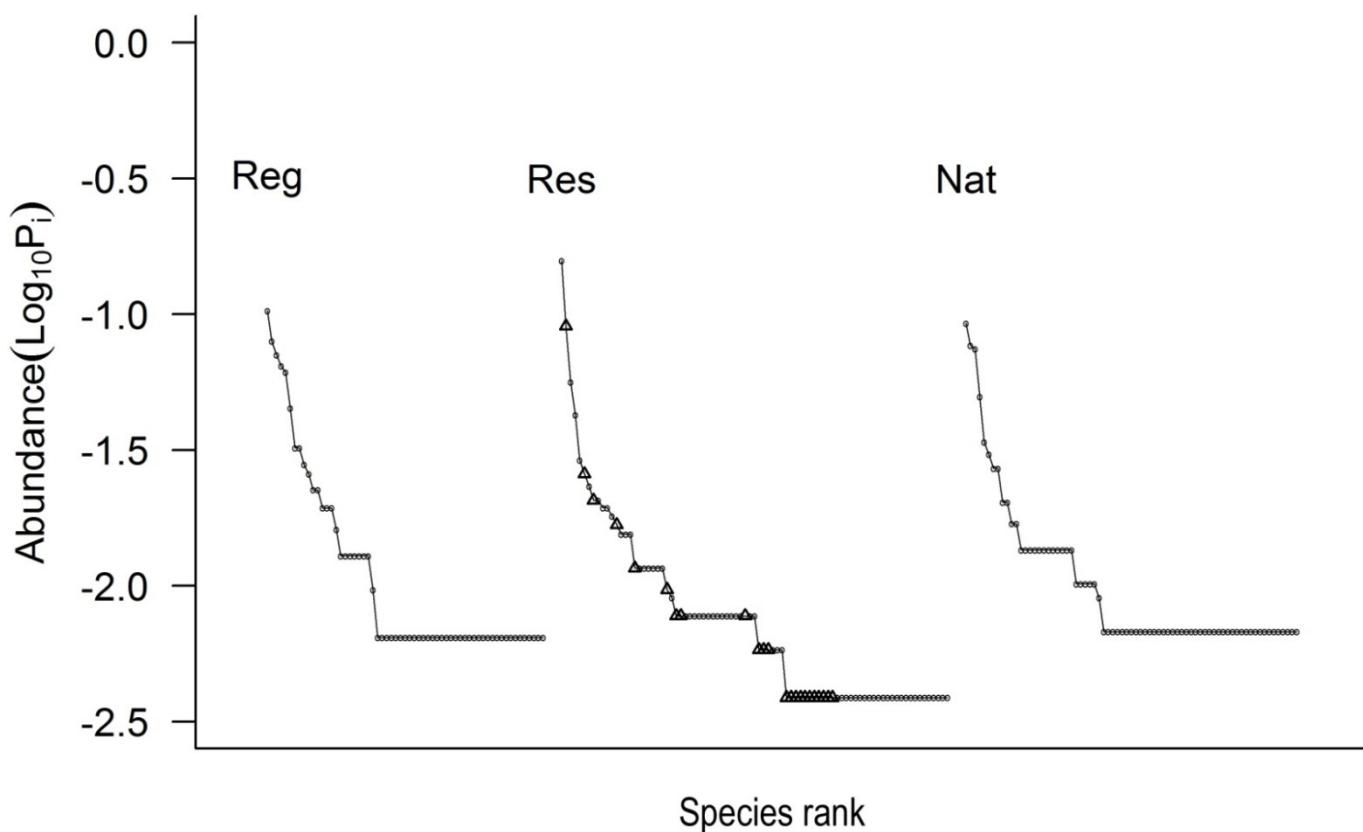


Figure 3 Distribution of relative abundance of species in flower in each site, ordering species from the highest to the lowest number of individuals. Habitat categories: Reg - naturally regenerated forests, Res - restored forests and Nat – native forest. Each curve represents one treatment with dots representing species in flower and triangles in the restored forests, showing the planted trees species.

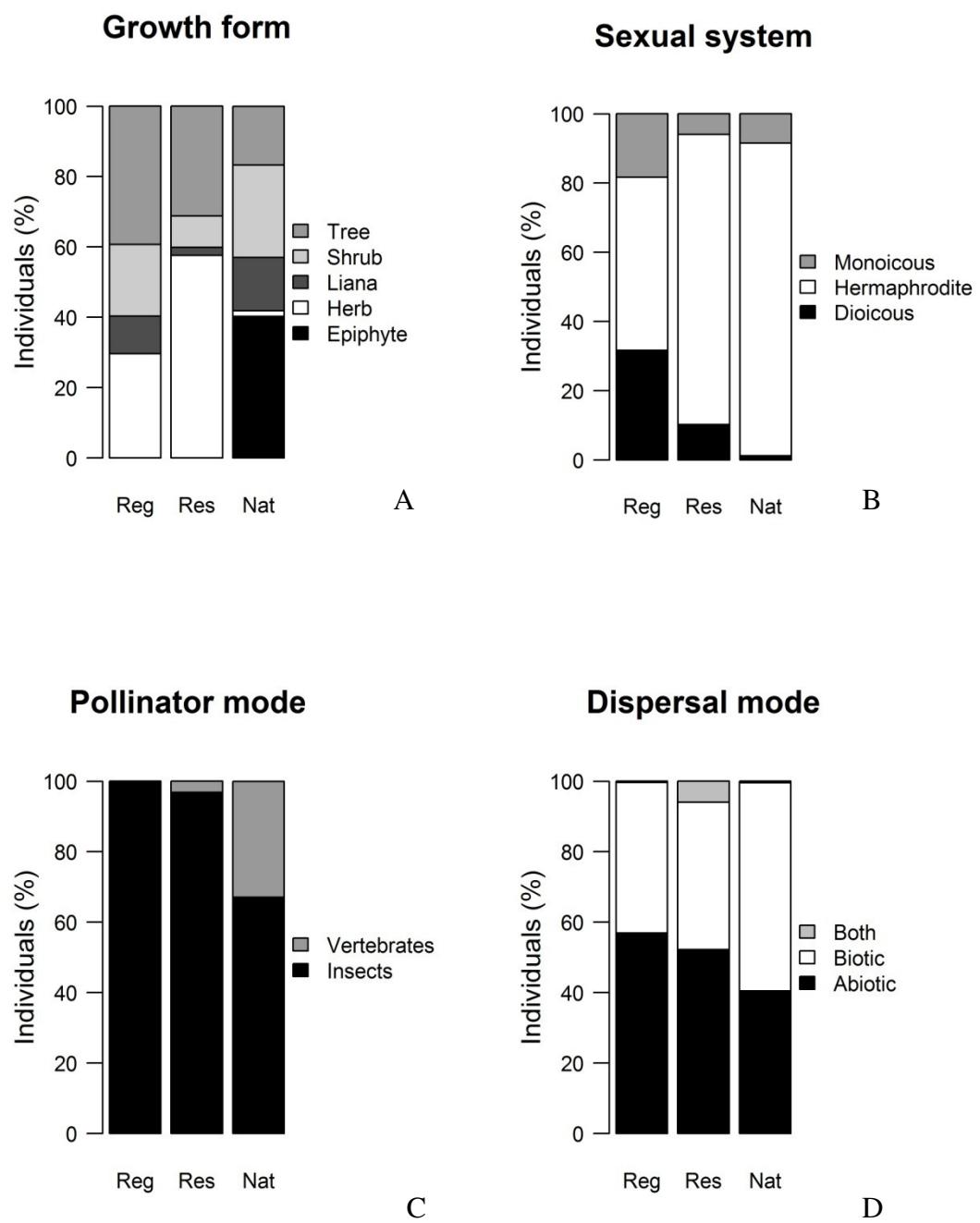


Figure 4 Relative abundance of life history traits among the three habitat types: naturally regenerated forest (Reg), restored forest (Res) and native forest (Nat). (A) Growth forms, (B) Sexual Systems, (C) Biotic pollination Modes and (D) Dispersal modes.

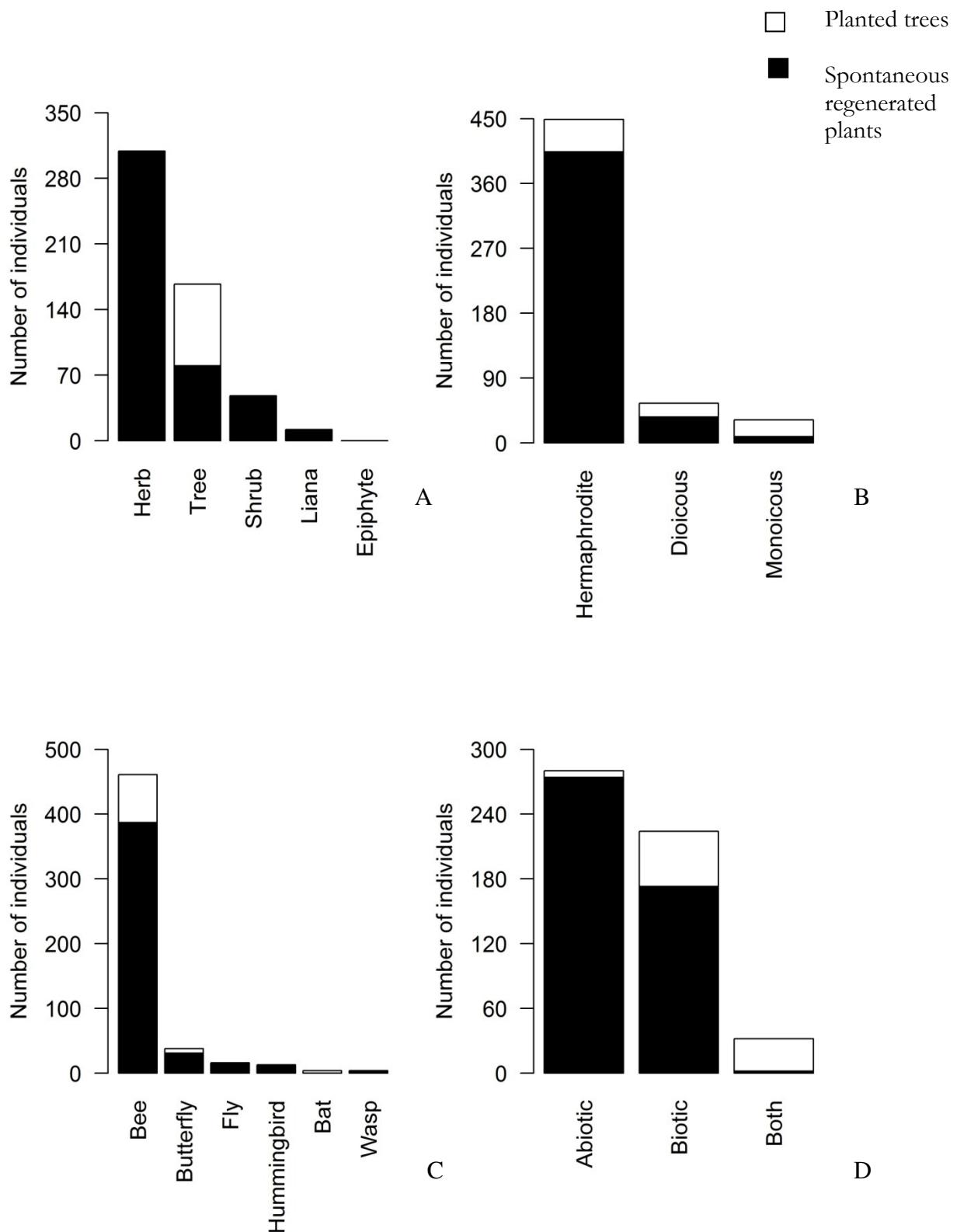


Figure 5 Number of spontaneously regenerated plants (black) and planted trees (white) in the restored forests. (A) Growth forms, (B) Sexual Systems, (C) Biotic pollination modes and (D) Dispersal modes.

Appendix Plant species list at Fazenda Intermontes organized in alphabetic order by Family, Genera and Species . Growth forms (GF): tree – T, shrub – S, liana – L, herb – H and epiphyte – E; Sexual systems (SS): hermaphrodite – H, monoecious – M and dioecious –D; Biotic pollination modes (PM): beetle - C, fly - D, bee - B, wasp - W, butterfly and moth - L, hummingbird – H and bat – M; Seed Dispersion modes (DM): abiotic – A, biotic- B and both. * Planted trees.

Family	Species	GF	SS	PM	DM	Occurrence		
						Reg	Res	Nat
Acanthaceae	<i>Mendoncia velloziana</i> (Mart.) Nees	L	H	H	B			X
Anacardicaceae	<i>Lithraea molleoides</i> Engl. *	T	D	B	B			X
	<i>Schinus molle</i> L.*	T	M	B	B			X
	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi *	T	D	B	B	X	X	
	Anacardiaceae sp.	T	U	B	B			X
Annonaceae	<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.	T	H	C	B	X		X
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i> sp.	T	H	L	A			X
	<i>Ditassa burchellii</i> var <i>vestita</i> (Malme) Fontella	H	H	B	A	X		
	<i>Forsteronia</i> sp.	L	H	L	A	X		
	<i>Orthosia urceolata</i> E.Fourn	L	H	D	A	X		
	<i>Oxypetalum wightianum</i> Hook & Arn.	L	H	W	B	X	X	
Araceae	<i>Anthurium sellowianum</i> Kunth	E	M	D	B			
	Araceae sp.	E	M	D	B			X
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyrm. & Frodin	T	H	B	B			X
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam) D.C.	H	H	D	A	X	X	
	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	H	H	D	A			X
	<i>Ambrosia psilostachya</i> D.C.	S	H	B	A			X
	<i>Baccharis anomala</i> D.C.	S	D	B	A	X		
	<i>Baccharis caprariifolia</i> D.C.	S	D	W	A	X	X	
	<i>Baccharis cf. mesoneura</i> D.C.	S	D	B	A	X		
	<i>Baccharis dracunculifolia</i> D.C.	S	D	B	A	X	X	
	<i>Baccharis semiserrata</i> D.C.	T	D	B	A	X	X	

	<i>Baccharis</i> sp.	H	D	W	A	X
	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) D.C.	H	D	B	A	X X
	<i>Chromolaena aff. Asperrima</i> (Sch. Bip. ex Baker) R.M.King & H.Rob.	H	H	L	A	X
	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	H	H	B	A	X
	<i>Erichites valerianaefolius</i> (Link ex Spreng) D.C.	H	H	D	A	X
	<i>Erigeron maximinus</i> (D.Don) Otto ex D.C.	H	H	B	A	X
	<i>Eupatorium maximiliani</i> Schrader	H	H	B	A	X
	<i>Eupatorium</i> sp.	H	H	B	A	X
	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera *	T	H	L	A	X
	<i>Grazielia intermedia</i> (D.C.) R.M.King & H.Rob.	H	H	B	A	X
	<i>Heterocandylus cf. alatus</i> (Vell.) R.M.King & H.Rob.	S	H	B	A	X
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.F.) Willd	L	H	D	A	X X
	<i>Mikania vauthieriana</i> Baker	L	H	D	A	X
	<i>Pentacalia desiderabilis</i> (Velloso) Cuatrec	H	H	B	A	X
	<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker	T	H	B	A	X
	<i>Piptocarpha reitziana</i> Cabrera	L	H	B	A	X
	<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	H	H	D	A	X
	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	H	H	B	A	X
	<i>Sympphyopappus campessus</i> (Gardner) B. L. Rob.	S	H	B	A	X
	<i>Vernonia diffusa</i> Less.	S	H	B	A	X
	<i>Vernonia scorpioides</i> (Lam.) Pers.	H	H	B	A	X
	<i>Wulffia stenoglossa</i> (Cass.) D.C.	H	H	B	A	X X
	Asteraceae sp.1	H	H	L	A	X
	Asteraceae sp.2	H	H	L	A	X
Begoniaceae	<i>Begonia cucullata</i> Willd.	H	M	B	A	X
Bignoniaceae	<i>Amphilophium dolichoides</i> (Cham.) L.G.Lohmann	L	H	B	A	X
	<i>Anemopaegma chamberlayinii</i> (Sims.) Bureau & K. Schum.	L	H	B	A	X

	Bignoniaceae sp.	L	H	B	A	X
Boraginaceae	<i>Cordia discolor</i> Cham. & Schltdl.	S	H	L	B	X
	<i>Cordia monosperma</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	S	H	L	B	X
	<i>Cordia salicifolia</i> Cham.*	T	H	L	B	X
	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	T	H	B	B	X
Bromeliaceae	<i>Aechmea coelestis</i> (K.Koch) E.Morren	E	H	H	A	X
	<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	E	H	H	A	X
	<i>Tillandsia</i> sp.	E	H	H	A	X
	<i>Tillandsia stricta</i> Sol. ex Ker Gawl.	E	H	H	A	X
	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	E	H	H	A	X
	<i>Vriesea flava</i> And.Costa, H.Luther & Wand.	E	H	H	A	X
	<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich	E	H	H	A	X
Buddlejaceae	<i>Buddleja brasiliensis</i> Jacq. ex Spreng	H	D	H	A	X
Cactaceae	<i>Lepismium cruciform</i> (Vell.) Miq.	E	H	B	B	X
	<i>Rhipsalis elliptica</i> G.Lindb. ex K.Schum.	E	H	B	B	X
	<i>Rhipsalis paradoxa</i> (Salm-Dyck ex Pfeiff.) Salm-Dyck	E	H	B	B	X
	<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	E	H	B	B	X
	<i>Rhipsalis</i> sp.	E	H	B	B	X
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	T	H	B	B	X
Chrisobalanaceae	<i>Licania</i> sp.	T	T	B	B	X
Commelinaceae	<i>Commelina benghalensis</i> L.	H	H	B	B	X
	<i>Commelina oblique</i> Vahl.	H	H	B	B	X
	<i>Dichorisandra pubescens</i> Mart.	H	H	B	A	X
Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i> sp.	L	H	B	B	X
Curcurbitaceae	<i>Wilbrandia</i> sp.	L	H	B	B	X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	T	H	W	B	X
Euphorbiaceae	<i>Croton celtidifolius</i> Baill.	T	M	B	B	X
	<i>Croton urucurana</i> Baill. *	T	M	B	B	X

	<i>Dalechampia sicifolia</i> Lam.	L	M	B	A	X
Fabaceae	<i>Bauhinia forficata</i> Benth. *	T	H	M	both	X
Caesalpinoideae	<i>Chamaecrista sp.*</i>	T	H	B	both	X
	<i>Pterogyne nitens</i> Tul. *	T	H	B	both	X
	<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby*	T	H	B	both	X
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby *	T	H	B	both	X
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pentaphylla</i> (Taub.) Burkat	T	H	H	both	X
Faboideae	<i>Desmodium cf. adscendens</i> (Sw.) D.C.	H	H	B	both	X
	<i>Erytrina speciosa</i> Andrews*	T	H	H	both	X
Fabaceae	<i>Abarema langsdorffii</i> Benth.	T	H	B	both	X
Mimosoidae	<i>Acacia polyphylla</i> D.C.*	T	H	B	both	X
	<i>Inga vera</i> Willd. *	T	H	B	both	X
	<i>Mimosa scrabrella</i> Benth. *	T	H	B	both	X
Flacourtiaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	T	H	D	B	X
Gentianaceae	<i>Voyria aphylla</i> (Jacq.) Pers.	H	H	D	A	X
Gesneriaceae	<i>Nematanthus cf. teixeiranus</i> (Handro) Chautems	E	H	H	B	X
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis decumbens</i> L.	H	H	B	B	X
Iridaceae	<i>Sisyrinchium hasslerianum</i> Baker	H	H	B	A	X
Lamiaceae	<i>Aegiphyla sellowiana</i> Cham. *	T	H	B	B	X
	<i>Marypiantches chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	H	H	B	A	X
	<i>Vitex polygaloides</i> Cham.	T	H	B	B	X
Lauraceae	<i>Ocotea brachybotrys</i> (Meissn.) Mez	T	H	B	B	X
Loranthaceae	<i>Psittacanthus cordatus</i> (Hoffm.) Blume	L	H	H	B	X
	<i>Struthanthus concinnus</i> Mart.	L	H	W	B	X
	<i>Struthanthus fluxicaulis</i> (Mart. ex Schult. F.) Mart.	L	H	B	B	X
Lythraceae	<i>Cuphea calophylla</i> Cham. & Schltdl.	H	B	A		X
	<i>Heimia myrtifolia</i> Cham. & Schltdl.	H	H	B	A	X
Malphigiaceae	<i>Heteropterys nitida</i> D.C.	L	H	B	A	X

	<i>Stigmaphyllon tomentosum</i> A.Juss.	L	H	B	A	X
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. *	T	H	B	A	X
	<i>Luehea divaricata</i> Mart. *	T	H	M	A	X
	<i>Luehea grandiflora</i> Mart. *	T	H	M	A	X
	<i>Pavonia communis</i> A.St-Hil.	H	H	H	A	X
	<i>Sida</i> sp.	S	H	B	A	X
	<i>Triumfetta semitriloba</i> (Jacq.)	H	H	B	B	
Melastomataceae	<i>Bertolonia mosenii</i> Cogn.	H	H	B	A	X
	<i>Leandra áurea</i> (Cham.) Cogn.	H	H	B	B	X
	<i>Leandra cardiophylla</i> Cogn.	H	H	B	B	X
	<i>Leandra hirta</i> Raddi	H	H	B	B	X
	<i>Leandra lacunosa</i> Cogn.	H	H	B	B	X
	<i>Leandra niangaeformis</i> Cogn.	H	H	B	B	X
	<i>Leandra purpurascens</i> (D.C.) Cogn.	S	H	B	B	X
	<i>Leandra refracta</i> Cogn.	S	H	B	B	X
	<i>Leandra sericea</i> (Mart.) D.C.	H	H	B	B	X
	<i>Leandra</i> sp.	H	H	B	B	X
	<i>Tibouchina cerastifolia</i> Cogn.	H	H	B	A	X
Molluginaceae	<i>Mollugo</i> sp.	H	H	W	A	X
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	T	H	B	B	X
	<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) D.C.	T	H	B	B	X
Ochnaceae	<i>Ouratea parvifolia</i> Engl.	T	H	B	B	X
Olacaceae	<i>Heisteria silvanii</i> Schwacke	T	H	H	B	X
Onagraceae	<i>Fuchsia regia</i> (Vell.) Munz.	L	H	H	B	X
Orchidaceae	<i>Bifrenaria</i> sp.	E	H	D	A	X
	<i>Eulophia alta</i> (L.) Fawc. & Rendle	H	H	B	A	X
	<i>Oncidium longipes</i> Lindl.	E	H	B	A	X
	<i>Oncidium</i> sp. 1	E	H	B	A	X

	<i>Sauvaglossum nitidum</i> Schltr.	H	H	L	A	X
	Orchidaceae sp.1	E	H	B	A	X
	Orchidaceae sp.2	H	H	B	A	X
Oxalidaceae	<i>Oxalis debilis</i> Kunth	H	H	B	A	X
	<i>Oxalis tenerrima</i> R. Kunth	H	H	B	A	X
Passifloraceae	<i>Passiflora amethystina</i> J.C. Mikan	L	H	B	B	X
	<i>Passiflora cf. actinia</i> Hook.	L	H	B	B	X
	<i>Passiflora foetida</i> L.	L	H	B	B	X
Piperaceae	<i>Piper malacophyllum</i> (C. Presl) C. D.C.	S	H	D	B	X
Plantaginaceae	<i>Stemodia trifoliata</i> (Link) Rchb.	H	H	B	B	X
Polygalaceae	<i>Polygala lancifolia</i> A.St.-Hil & Moq.	H	H	B	A	X
Primulaceae	<i>Anagallis filiformis</i> Cham. & Schldl.	H	H	B	A	X
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	T	H	D	B	X
	<i>Rubus rosaefolius</i> Sm.	H	H	L	B	X
Rubiaceae	<i>Alibertia myrciifolia</i> Spruce ex K.Schum.	T	D	L	B	X
	<i>Borreria</i> sp.	H	H	L	B	
	<i>Chomelia catharinæ</i> (L.B.Sm. & Downs) Steyermark	S	H	L	B	X
	<i>Coccocypselum lanceolatum</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	H	H	B	B	X
	<i>Diodia</i> sp.	H	H	B	B	X
	<i>Psychotria longipes</i> Müll. Arg.	T	H	B	B	X
	<i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg.	S	H	B	B	X
	<i>Rudgea jasminioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	S	H	B	B	X
Rutaceae	<i>Esembeckia grandiflora</i> Mart.	T	H	D	B	X
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	T	M	B	B	X
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., Cambess. & A.Juss.) Radlk.	T	M	B	B	X
	<i>Paulinia cf. carpopoda</i> Cambess.	L	M	B	B	X
	<i>Serjania</i> sp.	L	M	B	B	X
Smilacaceae	<i>Smilax cf. elastica</i> Griseb.	L	D	D	B	X

Solanaceae	<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schlecht. *	T	H	L	B	X
	<i>Cestrum mariquitense</i> Kunth*	T	H	L	B	X
	<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	H	H	B	B	X
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	H	H	B	B	X
	<i>Solanum cinnamomeum</i> Sendtn.	T	H	B	B	X
	<i>Solanum concinnum</i> Sendtn. *	T	H	B	B	X
	<i>Solanum granuloso-leprosum</i> Dunal*	T	H	B	B	X
	<i>Solanum leucodendron</i> Sendtn.	T	H	B	B	X
	<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	H	H	B	B	X
	<i>Solanum variabile</i> Mart.	S	H	B	B	X
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	S	H	L	B	X
	<i>Lantana cf. fucata</i> Lindl.	S	H	L	B	X
	<i>Lantana trifolia</i> L.	H	H	L	B	X
	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl.	H	H	L	A	X
	<i>Verbena litoralis</i> Kunth	H	H	L	B	X
Violaceae	<i>Anchieta pyrifolia</i> A.St-Hil.	L	H	L	B	X
Vitaceae	<i>Cissus sicyoides</i> L.	L	H	B	B	X

Capítulo 3

**Flower-visitor network: the pros and cons of
planting native trees to restore tropical forest**

SUMMARY

1. Planting native forest can play a key role in restoring degraded forest landscapes, but its efficacy as a restoration tool should consider the impact on the local biological processes. Here we use replicate sites of tropical forest to ask whether tree planting has a positive or negative effect upon plant-flower visitor's communities.
2. Our study sites consisted of naturally regenerated forests, forests restored by native tree plantings and native forests. Using flower-visitor networks, we assessed whether levels of specialization of interactions and network robustness change as a consequence of habitat restoration and we evaluated the impact of planted trees on floral abundance and visitation to spontaneously regenerated species.
3. There was little overlap of plant species and flower visitors between the forest types. Restored forests had a trend to have high number of species and interaction than naturally regenerated forests.
4. There was a trend towards high specialization of interactions in native forests and high robustness to species loss in restored forests. In addition, spontaneously regenerated plants received significantly more visits in the naturally regenerated forests than in restored forests, suggesting that the planted trees may reduce the visitation to the spontaneously regenerated vegetation, possibly by competing for flower visitors.
5. *Synthesis and applications.* Restoration that uses tree planting comes with advantages and disadvantages. On the positive side there is an immediate greening effect and we found a trend towards robustness to future species loss. On the negative side, there was evidence of planted trees competing for flower visitors with spontaneously native regenerated vegetation. Although restoration can enhance conservation efforts, restoration is not necessarily superior to natural regeneration.

Key-words: Brazilian Atlantic forest, ecological restoration, networks, plant-animal interaction, pollinator, tree planting

INTRODUCTION

A widespread practice used to restore degraded forests around the world is the planting of native tree species (Parrotta *et al.* 1997, Lamb *et al.* 2005, Rodrigues *et al.* 2009) with the rationale of hastening natural succession (Parker 1997, Pickett *et al.* 2001). However, restoration efforts can sometimes have unexpected consequences, for example removing alien plants to protect a rare plant could, in the short term at least, reduce its pollination success (Carvalheiro *et al.* 2008); eradication of exotic herbivores in California resulted in an increased abundance of a dominant plant, leading to increase feral pig numbers (Power 2001); and some agri-environmental schemes were actually avoided by bird species they targeted (Verhulst *et al.* 2007). As tree planting is expensive and could appropriate resources from other more effective methods of restoration, it is important to verify whether this approach is working, rather than simply assume that it is having the intended effect.

Understanding the impact of this practice on the local community is important as planted trees can behave as alien plants when introduced in a new community. Alien plants can have positive and negative effects on the spontaneously regenerated native species and on the network of interactions between species (Morales & Aizen 2006, Lopezaraiza-Mikel *et al.* 2007). Predicting the outcome of adding new species to a community whether for restoration, biological control or cultivation is however notoriously difficult, especially in tropical and subtropical ecosystems. Although most restored forests appear to show a rapid recovery of vegetation cover (Moran *et al.* 1996, Souza & Batista 2004, Rodrigues *et al.* 2009), it is not known whether the investment in restoration by planting native tree also facilitates flower-visitor interaction. Obviously the intention is that it should, otherwise the restoration will not be sustainable over the long term given that most flowering plants depend on flower visitor for reproduction (Kearns *et al.* 1998, Renner 1998).

Flower-visitor networks are a fast growing area in the field of ecological networks, in part because it can give insights for multiple theoretical subjects (Dicks *et al.* 2002, Rezende *et al.* 2007, Blüthgen *et al.* 2008). They have been used to understand the impact of alien species on plant-animal interactions (e.g. Memmott & Waser 2002,

Carvalheiro *et al.* 2008, Aizen *et al.* 2008), and have proved particularly useful when studying habitat restoration (Forup & Memmot 2005, Forup *et al.* 2008, Henson *et al.* 2009, Kaiser-Bunbury *et al.* 2009). Standard restoration practice usually emphasizes the structural aspects of biodiversity, such as species richness and abundance (Palmer *et al.* 1997, Munro *et al.* 2009, Rodrigues *et al.* 2009). An alternative approach, and the one used here, consists of including the functional aspects of biodiversity to access ecological restoration (Albretch *et al.* 2007, Forup *et al.* 2008, Kaiser-Bunbury *et al.* 2009).

The objectives of this study are threefold: 1) to assess whether mutualistic interaction network structure changes as a consequence of habitat restoration of tropical forests. Given that plants in high diverse environments may have increased selective pressure to specialize on certain floral visitors (Vamosi *et al.* 2006), we expect that the native forests will host more specialized interactions than restored areas; 2) to determine the impact of tree planting on spontaneously regenerated species. There are three possible outcomes for the flower-visitor community when a tree planting project takes place: a) no impact - the planted trees have no effect on the observed flower-visitor networks in the naturally regenerated communities; b) competition - the planted trees preferentially attract more flower visitors leading to decrease in the frequency of flower visitors in the spontaneously regenerated plants, and c) facilitation - the planted trees attract more flower visitors leading to an overall beneficial effect on the spontaneously native plants; 3) to test the robustness of the flower-visitor interaction networks in the three habitats to species loss. Considering that the structure of mutualistic networks affects the rate which species decline with habitat loss (Fortuna & Bascompte 2006), we predict that high generalization in the web bring robustness to species loss because the lost of one flower visitor might be compensate by other with similar role.

Beyond the specifics of our particular study system, our intention is to develop general tools that can assess whether the objectives of restoration projects are being met. Restoration ecology is in urgent need of a conceptual framework, which provides general rules, as without this it will remain habitat specific at best, and site

specific at worst. Here we develop an approach suitable for assessing the impact of tree planting on the spontaneously regenerated species in any habitat.

METHODS

The Field Site

Atlantic rainforests in Brazil have been cut and burned for wood production and cattle rearing and only c. 11% of the native forest currently remains (Dean 1995, Ribeiro *et al.* 2009). In this region, hydroelectric and mining companies paying compensation for the environmental damage they cause fund habitat restoration. At the field site used for this research, the Ciment Ribeirão Grande Mining Company bought a 337 ha farm in São Paulo State to carried out a project of forest restoration (Intermontes Farm, 24°12'44"S/48°26'14"W) and carried out the restoration project by first removing cattle and installing fire breaks to protect the pastures. One year later (2001/2002), native tree species from Southeastern Brazilian Atlantic rainforest were planted in some pastures without natural regeneration while others were left to regenerate naturally. As consequence, we were able to find replicates for naturally regenerated and restored forests by planting trees of similar ages and with similar land use histories. The restored habitat was planted with Atlantic forest native trees in the proportion of pioneer: non-pioneer species in the ratio 1:1, using 116 tree species and 1667 individuals/hectare (Brazilian policy states that at least 80 species must be used in restoration programmes, Rodrigues *et al.* 2009). While most of these species was native in South and Southeastern Brazilian Atlantic Rain Forest, 14% were not locally present and 7% was exotic to the Brazilian Atlantic Rain Forest Biome (Appendix). Considering Atlantic Rain Forest a hotspot of biodiversity (Myers *et al.* 2000), and that its value is also related to high endemism (Tabarelli *et al.* 2005), we decided to check whether the species selected to be planted contemplate the importance of native local species. Moreover, the farm also contains some native small forest remnant with medium level of degradation due to logging and harvesting of

ornamental plants (Busato *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2009). These local native forest remnants were used as reference community.

We used three habitat categories as the basis of our experimental design: naturally regenerated forests (Reg), restored forests (Res) and native forests (Nat), each one with three replicate sites. The distance among sites varied from 400 m to 1700 m. Within each site, seven plots of 10 x 10 m and at least 20 m apart, were chosen haphazardly. Due to practical constraints a randomized block design could not be used because pastures distant from the main road were left to regenerate naturally, whereas those closer to the main road were used for tree planting. Although sites within treatments were spatially grouped in the farm, patterns of similarity among species assemblage were independent of spatial distance among sites (Mantel partial test: $r = 0.71$, $p = 0.003$).

Field trip campaigns of 10 to 15 days were made during summer (Feb.-Mar.), autumn (June), winter (Aug.) and spring (Oct.-Nov.) 2006 to sample plots within habitat categories (7 plots 100 m² per site). In order to keep similar sample efforts within season and among treatments, two sites of each treatment were sampled in the winter as a consequence of a fire in one of the naturally regenerated forest. The following season, the burnt site was replaced with another of the same age and history, and we sampled three sites for each habitat categories.

Construction of the flower-visitor networks

We recorded all plant species in flower in each plot, counting the flowers on each individual plant. The number of flowers on large plants or on plants with large numbers of inflorescences was calculated by multiplying the mean number of flowers per inflorescence by the mean number of inflorescences per branches and by the number of branches in the plant. Given that there were differences in the visibility of flowers to the observers in the different habitats, we rescaled the number of flower of each plant species based on location (naturally regenerated forests, restored forests or native forest), growth form (tree, shrub, herb, vine, epiphytes) and leaf density (high, more than 2/3 of branches with leaves or, low, 1/3 or less of branches with leaves),

trying to correct bias in visualization of flower visitation by the observer. Then, the number of flowers were adjusted for each species by multiplying it for a given correction factor (0.1; 0.25; 0.5; 0.75 or 1.0).

Of the seven plots in each site, we chose four plots with the highest flowering plant richness in each season to census the diurnal flower visitors. We spent one day in each site counting flower visitors from 09:00 to 18:30h. Two people spent 75 min in each plot recording the identity and the number of visits made by each animal species to each plant species. Visitation data was only gathered on sunny days with moderate winds. The resolution of identification of floral visitors was done to morph type (80%) or to species by the authors or taxonomists (Fig. 1). If flower visitors moved too quickly to be identified, they were classified as an unidentified flower visitor. The observation time for each plant and only those animals that made contact with the sexual parts of flowers were recorded. Where possible, more than one plant was observed at once to increase sampling effort. Each plot was sampled twice in a given day, once in the morning and once in the afternoon, giving a total of 150 min of observation per plot and 10 hours of observations per site per day. As we are not interested in temporal variation along year, but spatial variation in the interaction between flowers and visitors among treatments, censuses of season were pooled to run the analysis.

To calculate the interaction between a plant species and a given flower visitor, we used the following equation:

$$VF_{ji} = \sum_{j=1}^n (Vi \div Fj \div Tj) * Fj_{plot},$$

where, *visitation frequency (VF)* between a *plant species (j)* and the *flower visitor (i)* is the *number of visits* made to plant (*V*) by the *corrected number of flowers* on the plant (*F*), per *observation time* in minutes (*T*). This standardized for differences in floral abundance and length of observation among plant species. Then, it was multiplied by the total number of flowers of that plant species in the plot to provide plot level data for that particular flower-visitor interaction.

We compared floral abundance, visitation rate and total number of visits among the three habitat categories. Floral abundance was calculated as the total number of flowers per plot. Visitation rate was calculated as the mean of visitation rate per individual plant in each plot and number of visits is the total number of visit per plot.

Objective 1: Effect of treatment on floral abundance and visits, and the specialization of the flower-visitor networks

In order to compare floral abundance, visitation rate and total number of visits among the three habitat categories generalized mixed effect models were used in nested designs to avoid pseudo replication (function `lmer` with Maximum Likelihood; Crawley 2007). The habitat categories (naturally regenerated forests, restored forests and native forests) were considered fixed effects; whereas site and plot were considered nested random effects. Using Likelihood Ratio Tests (function `ANOVA`; Crawley 2007), model simplification was carried out by removing fixed effects from the full model and comparing the change in the amount of explained variability. This procedure selects the minimal adequate model and shows whether the treatment effect explains a significant amount of the observed variability. These analyses were conducted with `lme4` Package in R (R Development Core Team 2005, Crawley 2007).

To compare flower-visitor networks among habitat categories, we estimated the number of flowering plant species (P), number of flower visitor species (A), number of interactions (I), and proportion of plant visited (%P). Level of generalization was evaluated in each site by the distributions of the number of flower visitor species per plant species and the number of plant species per visitor species (Kay & Schemske 2004) and by the level of specialization (H2', Blüthgen *et al.* 2006). The latter is based on number of visits data and accounts for sampling intensity (Blüthgen *et al.* 2006), thus overcoming the problem of scale dependence (Nielsen & Bascompte 2007) to describe how much observed interactions deviate from those that would be expected by chance ranging from 0 (no specialization) to

1 (high specialization). It was calculated using the Bipartite Package (Dormann *et al.* 2008, Dormann *et al.* 2009) in R (R Development Core Team 2005). To test the effect of treatment on network metrics we used nonparametric tests (Kruskall Wallis).

Objective 2: Effect of planted trees on the visitation of naturally regenerated plants

In order to determine which of the three scenarios (no impact, competition or facilitation) occurs between planted and spontaneously regenerated plants, first we compared the floral abundance, visitation rate and total number of visits in spontaneously regenerated plants in the naturally regenerated forests and in the restored forests. This will determine whether the planted trees impact on the native vegetation, considering that the main difference between these two habitat categories is the tree planting. Second, we compared the same parameters between the spontaneous regenerated plants and the planted trees only in the restored forests. In this case, the comparison will elucidate whether there is differences on the visitation between the planted trees and the spontaneous native vegetation. We also used generalized mixed effect models in nested design (function lmer with Maximum Likelihood; Crawley 2007) as described above, but with two treatments as fixed factors: habitat categories (naturally regenerated forests and restored forests) or plant state (regenerated plants and planted trees). In the restored forests comparisons (regenerated plants vs. planted trees), the case was considered as a split-plot experiment.

Objective 3: Robustness to species losses of flower-visitor networks

To calculate the robustness of the network to species loss, we simulated thousand extinctions without replacement in three scenarios: random species removal, least connected species and most connected species removed first (Memmott *et al.* 2004, Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002). Random removal

acts as a null model to which the comparison of the other two models can be compared (least connected species first extinct which effectively removes rare species which are at high risk, and most connected species first extinct, which simulate the removal of species such as *Apis* and *Bombus*, two groups which are currently at risk (Oldroyd 2007, Goulson *et al.* 2008). The robustness is the likelihood of cascading secondary extinctions resulting from primary biodiversity loss in ecological networks (Dunne *et al.* 2002). Robustness was calculated in Bipartite Package in R (R Development Core Team 2005) and comparisons between the three treatments were made using nonparametric tests (Kruskall Wallis).

RESULTS

Objective 1: Effect of treatment on floral abundance and visits, and the specialization of the flower-visitor networks

Overall, there was no significant difference in total floral abundance per plot among habitat categories ($X^2 = 1.84$, d.f. = 2, $p = 0.40$, Fig.2A). Flower visitors visited 55% of plant species in flower in the farm. Three hundred nine flower visitor species were recorded, and Hymenoptera was the dominant group in all habitats. Then, Diptera was the order with the highest species richness in naturally regenerated forests (27%) and Lepidoptera in restored and native forests (23% and 17%, respectively). Hummingbirds accounted for 10% of all interactions recorded in native forests, but less than 1% in the other treatments. There was little overlap in flower visiting species among the three habitat categories. Only seven species (2.6%) occurred in all habitats, 30 species (11%) were shared between naturally regenerated and the restored forests, four species (1.5%) between naturally regenerated and native forests and four species (1.5%) between restored and native forests. Many of the flower visiting insects were rare: 130 species of flower visitors (48%) were recorded once or twice, and only four species (1.5%) were observed more than a hundred times. Among the flower visitors identified to species level, honey bees (*Apis mellifera*)

was the only exotic species recorded in the farm, and it was also the most abundant flower visitor, accounting for 13% of all interactions and 26% of all visits. Visitation rate per plot was higher in the native forest in comparison to naturally regenerated and restored forests ($X^2 = 5.65$, d.f. = 2, p = 0.05, Fig. 2B), however there was no difference in the total number of visits per plot among the three habitats ($X^2 = 0.96$, d.f. = 2, p = 0.62, Fig. 2C).

There was difference in the size of flower-visitor networks among habitat categories (Table 1, Fig. 3). Mean values of the number plant species, the number of flower visitor species and the numbers of interactions had a trend to be high in restored forests, but due to high variation there were no statistical difference (Table 1). Nor there was any significant difference in the proportion of plant species visited (Table 1). The shapes of distribution of plants per visitor and visitor per plant are similar among habitat categories, but the distribution of the number of links per species has a longer tail in restored forest (see Fig. 4C-D). Restored habitat tended to present more plants visited by several visitors and more visitors interacting with 5 or more plant species. Finally, there was a trend towards a high specialization in the native forests (Table 1).

Objective 2: Effect of planted trees on the visitation of naturally regenerated plants

In the restored forests, 23 species were planted (Appendix), which represents c. 30% of the entire plant assemblage in flower, and eighty six percent of them received visits. Naturally regenerated plant species represented c. 70% of the community in the restored forests, and more than half of these plant species were visited in the community. There was no difference in floral abundance of spontaneously regenerated plants in the restored forests compared with the floral abundance in the naturally regenerated forests ($X^2 = 0.00$, d.f. = 1, p = 0.98, Fig. 5A). Similarly, there was no difference in the total number of flowers per plot between spontaneously regenerated plants and planted trees at restored forests ($X^2 = 0.29$, d.f. = 1, p = 0.59, Fig. 5B).

The spontaneously regenerated plants in the naturally regenerated forests and in restored forests shared 21% of flower visitor species. In the restored forests, spontaneously regenerated plants and planted trees shared 30% of flower visitor species, and these shared floral visitors accounted for 78% of all visits in the restored web. Considering the floral visitors shared by planted and spontaneously regenerated plants, they visited six times more planted trees than spontaneously regenerated plant. Means and coefficient of variance of floral abundance, visitation rate and number of visits of each site are shown in Table 2. The visitation rate of spontaneously regenerated plants in naturally regenerated forests was not different between spontaneously regenerated plants in restored forests ($X^2 = 1.83$, d.f. = 1, $p = 0.18$, Fig. 5C). In contrast, total number of visits per plot was higher in spontaneously regenerated plants in naturally regenerated forests than in spontaneously regenerated plants in restored forests ($X^2 = 4.13$, d.f. = 1, $p = 0.04$, Fig. 5E). In the restored forests, also there was no difference between the spontaneously regenerated plants and the planted trees in the visitation rate per plot ($X^2 = 1.15$, d.f. = 1, $p = 0.28$, Fig. 5D) or in total number of visits per plot ($X^2 = 1.01$, d.f. = 1, $p = 0.31$, Fig. 5F).

Objective 3: Robustness to species losses of flower-visitor networks

There was a marginally significant difference in robustness to flower visitor species loss under random removal in the community among habitats category (K-W test, $H = 5.42$, d.f. = 2, $p = 0.06$) as well as under removal of the least to most connected species (K-W test, $H = 5.42$, d.f. = 2, $p = 0.06$), suggesting a slightly higher robustness to flower visitor species loss in restored forests. There was no significant difference in robustness to flower visitor species loss under removal of the most connected species between the habitat categories (K-W test, $H = 0.36$, d.f. = 2, $p = 0.84$). Comparison of robustness to plant species loss indicated a trend of robustness to be high in restored forests under random removal of plants in the community (K-W test, $H = 5.53$, d.f. = 2, $p = 0.06$). No significant difference was found between the habitat categories in robustness for removal of species, starting

from the least connected species (K-W test, $H = 3.29$, d.f. = 2, $p = 0.19$) or from the most connected species in the simulation (K-W test, $H = 0.8$, d.f. = 2, $p = 0.67$). All means and standard deviation are shown in Table 3.

DISCUSSION

To our knowledge, this study is the first to present data of flower-visitor networks from a large-scale experiment of restoration within a tropical forest. Using network parameters to characterize the plant-flower visitor community in restored, naturally regenerated and native forest, we found differences in the structure of networks mainly associated to the more generalization and resilience to species loss in restored forests. Moreover, spontaneously regenerated plants received significantly more visits in the naturally regenerated forests than in the restored forests, suggesting that planted trees reduce visitation in the surrounding spontaneous regenerated plants due to competition for flower visitors. In what follows, we outline the limitations of our approach, then we discuss our main results concerning the efficacy of restoration using planted native trees. Finally we consider the implications of our results for restoration programmes.

Limitations of the study

The main limitation to our work might be related to the taxonomical resolution of the identification of flower visitors, even though we spent the same sampling effort in each treatment. Floral visitors identification is less accurate in forest than in naturally regenerated and restored forests, which might lead to an underestimation of floral visitors in native forests. However, this sampling effect in the observed network is predicted in tropical regions, where the structure of some habitats with high biodiversity can make access to flower visitor species more difficult than in the temperate regions (Ollerton & Cranmer 2002).

Practical constraints exist when implementing large-scale restoration programmes. In our case the costs of transporting and planting the many thousands of trees per hectare (*ca.* US 3,500.00) meant that the restored sites were near roads

and adjacent to each other, whilst the natural regeneration occurred in areas of the farm with more difficult access. While not ideal, we do not find spatial autocorrelation and the results can be explained by treatments. However, the practitioners responsible for implementing the restoration programme should be aware of the significantly increased value of a good experimental design and its importance for the evaluation of restoration goals.

Effect of treatment on floral abundance and visits, and the specialization of the flower-visitor networks

Differences in species composition might be reflecting differences in interaction distribution among pairs of species in the different communities. Ecologists often have depicted interaction networks with many species making few links and few species with many links (Bascompte *et al.* 2003, Jordano *et al.* 2003, Vasquez & Aizen 2003), as seen in this study. This topology of ecological networks is generally explained by “forbidden links” (Jordano *et al.* 2003), resulted of biological attributes of species that prevent the occurrence of some interactions (Vasquez 2005). We observed that in the restored forests there is a high number of generalized species, suggesting that in these communities there are less morphological constraints implying a trend to more generalization than the other habitat categories. Even though not statistically different, the greater number of interactions in restored forests might be a result of these weaker morphological constraints between flowers and visitors in this habitat category. There was also a trend towards a more specialized community in the native forest fragments. Certainly the high number of hummingbirds and butterflies in native forests, which mostly require flowers with a tubular corolla, imply in morphological match, which supports the observed trend of the native forests being more specialized. Furthermore, although disturbances may not affect equally species in a community, generally degraded lands present higher generalization level than undisturbed sites by increases in flower visitation frequencies, generally accompanied by strong changes in the composition of flower visiting species with addition of exotic flower visitors (Aizen & Vasquez 2006).

Effect of planted trees on the visitation of naturally regenerated plants

The spontaneously regenerated plants receive more visits in the naturally regenerated forests than in restored forests, demonstrating that they are more visited when not in the neighborhood of planted trees. Although mean visitation rate was not different between the two habitat types, this mean value may be masking differences at a species level. Given that there were no differences in number of flowers, land use and age of naturally regenerated and restored forests, the presence of planted trees seems the most likely cause of the difference in number of flower visits. These results suggest that planted tree species might be competing for visitors, so that fewer flower visitors are available for the naturally regenerated species. Although spontaneous regenerated plants shared only 30% of visitor species with planted trees in the restored forests, their visits represented six times more visits to the planted species in comparison to the spontaneous regenerated plants. In this context, planted species can be viewed as a perturbation on spontaneously regenerate community, decreasing flower visitation due to the interespecific competition (Aizen & Vasquez 2006). In addition, one fifth of the planted tree species are not regionally native, thus our results indicate that planting trees could have unexpected consequences acting as exotic plants (Lopezaraiza-Mikel *et al.* 2007). Mass flowering of a plant that could behave as an invading species with generalist visitation system could sustain a flower visitor community as rich as plant assemblage composed of several relatively specialized native plants (Aizen & Vasquez 2006). Although our data suggest that there might be competition for flower visitors between planted tree species and naturally regenerate plants in early stages of sucession, additional work is needed to determine whether this leads to decreases in reproduction of these plants.

Robustness to species losses of flower-visitor networks

While there are many studies considering the robustness of networks to species loss (e.g. Dunne *et al.* 2002, Fortuna and Bascompte, 2003, Srinivasan *et al*

2007), few of them use these techniques to applied ecology or to evaluate outcomes of restoration projects (Forup *et al.* 2008). Ideally, in order to self maintain processes restoration project should lead to resilient communities to future perturbations. Here we found a trend of high robustness to species losses under random removal in the restored forest in comparisons to the other treatments. While ecologists suspect that distribution of interactions in a community could affect emergent proprieties such stability and resilience (May 1973), testing this conclusively in the field remains, as yet, a tantalizing goal. It is interesting that the restored forests may be the more robust, although generally plant-pollinator networks are highly resistant to perturbation (Aizen & Vasquez 2006). Kaiser and colleagues (2010) found no differences in robustness to species loss between restored and not restored communities, while Forup and colleagues (2008) reported a trend towards greater robustness in their ancient heathlands in comparison to their restored ones. In spite of our reference sites of native forests were not pristine as they have had some degradation in the form of logging and harvesting of native ornamental plants (Busato *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2009), it seems that associated with high degree of specialization there are a lost of robustness of these networks. Complementary, the presence of higher number of generalized species in the restored forests might be responsible to the great robustness of species loss in this habitat, given that disturbed generalized communities could be more resilient to future perturbation (Carvalheiro *et al.* 2010, Tylianakis 2007), as highly connected species are important to network structure and stability (Bascompte *et al.* 2006).

PRATICAL IMPLICATIONS

Our study provides a number of practical recommendations for other restoration projects. First, restoration managers should avoid spatial confounding effects and endeavor to randomly distribute treatments and controls. Confounding geography and treatment may seem trivial to the statistically naïve, but it has real implications for the value of the data in providing guidance on the efficacy of restoration.

One way of ensuring that statistical nuances are understood at the outset of restoration projects is to increase collaboration between conservation practitioners (who have the knowledge and means to implement large scale restoration projects) and conservation academics (who have a good understanding of experimental design). Only rigorous experimental designs will provide assessments of restoration effectiveness. We also recommend that an effective management of restoration practice will require monitoring through the time. We sampled five-year-old restored forests, and it would be fascinating to have samples 10, 15 and 20 years after the start so the trajectories of the restoration of the three habitat categories can be followed as the effects of the treatments may change over time.

Our restoration treatment (planting native trees) had an unexpected impact on the relationship between spontaneously regenerated plants and their flower visitors. Unexpected effects are common however when ecology moves from the study of subsets species to the study of large interacting communities. Natural regeneration can be a powerful and cost effective restoration technique, especially in tropical landscapes which still have remnant patches of native forests (Santos *et al.* 2007, Norden *et al.* 2009, Tabarelli *et al.* 2010). Large scale field experiments, such as the one described here, can provide a powerful means of testing the best ways to restore habitats. Moreover, restoration projects provide landscape level manipulations, which can be transformed into impressive field experiments with relatively little extra budge. Combining habitat restoration with increased collaboration between restoration practitioners and restoration academics provides unparalleled opportunities to both make restoration ecology more effective and to test key concepts in community ecology.

References

- Aizen, M.A. & Vasquez, D.P. 2006. Flower performance in human-altered habitats.
In: L.D Harder y S.C.H. Barrett (eds.). *Ecology and Evolution of flowers*, pp 159-179,
Oxford University Press, UK.

- Aizen, M.A., Morales, C.L. & Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *Plos Biology* 6:396-403.
- Albretch, M., Duelli, O.M., Schmid, B. & Müller, C. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* 76:1015-1025.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J. & Olensen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olensen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interactions networks. *BioMed Central Ecology* 6.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vasquez, D.P. & Menzel, F. 2008. What do interaction networks metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89:3387-3399.
- Busato, L.C., Gobbo, P.R.S., Nave, A.G. & Rodrigues, R.R. 2007. Intermontes Project in the context of Brazilian field works and researches on restoration. In: R.R Rodrigues, S.V. Martins & S.Gandolfi (eds.). *High diversity forest restoration in degraded areas: methods and projects in Brazil*, pp.223-245, Nova Science Publishers Inc., New York.
- Carvalheiro, L.G., Barbosa, E.R.M. & Memmott, J. 2008. Pollinator networks alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45:1419-1427.
- Carvalheiro, L.G., Buckley, Y.M. & Memmott, J. 2010. Diet breadth influences how the impact of invasive plants is propagated through food webs. *Ecology* 61:1063-1072.
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. Willey Press, England.
- Dean, W. 1995. *With broadax and firebrand*. The destruction of the Brazilian Atlantic Forest. University of California Press, Berkeley.
- Dicks, L.V., Corbet, S.A. & Pywell, R.F. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology* 71:32-43.

- Dixon, K.W. 2009. Pollination and Restoration. *Science* 325:571-572.
- Dormann, C.F., Gruber B. & Fründ, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analyzing Ecological Networks. *R news* 8:8 - 11.
- Dormann, CF, Fründ, J, Blüthgen, N & Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2:7-24.
- Dunne, J.A., Willians, R.J. & Martinez, N.D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567.
- Fortuna, M.A. & Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the strucure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9:278-283.
- Forup, M.L. & Memmott J. 2005. The restoration of plant-pollinator interactions in hay meadows. *Restoration Ecology* 13:278-283.
- Forup, M.L., Henson, K.S.E, Craze, P.G. & Memmott, J. 2008. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology* 45:742-752.
- Goulson, D., Lye, G.C. Darvill, B. 2008. Decline and conservation of Bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53:191-208.
- Henson, K.E., Craze, P.G. & Memmott, J. 2009. The restoration of parasites, parasitoids and pathogens to heathland communities. *Ecology* 90:1840-1851
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, M. 2003. Invariant proprieties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6:69-81.
- Kay, M.K. & Shemske, D.W. 2004. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. *Ecology* 85:875-878.
- Kayser-Bunbury, C.N, Memmott, J. & Muller, C. 2009. Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:241-254.
- Kayser-Bunbury, C.N, Muff, S., Memmott, J., Muller, C. & Caflisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behavior. *Ecology Letters* 13:442-432.

- Kearns, C.A., Inouye, D.W. & Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112.
- Lamb, D., Erskine, P.D. & Parrotta, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310:1628-1632.
- Lopezaraiza-Mikel, M.E., Hayes, R.B., Whalley, M.R. & Memmott, J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10:539-550.
- May, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Memmott, J. & Waser, N.M. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceeding of the Royal Society of London B* 269:2395-2399.
- Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271:2605-2611.
- Morales, C.L. & Aizen, M.A. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interaction in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 94:171-180.
- Moran, E.F., Packer, A., Brondizio, E.S. & Tucker, J. 1996. Restoration of vegetation cover in the eastern Amazon. *Ecological Economics* 18:41-54.
- Munro, T.N., Fischer, J., Wood, J. & Lindenmayer, D.B. 2009. Revegetation in agricultural areas: the development of structural complexity and floristic diversity. *Ecological Applications* 19:1197–1210.
- Myers, N., Mitterneier, R. R., Mitterneier, C. G., da Fonseca, C. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nave & Rodrigues 2007. Combination of species into filling and diversity groups as forest restoration methodology. In: R.R Rodrigues, S.V. Martins & S.Gandolfi (eds.). *High diversity forest restoration in degraded areas: methods and projects in Brazil*, pp.103-126, Nova Science Publishers, Inc. New York.
- Nielsen, A. & Bascompte, J. 2007. Ecological networks, nestdness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95:1134-1141.

- Norden, N., Chazdon, R., Chao, A., Yi-Huei, J. & Vilchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:385-394.
- Oldroyd, B.P. 2007. What's killing American honey bees? *PLoS Biology* 5:1195-1199.
- Ollerton, J. & Cranmer, L. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialized? *Oikos* 98:340-350.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F & Poff, N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5:291-300.
- Parrotta, J.A, Turnbull, J.W. & Jones, N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:1-7.
- Parker, M.A. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* 5:301-306.
- Pickett, S.T.A, Cadenasso, M.L. & Bartha, S. 2001. Implication from the Buell-Small succession study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4:41-52.
- Power, M.E. 2001. Field biology, food webs models, and management: Challenges of context and scale. *Oikos* 94:118-129.
- R Development Core Team. 2005. *R: a language and environment for statistical computing*. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Renner, S.S. (1998) Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in tropics. In: D.W. Newbery, H.H.T Prints, and N.D. Brown (eds.). *Dynamics of tropical communities*, pp. 339-360, Blackwell Science, Oxford.
- Rezende, E.L., Lavabre, J.E., Guimarães Jr., P.R., Jordano, P. & Bascompte, J. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448:925- 929.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P, Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141-1153.
- Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S. & Nave A.G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142:1242-1251.

- dos Santos, K., Kinoshita, L.S. & dos Santos, F.A.M. 2007. Tree species composition and similarity in semideciduous forest fragments of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 135:268-277.
- Solé, R.V. & Montoya, J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceeding of Royal Society of London B* 268:2039-2045.
- Souza, F.M. & Batista, J.L.F. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forest in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191:185-200.
- Srinivasan, U.T, Dunne, J.A., Harte, J. & Martinez, N.D. 2007. Response of complex food web to realistic extinction sequences. *Ecology* 88:671-682.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P. & Peres, C.A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* *in press*.
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M. & Bedê, L.C. 2005. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 19:695-700.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. & Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoids food webs. *Nature* 445:202-205.
- Vamosi, J.C., Knight, T.M., Steets, J.A., Mazer, S.J., Burd, M. & Ashman, T.L. 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. *PNAS* 103:956-961.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. 2003. Null model analysis of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology* 84:2493-2501.
- Vásquez, D.P. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? *Oikos* 108:421-426.
- Verhulst, J., Kleijn, D. & Berendse, F. 2007. Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agri-environment schemes on breeding waders. *Journal of Applied Ecology* 44:70-80.

Table 1 Network metrics in each habitat categories: Reg - naturally regenerated forests, Res- restored forests and Nat - native forests. Mean \pm SE (n=3). KW test -Kruskall Wallis tests.

Network metrics	Reg	Res	Nat	KW test
Total species richness (T)	64.67 ± 5.03	79.33 ± 12.9	61 ± 14	$H = 3.47, p = 0.18$
Flowering plant richness (P)	16 ± 6.24	23 ± 4.58	18 ± 3.61	$H = 2.10, p = 0.35$
Flower visitor richness (A)	48.67 ± 10.41	56 ± 11.13	43 ± 11.27	$H = 1.44, p = 0.48$
Number of interaction (I)	68.67 ± 10.26	104.67 ± 24.09	62.33 ± 15.63	$H = 3.65, p = 0.16$
Proportion of plant visited ($P\%$)	62.27 ± 6.72	59.27 ± 9.36	62.7 ± 6.98	$H = 1.41, p = 0.49$
Degree of specialization (H^2)*	0.62 ± 0.11	0.62 ± 0.07	0.80 ± 0.05	$H = 5.42, p = 0.07$

* Quantitative metric calculated based on the total number of visits with no correction by the number of flowers and duration of observation.

Table 2 Floral abundance, visitation rate and total number of visits in naturally regenerated forests and in restored forests showing data of spontaneous plants in the both habitats and planted trees in restored forests. Mean and CV (SD/Mean).

Sites	Naturally regenerated Forests				Restored Forests							
					spontaneous regenerated plants				planted trees			
	1	2	3	Total	1	2	3	Total	1	2	3	Total
Floral Abundance (*10 ³)/plot	34.45 (1.24)	16.03 (16.98)	9.43 (1.17)	19.97 (1.52)	37.94 (2.52)	11.59 (1.53)	9.33 (1.70)	19.62 (2.94)	6.77 (1.34)	19.47 (0.77)	12.02 (1.60)	12.75 (1.19)
Visitation Rate (*10 ⁻⁴)/plot	9 (1.56)	2 (1.00)	8 (1.62)	7 (1.57)	15 (0.73)	12 (0.83)	7 (1.86)	11 (1.00)	11 (1.67)	8 (1.23)	3 (0.69)	8 (1.50)
Number of Visits/plot	127 (1.05)	77 (0.80)	42 (0.90)	80 (1.11)	31 (0.84)	24 (0.83)	31 (0.77)	28 (0.79)	50 (1.04)	39 (1.05)	25 (0.96)	39 (1.05)

Table 3 Robustness to species loss in each habitat categories: naturally regenerated forests (Reg); restored forests (Res) and native forests (Nat). Simulation models considered species removal by random; species removal by least connected species and species removal by most connected species. Mean \pm SE (n=3).

	Reg	Res	Nat
Plant <i>random</i>	0.49 \pm 0.01	0.53 \pm 0.05	0.47 \pm 0.01
Plant <i>least</i>	0.68 \pm 0.08	0.70 \pm 0.06	0.60 \pm 0.05
Plant <i>most</i>	0.29 \pm 0.16	0.39 \pm 0.08	0.47 \pm 0.01
Visitor <i>random</i>	0.65 \pm 0.03	0.71 \pm 0.01	0.65 \pm 0.02
Visitor <i>least</i>	0.63 \pm 0.09	0.76 \pm 0.06	0.63 \pm 0.03
Visitor <i>most</i>	0.55 \pm 0.10	0.51 \pm 0.05	0.52 \pm 0.05

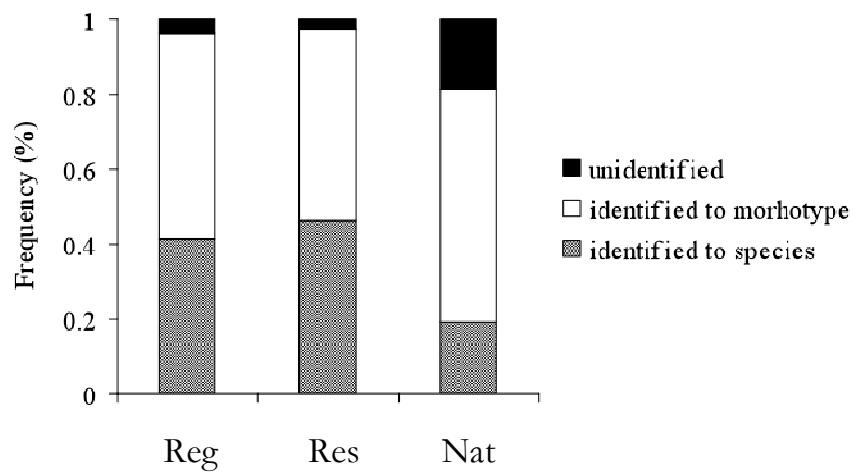


Figure 1 Frequency of taxonomic resolution of flower visitor species in the three habitat categories: unidentified - specimen could not be identified; identified to morphotype - specimen was identified to species or another taxonomic group during the observation of flower visitors on flowers and identified to species – specimen was identified to species either by a taxonomist or by the observers.

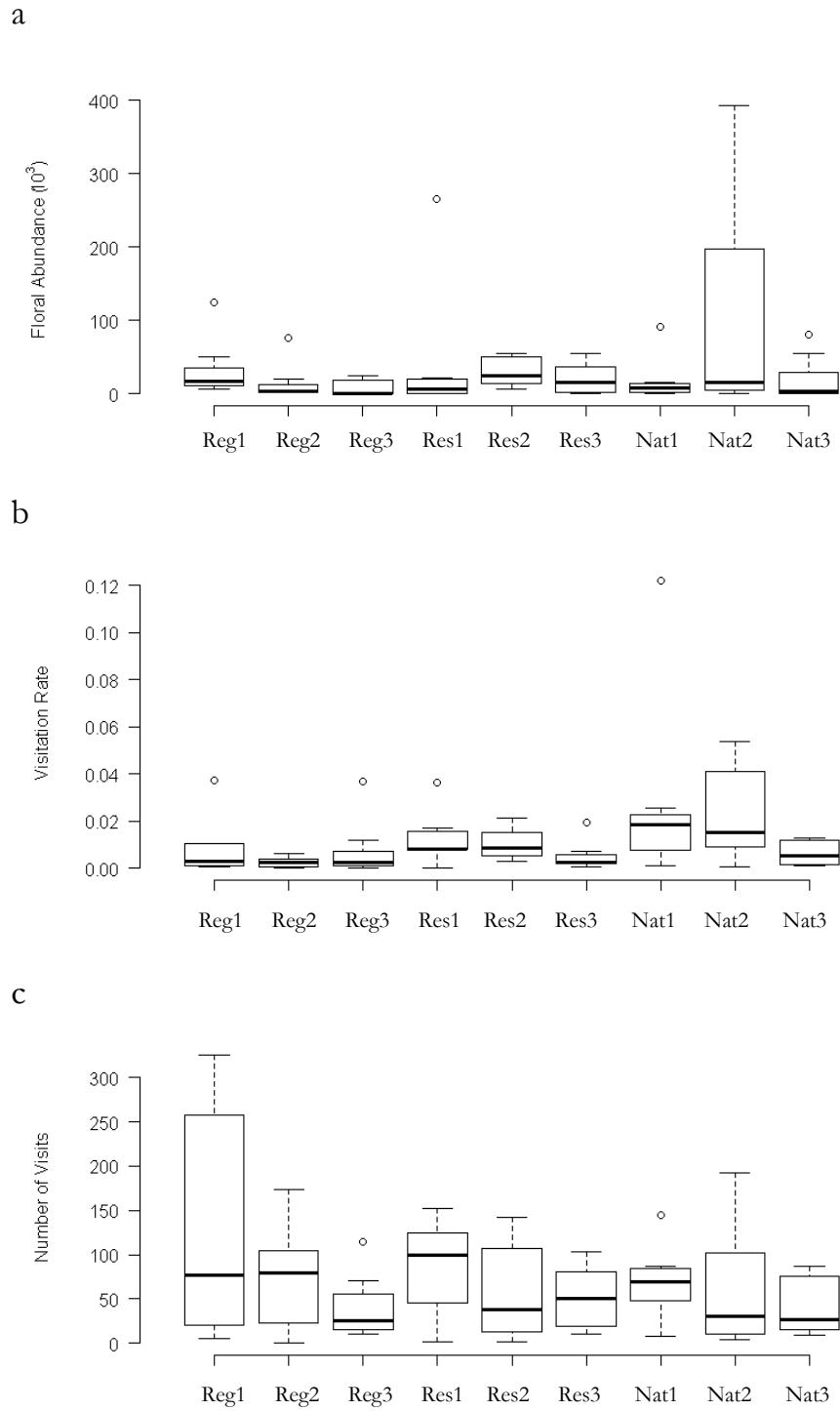
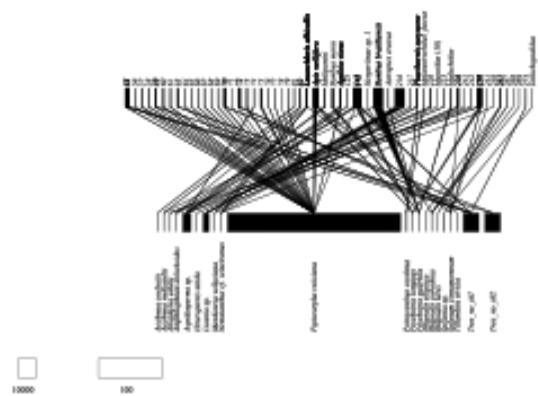
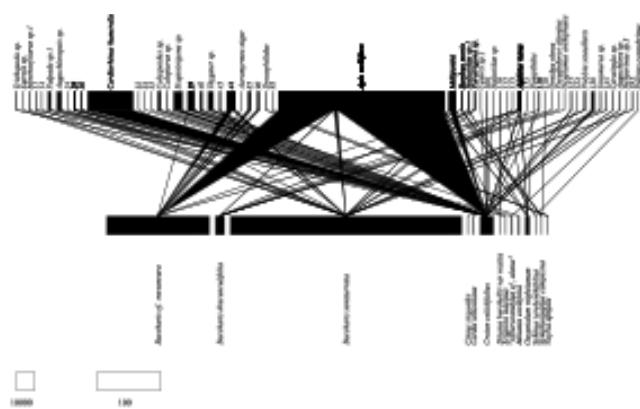


Figure 2 Floral abundance (a), visitation rate (b) and number of visits (c) in each site of naturally regenerated forests (Reg1-3), restored forests (Res1-3) and native forests (Nat1-3). Floral abundance represents the total number of flower per plot. Visitation rate is the mean of visitation rate per plant individual in each plot. Each point in the graph corresponds to a plot (100m²).

Native forest



Regenerated forest



Restored forest

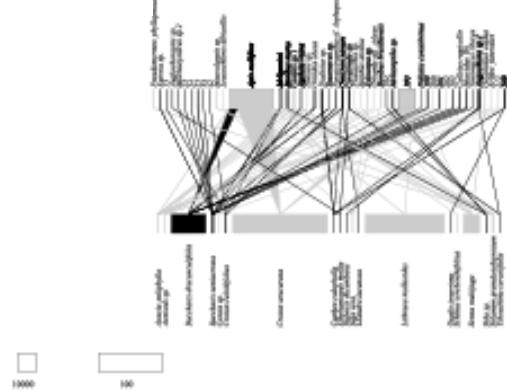


Figure 3 Quantitative networks of flower–visitor communities at the different habitat categories. In each web the rectangles represent plant species (bottom of each web) and flower visitor species (top of each web). Links between rectangles represent interactions between species and the width of the lines indicates total interaction frequency between an interacting pair of species. Planted trees and their interactions are shown in grey in restored webs. The three webs are drawn to the same scale.

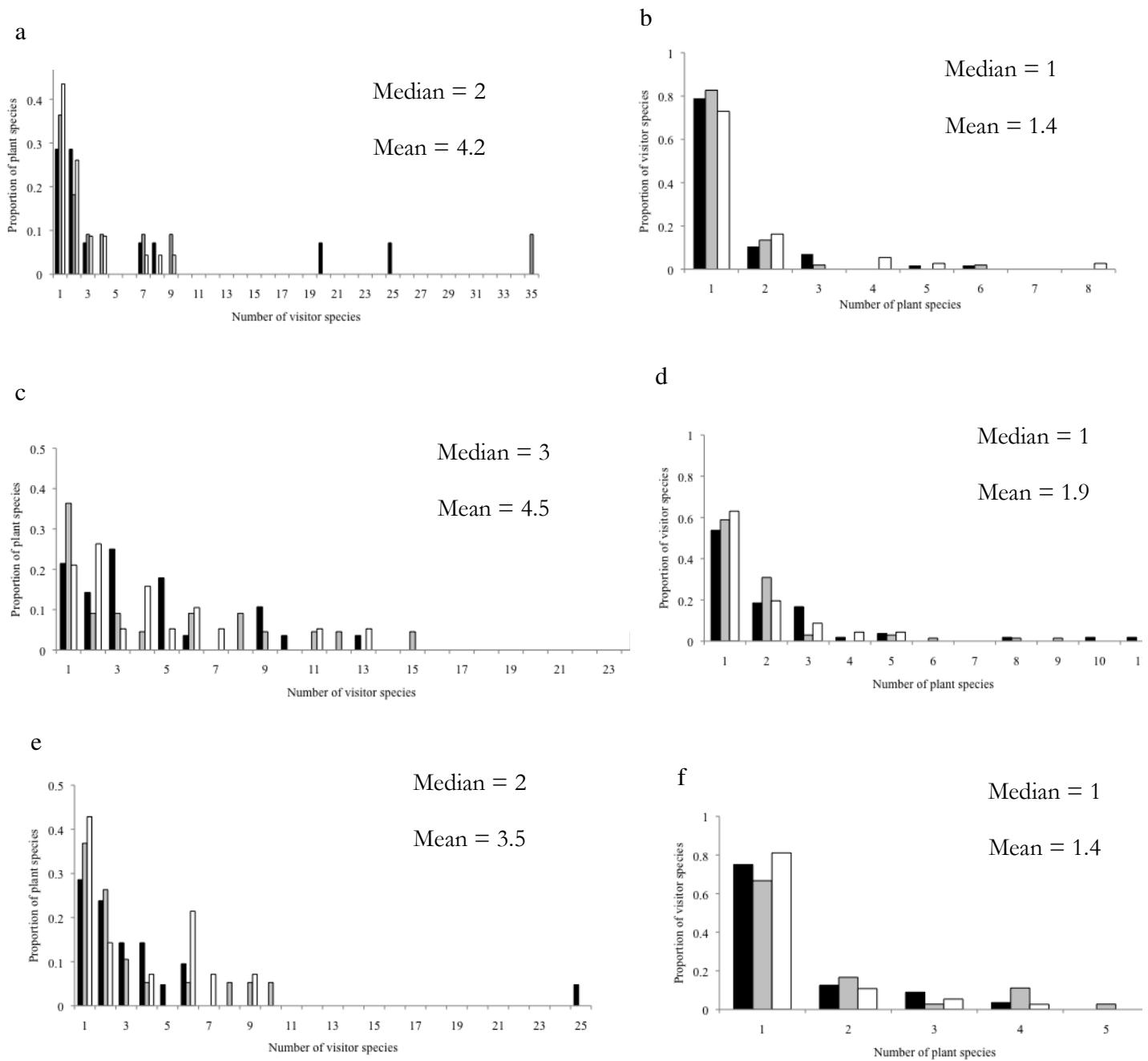


Figure 4 Frequency distribution of the number of visitor species per plant species and the number of plant species per visitor species for each of the three habitat category: naturally regenerated forests (Reg a-b), restored forests (Res c-d) and native forests (Nat e-f). Medians and means of the number of links per species were displayed for each treatment, pooling the values of the replicates.

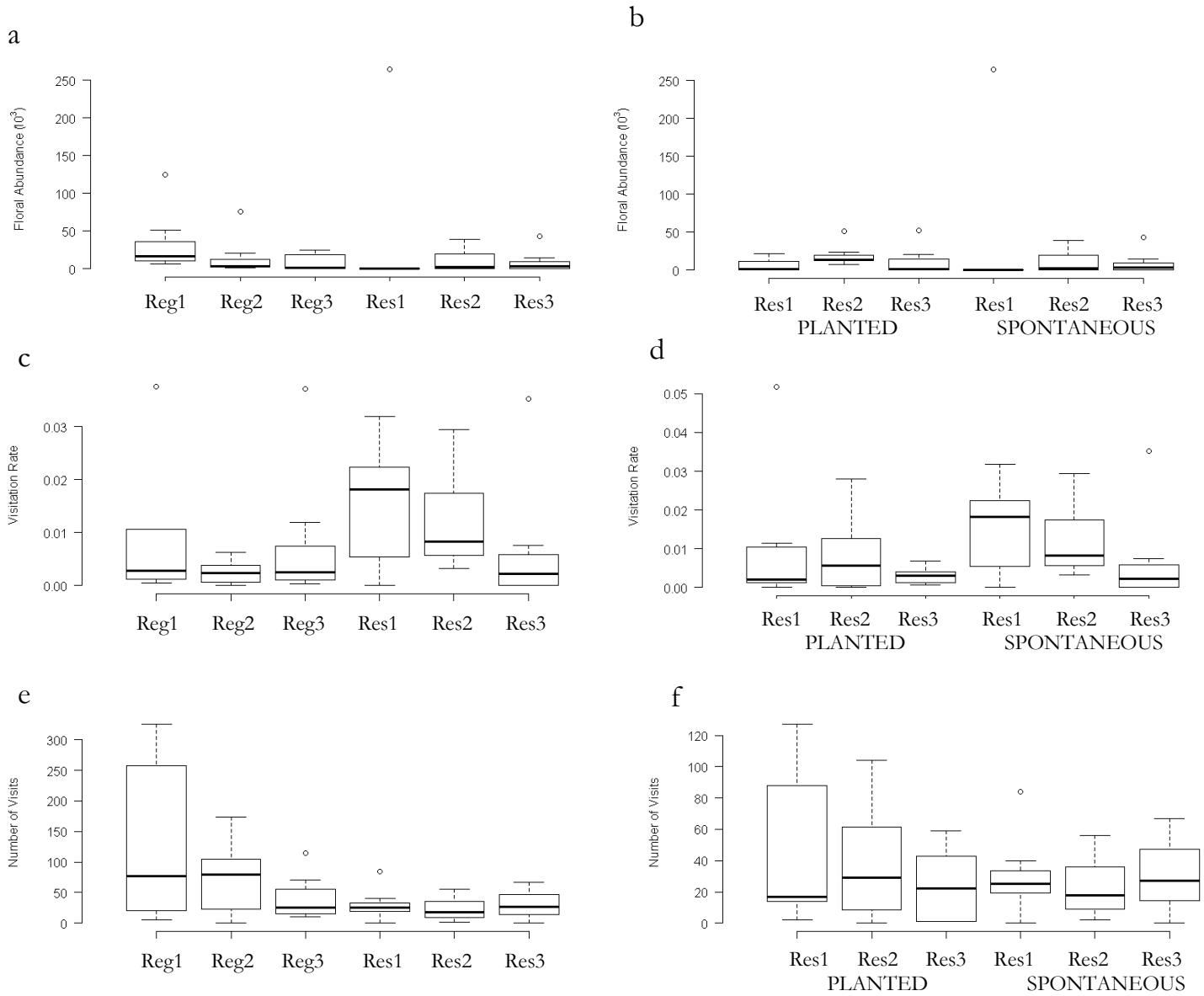


Figure 5 Floral abundance (a-b), visitation rate (c-d) and number of visits (e-f) of spontaneous plants in the sites of naturally regenerated forests (Res 1-3) and spontaneous plants in sites of restored forests (Res 1-3) and the same parameters of planted trees and naturally spontaneous plants in restored forests (Res1-3). Floral abundance represents the total number of flower per plot. Visitation rate is the mean of visitation rate per plant individual in each plot and number of visits the total number of visits per plot. A plot corresponds to $100m^2$.

Appendix 1 Planted tree species at the restored forests that have grew since 2001 during the restoration programme at Fazenda Intermontes (Nave & Rodrigues 2007). * Species in flower sampled in 2006. † Exotic species of Atlantic Rain Forest Biome. # Exotic species of regional flora to the study site (source: Brazilian policy, SMA-SP 47/2003).

Family	Species
Anacardiaceae	<i>Lithraea molleoides</i> Engl. *
	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi *
	<i>Schinus molle</i> Raddi * #
Annonaceae	<i>Rollinia sylvatica</i> (A.St.-Hil.) Martius
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cylindrocarpum</i> Müll.Arg.
	<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll.Arg.
	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC. #
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera *
Bignoniaceae	<i>Jacaranda cuspidifolia</i> Mart. #
	<i>Jacaranda mimosifolia</i> D.Don †
	<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Mart. ex A. DC.) Standl.
	<i>Tabebuia heptaphyla</i> (Vell.) Toledo
	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. Ex A. DC.) Standl.
Bixaceae	<i>Bixa orellana</i> L.

continued ...

Family	Species
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell. *
	<i>Cordia myxa</i> L.†
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Streud. #
Combretaceae	<i>Terminalia brasiliensis</i> (Cambess. ex A.St.-Hil.) Eichler
Connaraceae	<i>Connarus regnellii</i> G.Schellenb.
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.
	<i>Croton floribundus</i> Spreng.
	<i>Croton urucurana</i> Baill. *
	<i>Joannesia principes</i> Vell. #
	<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax
	<i>Sebastiania serrata</i> Müll.Arg #
Fabaceae	<i>Bauhinia purpurea</i> Wall. †
Caesalpinoideae	<i>Bauhinia forficata</i> Benth. *
	<i>Caesalpinia peltophoroides</i> Benth. #
	<i>Cassia tora</i> L.
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.
	<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne
	<i>Hymenea courbaril</i> L.
	<i>Peltophorum dubium</i> Taub.
	<i>Pterogyne nitens</i> Tul. *

continued ...

Family	Species
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake
	<i>Senna alata</i> (L.) Roxb. #
	<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S. Irwin & Barneby*
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby *
	<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S. Irwin & Barneby
	<i>Chamaecrista</i> sp. *
Fabaceae	<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemin ex Benth.
Faboideae	<i>Erythrina speciosa</i> Andrews *
	<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth. #
	<i>Lonchocarpus muehbergianus</i> Hassl.
	<i>Machaerium hirtum</i> Stellfeld
	<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.
	<i>Myroxylon puruiferum</i> L.F
	<i>Platypodium elegans</i> Vogel
	<i>Poecilanthe parviflora</i> Benth.
	<i>Pterocarpus violaceus</i> Vogel
	<i>Sesbania sesban</i> Fawc. & Rendle #
Fabaceae	<i>Acacia polyphylla</i> DC. *
Mimosoideae	<i>Albizia bassleri</i> (Chodat) Bur Kart.

continued ...

Family	Species
	<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg. #
	<i>Anadenathera macrocarpa</i> Benth. #
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong
	<i>Inga marginata</i> Willd.
	<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart
	<i>Inga vera</i> Willd. *
	<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze
	<i>Mimosa scabrella</i> Benth. *
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.
	<i>Piptadenia paniculata</i> Benth.
Flacourtiaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Spreng.
Lamiaceae	<i>Aegiphyla sellowiana</i> Cham. *
	<i>Vitex montevidensis</i> Cham. #
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez.
	<i>Nectandra leucantha</i> Nees & Mart.
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.
Lythraceae	<i>Lafoensia glyptocarpa</i> Koehne (Nees) Mez †
Malvaceae	<i>Chorisia speciosa</i> A. St.-Hil.
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. *

continued ...

Family	Species
	<i>Helicocarpus popayanensis</i> L.
	<i>Luehea divaricata</i> Mart. *
	<i>Luehea grandifolia</i> Mart. *
	<i>Pachira aquatica</i> Aubl. †
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.
Myrsinaceae	<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez
Myrtaceae	<i>Campomanesia neriiforme</i> (O. Berg) Nied.
	<i>Eugenia bocainensis</i> Mattos
	<i>Eugenia cerastifolia</i> Miq. #
	<i>Eugenia florida</i> DC.
	<i>Eugenia involucrata</i> DC.
	<i>Eugenia platysema</i> O.Berg. #
	<i>Eugenia pluriflora</i> DC.
	<i>Eugenia pruinosa</i> D.Legrand.
	<i>Eugenia uniflora</i> L.
	<i>Hexachlamys edulis</i> (O.Berg) Kausel & D.Legrand
	<i>Psidium catleyanum</i> Sabine
	<i>Psidium guajava</i> L. †
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz
Phytolacaceae	<i>Seguiera langsdorffii</i> Moq.

continued ...

Family	Species
Polygonaceae	<i>Triplaris americana</i> Cham.
Rosaceae	<i>Eribotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl. †
	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.
	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.
Rutaceae	<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St-Hil) A.Juss ex Mart.
	<i>Zanthoxylum chiloperone</i> (Mart. Ex Engl.
	<i>Zanthoxylum hyemale</i> A.St-Hill
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Camb.
	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk. #
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.
Solanaceae	<i>Acanthus arborescens</i> (L.) Schldl *
	<i>Cestrum mariquitiense</i> Kunth *
	<i>Solanum concinnum</i> Sendtn. *
	<i>Solanum granulos-leprosum</i> Dunal *
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul
Verbenaceae	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.
	<i>Cytharexylum myrianthum</i> Cham.

Capítulo 4

**Diversidade funcional mensurada por flores e
visitantes florais em florestas tropicais
restauradas**

Resumo

Diversidade funcional contribui para elucidar processos ecossistêmicos provendo informações sobre características das espécies e suas interações. Devido à contínua alteração dos ecossistemas, restauração ecológica visa reestabelecer atributos de estrutura e função de um dado habitat. Avaliamos a formação de grupos funcionais de plantas baseados em atributos florais (sistema sexual, recurso floral, cor, morfologia e abundância floral) e freqüência de visitas em flores em florestas naturalmente regeneradas, florestas restauradas e florestas nativas e se esses grupos diferem entre os as categorias de florestas. Ainda, verificamos a contribuição das espécies plantadas para a diversidade funcional relacionada às flores. As três categorias de florestas apresentaram grande número de flores pequenas, sendo que florestas nativas possuem mais espécies de corolas maiores que 3 cm. Das 172 espécies em flor avaliadas, 21 grupos funcionais baseados em atributos florais foram estabelecidos havendo diferenças significativas no número de espécies que contribuíram para compor os grupos funcionais em cada tratamento, onde as espécies da floresta restaurada dominaram três grupos e a floresta nativa apresentou representantes distribuídos equitativamente pelos grupos, sem dominância. Quando avaliados separadamente, florestas regeneradas naturalmente apresentaram 10 grupos funcionais, floresta restaurada 14 grupos e na floresta nativa nove. As categorias de florestas diferem entre si quanto à composição de grupos funcionais, porém a dissimilaridade entre os grupos é baixa. Pólen foi a variável que mais contribui para diferenciação dos grupos. As espécies plantadas formaram grupos funcionais exclusivos nas florestas restauradas, contribuindo para uma maior diversificação em atributos funcionais florais em tais comunidades, mas não mais do que a diversificação funcional que as plantas regenerantes espontaneamente contribuíram. A formação de agrupamentos utilizando as freqüências de visitas dos visitantes florais e das plantas apresentou diferenças entre tratamentos. Os grupos funcionais formados seguindo as freqüências de visitas com e sem *Apis mellifera* tiveram alta correlação. Redes de interação entre grupos funcionais de plantas e categorias taxonômicas de visitantes reforçaram as diferenças encontradas em que os visitantes florais

parecem não seguir fielmente grupos funcionais de flores. Os atributos florais observadas forneceram mais informações sobre a diversidade funcional destas comunidades do que quando avaliados apenas pela riqueza de espécies, porém tais características não foram adequadas para indicar quais atributos definem o padrão de visitação nas florestas regeneradas e restauradas.

Palavras-chaves: análise de agrupamento, grupos funcionais, redes de interação flores-visitantes, restauração ecológica.

INTRODUÇÃO

Declínios na biodiversidade têm motivado pesquisadores a compreender como mudanças em diversidade biológica podem afetar funcionamento de ecossistemas (Hooper *et al.* 2005). Diversidade funcional é provavelmente o componente da biodiversidade mais relevante para avaliar tais mudanças (Naeem & Wright 2003) já que contribui com informações sobre características das espécies e suas interações com o ambiente. Apesar da interpretação da diversidade funcional ser complexa, bem como a definição dos grupos funcionais de difícil resolução (Petchey & Gaston 2006), este aspecto da diversidade tem contribuído para elucidar processos ecossistêmicos (Tilman *et al.* 1997/2001, Hooper *et al.* 2005). Devido à contínua alteração dos ecossistemas, restauração ecológica passou a ser uma importante linha de pesquisa que procura utilizar informações sobre sistemas biológicos para restaurar habitat degradados. A restauração ecológica visa reestabelecer atributos de estrutura e função de um dado ecossistema, (Young 2000, Fiedler & Groom 2006). Assim, o conhecimento sobre a variação de características funcionais de espécies em comunidades com diferentes níveis de degradação e/ou recuperação tem grande valia no aprimoramento de ações de restauração (Cairns & Heckman 1996).

Recentemente, grande ênfase tem sido dada ao retorno de processos ecológicos em projetos de restauração (Palmer *et al.* 1997, Parker & Pickett 1997, Jentsch 2007). Além disso, parâmetros de avaliação de ambientes restaurados poderiam utilizar o retorno de espécies-chave estruturadoras de cadeia trófica ou grupos funcionais necessários para o desempenho de um processo em particular (p.e. reprodução) (Palmer *et al.* 1997). Contudo, estudos que avaliam diretamente efeitos de grupos funcionais em processos ecológicos de comunidade ainda são raros em ecologia da restauração, sendo estes resultados críticos para maior compreensão do futuro da restauração (Middleton & Grace 2004).

Nesse contexto, o estudo de redes tróficas parece ser um caminho para prover pistas sobre a eficiência de práticas de restauração (Watts & Didham 2006, Forup *et al.* 2008,

Carvalheiro *et al.* 2008, Kaiser-Bunbury *et al.* 2009), uma vez que compreendem conjuntos relativamente grandes das interações entre espécies em uma dada comunidade (Jordano *et al.* 2003). Dentre as interações interespecíficas que compõem as redes tróficas, as interações entre plantas e visitantes florais estabelecem importante elo funcional para dinâmica e diversidade em comunidades terrestres (Memmott 1999). Em análises de redes de interação o número de possíveis interações é definido pelo produto entre número de espécies de plantas e número de espécies de visitantes florais. Porém, apenas uma fração das interações possíveis é realmente observada (Jordano 1987, Waser *et al.* 1996). Existem interações entre espécies que sua ocorrência não é possível devido à falta de sincronia fenológica ou devido às limitações morfológicas (“*forbidden links*”, Jordano *et al.* 2003, Vasquez 2005). Considerando estes aspectos, teríamos que caracteres florais específicos seriam importantes na estruturação de redes de interação entre flores e visitantes florais, visto que estes poderiam reduzir o número de interações. Além disso, visitantes florais apresentam preferências em relação aos recursos florais (néctar, pólen ou óleo) e atributos como cor são percebidos de modo distinto pelos visitantes florais (Ohasi & Yahara 2001, Weiss 2001). De modo complementar, valores associados ao tamanho da flor podem estabelecer limitações para potenciais visitantes florais, determinando a força de interação entre um par de espécies. O número de visitas de visitantes que procuram néctar, por exemplo, pode ser restringido pelo comprimento e diâmetro de abertura de corola e tais atributos explicaram 71% da variação em número de visitas em uma comunidade entre plantas e visitantes florais no Mediterrâneo (Stang *et al.* 2006). Porém, estudos como este ainda são raros por falta de informações morfológicas das espécies (Olesen & Jordano 2002, Vasquez 2005). A compreensão das causas de variações em número de visitas é essencial para a conservação e restauração de comunidades de plantas e visitantes florais (Johnson & Steiner 2000, Stang *et al.* 2006).

Plantas e visitantes florais podem ser agrupados por seus atributos morfológicos no sentido de verificar como variações na diversidade funcional podem alterar estabilidade de redes de interação entre flores e seus visitantes na comunidade (Fontaine *et al.* 2006).

Baseado nesse fato, nós avaliamos a formação de grupos funcionais baseados em atributos florais e se ocorrem diferenças na formação de grupos entre florestas naturalmente regeneradas, florestas restauradas e florestas nativas. Adicionalmente, analisamos quais variáveis contribuem para a descrição de grupos funcionais em cada tratamento e qual a contribuição das espécies plantadas para a diversidade funcional relacionada às flores. Posteriormente, baseado na freqüência de visitantes florais verificamos se há coerência na formação dos grupos funcionais baseado nesta variável com a feita pelos atributos florais. Com base nestas informações, avaliaremos se as relações entre grupos funcionais baseado nos atributos das plantas e da resposta dos visitantes florais diferem entre os tratamentos (floresta naturalmente regenerada (Reg), floresta restaurada (Res) e floresta nativa (Nat)).

Considerando que práticas de restauração têm provado ser efetivas para o retorno de aspectos estruturais e funcionais da biodiversidade (Forup *et al.* 2008), esperamos que diferenças em diversidade estrutural entre florestas naturalmente regeneradas, florestas restauradas e florestas nativas sejam acompanhadas por diferenças em diversidade funcional. Nós prevemos que as categorias florestais apresentarão diferenças em número e composição de grupos funcionais baseado em morfologia floral, onde florestas nativas conterão o maior número de grupos funcionais e consequente formação de compartimentos na topologia da rede de interações.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Nos últimos 200 anos, grande parte da Mata Atlântica brasileira foi derrubada e queimada para produção de madeira e criação de gado, restando apenas 11% da floresta nativa original (Dean 1995, Ribeiro *et al.* 2009). Nesta região, restauração de habitat é predominantemente realizada por companhias hidroelétricas e mineradoras para compensar os danos ambientais que causam. No caso desse estudo, a Companhia de

Cimento Ribeirão Grande comprou uma fazenda de 337 ha no município de Ribeirão Grande (Fazenda Intermontes, lat 24°12'44"S/48°26'14"W) e desenvolveu um projeto de restauração começando pela remoção do gado e proteção das áreas contra o fogo. Na segunda fase do projeto (2001/2002), árvores de espécies nativas foram plantadas em alguns pastos abandonados e outras áreas de pastos foram deixadas para regeneração natural. Como resultado desse programa de restauração, havia da fazenda áreas de florestas naturalmente regeneradas e áreas de florestas restauradas de mesma idade e uso similar de solo. Além disso, a fazenda continha alguns fragmentos remanescentes de floresta nativa com nível médio de degradação dado o corte seletivo de madeira e extração de espécies ornamentais (Busato *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2009).

As florestas restauradas foram plantadas com espécies nativas da Mata Atlântica na proporção pioneira: não-pioneira de 1:1, usando 116 espécies de árvores (legislação ambiental do Estado de São Paulo exige o plantio de no mínimo 80 espécies em programas de restauração, Resolução 47/08, Rodrigues *et al.* 2009). Nós usamos as três categorias florestais como a base para nosso desenho experimental: florestas naturalmente regeneradas (Reg), florestas restauradas (Res) e florestas nativas (Nat) e cada categoria teve três áreas amostradas, totalizando nove áreas. As distâncias entre áreas variaram entre 400 a 1700 m. Dentro de cada área, sete parcelas de 10 x 10 m e 20m de distâncias entre elas foram amostradas. Durante 2006, nas estações de verão (fevereiro-março), outono (junho), inverno (agosto) e primavera (outubro-novembro) coletamos as informações para este estudo. Como o objetivo do estudo não é avaliar variações temporais, nós juntamos os dados de todas as estações.

Construção das redes de interação flores-visitantes

Plantas. Amostramos todas as espécies em flor em cada parcela, contando as unidades florais de cada indivíduo de planta. A unidade floral é definida como uma única flor, ou parte de uma inflorescência, da qual uma abelha de porte médio tem que voar para alcançar

outra unidade floral da mesma espécie (Dicks *et al.* 2002). O número de unidades florais de plantas de grande porte ou de plantas com elevado número de inflorescências foi estimado multiplicando-se o número médio de flores abertas por inflorescência pelo número médio de inflorescências por galhos e pelo número médio de galhos na planta. Para cada tratamento foi calculado o número de flores médio entre as três áreas e os números de flores foram categorizados em dados binários aditivos por espécies: de 0 a 50 flores, de 51 a 500 flores, de 501 a 1000 flores, de 1001 a 5000 flores, de 5001 a 10000 flores e mais de 10000 flores. Com isso, acessamos o papel da abundância das flores na relação de visitantes e morfologia floral oferecendo um fator dinâmico para a formação dos grupos funcionais entre áreas.

Cada espécie vegetal foi classificada pelos atributos: 1) sistema sexual (hermafrodita, monóica ou dióica); 2) recurso floral (néctar, pólen, óleo ou resina ou tecido) e 3) cor (tons opacos – branco a creme; tons amarelados – amarelo a laranja claro, tons violáceos – rosa a azulados claros e tons avermelhados – vermelho e roxos). Adicionalmente, três flores de todos os indivíduos em flor foram medidas em cada parcela. Medidas de tamanho de partes florais em que o visitante pode pousar (superfície de pouso), comprimento da corola e diâmetro de abertura da corola foram mensuradas utilizando paquímetro digital, muitas vezes com ajuda de lupa em laboratório. Para as espécies que oferecem apenas pólen, óleo, resina ou tecido, nas quais o comprimento e diâmetro da corola não restringem a coleta do recurso floral pelos visitantes, estas medidas foram inseridas na planilha como zero. Para cada espécie foram calculadas médias para cada variável por tratamento. As três medidas florais também foram categorizadas em dados binários sendo que, para superfície de pouso e para o comprimento da corola as categorias foram divididas de 3 em 3 mm e para diâmetro de abertura de corola de 2 em 2 mm. Assim, a matriz com as características morfológicas das flores é formada por dados binários e independentes. Distribuições do número de espécies de plantas e de visitantes florais por variável são apresentadas por tratamento para avaliar o perfil da comunidade quanto a distribuição das flores e de visitantes florais utilizam tal recurso. Espécies cujas flores não puderam ser coletadas ou

cujas informações de sistema sexual não estão disponíveis na literatura não foram incluídas neste estudo (14 espécies).

Visitantes florais. Das sete parcelas em cada área, escolhemos quatro com o maior número de espécies em flor de cada estação para amostrar as interações. A cada dia uma área foi amostrada quanto aos indivíduos em flores em cada uma das sete parcelas e posterior observação dos visitantes florais das 9h00 às 18h30 em quatro das sete parcelas. Após esse horário todas as flores de todos os indivíduos foram coletadas para que medidas pudessem ser tomadas em laboratório. Dois observadores ficaram 75 minutos em cada parcela amostrando a identidade e número de visitas de cada espécie de visitante floral em cada espécie de planta. O tempo de observação em cada indivíduo foi controlado e freqüentemente foi possível observar mais de uma planta por vez. Os observadores amostraram apenas visitantes que tiveram contato com estruturas reprodutivas. Observações de visitantes foram amostradas apenas em dias ensolarados e com ventos moderados. Como cada parcela foi amostrada duas vezes no dia, uma no período da manhã e outra no período da tarde, totalizando 150 minutos de observação por parcela. Dado que quatro parcelas foram amostradas por área, 10 horas de observação de visitantes florais foram realizadas por dia em cada área em cada uma das estações.

Considerando que existe diferença na visibilidade das flores, dependendo da espécie observada, desenvolvemos uma escala de classificação para cada espécie de planta. A escala é baseada na localidade (florestas regeneradas naturalmente, florestas restauradas e florestas nativas), na forma de vida (árvores, arbustos, ervas, lianas e epífitas) e densidade de folhas (alta – mais de 66% de galhos com folhas e baixa – menos de 66% de galhos com folhas), pois tais características limitam a observação de visitantes em toda a planta. A seguir, o número total de unidades florais foi corrigido para cada espécie, multiplicando-se o valor por um fator de correção (0.1 to 1.0). Procuramos deste modo, nos aproximar do número de flores que pudemos observar recebendo visitas.

A fim de detectar um padrão geral, considerando todas as florestas dados das quatro estações e todas as áreas foram juntados. As espécies de visitantes florais foram agrupadas em categorias taxonômicas: *Apis mellifera*, abelhas nativas, vespas, formigas, moscas, borboletas, besouros e beija-flores. Consideramos *Apis mellifera* uma categoria separada por ser um visitante floral exótico. A taxa de visitação entre cada grupo de visitantes em uma dada espécie de flor foi calculado seguindo a seguinte equação:

$$TVji = \sum_{j=1}^n (Vi \div Fj \div Tj),$$

onde *taxa de visitação (TV)* entre uma *espécie de planta (j)* e uma *espécie de visitante floral (i)* é o *número de visitas* de cada espécie de visitante realizado na planta (*V*) pelo *número de unidades florais* corrigidas na planta (*F*), pelo *tempo de observação* naquela planta em minutos (*T*). Essa equação padroniza diferenças em abundância floral e duração de observação entre espécies de plantas. A taxa de visitação de uma dada categoria taxonômica de visitantes florais em um dado tratamento é dada pela somatória da interação entre plantas e visitantes pertencentes a esse grupo. Para se obter a taxa de visitação do par (espécie de planta e categoria taxonômica de visitantes) em um tratamento, foi calculada a média entre áreas dentro de cada tratamento.

Análise de Dados

Para verificar a existência de grupos funcionais a partir de características morfológicas das flores, todas as espécies em flor foram agrupadas em cada tratamento utilizando a análise de agrupamento pelo algoritmo UPGMA (*Unweighted pair-group average*) (Petchey & Gaston 2006). O dendograma é construído a partir de informações sobre características das espécies e pode ser considerado como a descrição das relações funcionais em comum entre espécies da comunidade. Visto que a matriz de caracteres florais é qualitativa, usamos o índice de similaridade Kulczynski, por este trabalhar com dados binários e levar em conta

diferenças de riqueza entre os grupos comparados. Consideramos espécies pertencentes do mesmo grupo quando compartilham 80% dos atributos em comum. No caso da formação de grupos, as variáveis que mais contribuíram para os agrupamentos na comunidade foram avaliadas com o método de porcentagem de similaridade (Simper). As diferenças de grupos funcionais baseados em atributos florais entre tratamentos foram testadas com ANOSIM de uma via, pelo índice de similaridade Kulczynski. A significância é computada por permutações de Monte Carlo, com 10.000 repetições. Para comparações de pares de tratamentos utilizamos a correção de Bonferroni.

Com a finalidade de verificar se os grupos formados com base em características florais podem ser considerados similares do ponto de vista dos visitantes florais, nós reagrupamos as espécies vegetais que receberam visitas com o mesmo método descrito acima. Em seguir, dados de visitação por categoria de visitantes (*Apis mellifera*, abelhas, vespas, formigas, moscas, borboletas, besouros e beija-flores) foram transformados com a padronização z, para que todos os valores tenham média 1 e desvio padrão 0. Adicionalmente, adicionamos o valor mínimo transformado de cada variável dentro de cada tratamento a cada valor para obtermos apenas valores positivos. Para testar se a formação de grupos baseadas em atributos florais é semelhante à formação de grupos a partir da visitação floral usamos teste de Mantel (Mantel, 1967), correlacionando as duas matrizes de similaridade: grupos de plantas pelas flores – matriz qualitativa com índice de similaridade Kulczynski e grupos de plantas pelos visitantes – matriz quantitativa com índice de similaridade Bray-Curtis. Adicionalmente, repetimos as comparações entre matrizes de similaridade entre plantas pelos atributos das flores e plantas pela visitação sem *Apis mellifera* para avaliar o efeito desse vetor na rede de interação. Com base nisso, novamente testamos se as relações entre grupos de plantas do ponto de vista dos polinizadores dependem da categoria de floresta com ANOSIM (comparação entre tratamentos). Todas as análises descritas foram realizadas no Software PAST (Hammer *et al.* 2001). Redes de interação entre os grupos funcionais de espécies em flor gerados pela análise de agrupamento e as categorias taxonômicas de visitantes florais para cada um dos

tratamentos foram construídos no pacote Biparite (Dormann *et al.* 2008, Dormann *et al.* 2009) no R (R Development Core Team 2005).

RESULTADOS

Das 172 espécies em flor avaliadas, florestas regeneradas naturalmente apresentaram 61 espécies, florestas restauradas 84 e florestas nativas 55. Nenhuma espécie em flor ocorreu nas três categorias. No total, cem espécies em flor tiveram suas flores visitadas.

As três categorias de florestas apresentaram grande número de espécies cujas flores são de tamanho reduzido, com tamanho de superfície de pouso variando entre 0 a 9 mm (74% da comunidade nas Reg, 58% nas Res e 54% nas Nat, Fig. 1a), comprimento da corola entre 0 a 9 mm (93% da comunidade nas Reg e Res e 71% nas Nat, Fig. 1b) e abertura do diâmetro da corola variando entre 0 a 6 mm (98% comunidade nas Reg, 86% nas Res e 89% nas Nat, Fig. 1c). As florestas restauradas e nativas apresentaram uma tendência a apresentar mais espécies com tamanho de superfície de pouso maiores de 3 cm e florestas nativas possuem mais espécies cujos tubos de corolas são maiores de 3 cm (Fig. 1 a-b). Esse padrão se mantém ao analisar as flores apenas das espécies visitadas (Fig. 1 d-f), assim como para o número de espécies de visitantes florais que utilizam o recurso com a mesma distribuição de que ele é oferecido em todos os tratamentos (Fig. 1 g-i).

De todas as espécies em flor presentes na Fazenda Intermontes, 21 grupos funcionais baseados em atributos reprodutivos foram estabelecidos. Apenas um grupo foi exclusivo de apenas um tratamento, aquele composto por espécies herbáceas de flores pequenas, azuladas que oferecem apenas pólen e que estavam presentes em florestas restauradas. Sete grupos funcionais foram exclusivos de dois tratamentos, sendo um grupo em comum entre floresta regenerada naturalmente e floresta nativa, dois grupos entre floresta regenerada naturalmente e floresta nativa, e quatro grupos funcionais em comum entre floresta restaurada e floresta nativa (Fig. 2). Houve diferenças significativas no número de espécies

que contribuíram para compor os grupos funcionais em cada tratamento ($X^2 = 64,15$; d.f. = 40, $p = 0,009$). As espécies da floresta restaurada dominaram praticamente três grandes grupos, que são representados basicamente pelas seguintes características: grupo 1 - Flores pequenas (0 a 6 mm de superfície de pouso e comprimento e 0 a 2mm de abertura de corola), opacas, de néctar e pólen e de abundância floral alta; grupo 2 - flores de tamanhos de 0 a 9 mm de superfície de pouso e comprimento e 0 a 2 mm de abertura de corola, tubulares, de cor rosácea e que produzem néctar e pólen e baixa quantidade de flores; grupo 3 - flores de 0 a 9 mm de superfície de pouso, 0 a 6 mm de comprimento de corola e 0 a 0,4 mm de abertura de corola, amarelas, que produzem néctar e poucas flores. O grupo 2 não teve representantes para espécies de floresta nativa. Quanto às florestas regeneradas naturalmente, há um grupo onde suas espécies mais se enquadram, sendo este representado por flores pequenas (0 a 6 mm de superfície de pouso e comprimento e 0 a 2mm de abertura de corola), opacas e produtoras de néctar. A floresta nativa tem representantes distribuídos equitativamente pelos grupos, não apresentando dominância de espécies em um dado grupo (Fig. 2).

Detectamos grupos funcionais baseados nos atributos florais em todos os tratamentos separadamente, sendo que na floresta regenerada naturalmente encontramos 10 grupos, na floresta restaurada 14 grupos e na floresta nativa nove. Os dendogramas de agrupamento de cada categoria florestal estão ilustrados na Figura 3 (a-c). As categorias de florestas diferem entre si quanto à composição de grupos funcionais (Anosim, $R=0,04$; $p=0,007$), porém a dissimilaridade entre os grupos é muito baixa. Os grupos compostos nas florestas nativas são diferentes dos grupos das florestas regeneradas naturalmente (valores corrigidos de Bonferroni, $p = 0,00$) e das floresta restaurada (valores corrigidos de Bonferroni, $p = 0,04$). As espécies vegetais encontradas nas florestas regeneradas e restauradas não diferiram quanto aos grupos funcionais a que pertencem (valores corrigidos de Bonferroni, $p = 1$). Em todas as comparações entre tratamentos par a par, pólen foi a variável que mais contribui para diferenciação dos grupos, porém sua contribuição foi sempre pequena (c. 6%).

Em relação às espécies de árvores plantadas nas florestas restauradas, apenas duas espécies (*Senna multijuga* e *Bauhinia forficata*) não fizeram parte de agrupamentos com outras espécies da comunidade (Fig. 2). Todas as outras possuem semelhanças em características florais com outros representantes de outras categorias de florestas. As 23 espécies plantadas foram agrupadas em nove grupos diferentes contendo outras espécies regenerantes, sendo que destes, três concentram a maioria das espécies. *Erytrina speciosa*, uma espécie plantada cujas flores são vermelhas, tubulares e produzem néctar, foi exclusiva representante de florestas restauradas em um dado grupo funcional (Fig. 2). Ao avaliar as espécies das florestas restauradas separadamente, dos 14 grupos funcionais neste tratamento dois foram constituídos exclusivamente por espécies de plantadas: o grupo formado por *Mimosa scrabella* e *Acacia poliphylla* e o grupo de *Senna multijuga* e *Solanum granulos-leprosum* (Fig 3b). Por outro lado, cinco grupos funcionais foram representados apenas por espécies regenerantes naturalmente.

Quando avaliadas apenas as plantas que receberam visitas, a grande maioria das espécies não teve alteração no grupo funcional a qual pertence, apesar de alguns grupos terem sido desfeitos (Fig. 4 a-c). Os grupos funcionais foram distintos entre as categorias de florestas (Anosim, $R = 0,03$; $p = 0,05$), havendo baixa dissimilaridade entre eles. A diferença foi detectada apenas entre os grupos funcionais das florestas regeneradas naturalmente e das florestas nativas (valores corrigidos de Bonferroni, $p = 0,02$). As florestas restauradas avaliadas sob o aspecto das espécies visitadas não possui diferenças significativas quanto seus atributos morfológicos florais quando comparadas as florestas nativas (valores corrigidos de Bonferroni, $p = 0,39$).

Do ponto de vista dos visitantes florais, em todas as categorias de florestas houve formação de grupos funcionais, porém em número menor que os oriundos apenas com a utilização de características qualitativas florais (Fig. 4 d-f). A formação de agrupamentos utilizando as freqüências de visitas dos visitantes florais e das plantas apresentou

diferenças. Porém, isso não acontece da mesma forma em todos os tratamentos: nas florestas regeneradas naturalmente e nas florestas restauradas houve pequena correlação entre os dendogramas (Mantel tests, Reg: $R = 0,15$; $p = 0,02$ e Res: $R = 0,15$; $p = 0,001$). Já nas florestas nativas os grupos formados pelos dados de freqüência de visitas estão correlacionados em 31% com os grupos formados por atributos florais (Mantel test, $R = 0,31$; $p = 0,00$). Houve reagrupamento de algumas espécies e o aparecimento de novos grupos em todos os tratamentos quando *Apis mellifera* é retirada da análise de agrupamento. Porém, não houve diferenças significativas entre os grupos formadas seguindo as freqüências de visitas com *Apis mellifera* (Fig. 4 d-f) e sem *Apis mellifera* (Fig. 4 g-i), indicando alta associação entre esses dendogramas (Mantel tests: Reg - $R = 0,90$, $p = 0,00$; Res - $R = 0,80$, $p = 0,00$; Nat - $R = 0,85$, $p = 0,00$ - Fig.3 d-i).

Redes de interação entre grupos funcionais de plantas e categorias taxonômicas de visitantes florais estão ilustradas na Figura 5. As categorias de visitantes florais visitaram diferentes grupos de plantas em todos os tratamentos, reforçando os resultados de que os grupos estabelecidos pelos dados de visitação podem ser distintos dos agrupamentos dados pelas características florais. Esse padrão foi observado em florestas restauradas, porém apesar de ocorrer maior número de grupos funcionais baseado em atributos florais, os visitantes florais não seguem a formação de grupos, sendo suas visitas dispersas em todos os grupos funcionais de flores.

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que atributos florais são características adequadas para acessar a diversidade funcional das comunidades vegetais, fornecendo informações valiosas para inferir interações com visitantes florais (Johnson 2010). Como prevíamos, as categorias de florestas apresentaram diferenças na composição de grupos funcionais, sendo que as florestas nativas são diferentes funcionalmente das florestas regeneradas naturalmente e das restauradas em termos de características florais. Apesar das florestas restauradas

apresentarem maior riqueza em número de espécies em flor (capítulo 2 desta tese) e maior número de grupos funcionais, estas não diferem marcadamente para uma maior diversificação funcional quando comparada com as florestas regeneradas naturalmente. Além disso, as espécies das florestas restauradas se concentram em sua maioria em poucos grupos, ao passo que nas florestas nativas os representantes estão distribuídos equitativamente pelos grupos.

A alta dominância de grupos funcionais com flores pequenas, abertas ou tubulares, opacas e que fornecem néctar nas florestas regeneradas naturalmente e nas florestas restauradas indicam a quase ausência de limitações morfológicas para os visitantes, provendo um padrão de visitação altamente generalista (Olesen *et al.* 2007). Ao contrário, apesar das florestas nativas também apresentarem tais grupos, a distribuição equitativa das espécies entre os grupos dá um perfil funcional diferente a comunidade. Flores com corola maior de 3 cm, restringem o acesso de alguns grupos de visitantes florais ao recurso, contribuindo para uma maior especialização na rede de interação entre flores e visitantes (Vasquez 2005). As espécies de árvores plantadas formaram grupos funcionais exclusivos nas florestas restauradas, contribuindo para uma maior diversificação em atributos funcionais florais em tais comunidades. Porém, as plantas regenerantes espontaneamente contribuíram tanto, ou mais para essa diversificação.

As espécies não são equivalentes em termos de suas morfologias florais e fornecem elementos que explicam padrões de interação com visitantes florais. A perda ou adição de espécies com características funcionais particulares podem ter impactos diferentes em determinado processo ecológico, por outro lado diferentes processos são provavelmente afetados por diferentes espécies ou grupos funcionais (Tilman *et al.* 1997). A probabilidade de um grupo funcional ser extinto em uma dada comunidade aumenta com o número de grupos funcionais reconhecidos (riqueza funcional), mas diminui com a riqueza de espécies e equitabilidade funcional (Fonseca & Ganade 2001). Por outro lado, pesquisadores demonstraram que diversidade funcional em redes de interação entre plantas e animais

aumenta persistência dessas comunidades (Fontaine *et al.* 2006). De fato, o maior número de grupos funcionais nas florestas restauradas pode estar contribuindo para uma maior resiliência após extinções de espécies (capítulo 3 desta tese).

Existe uma tendência de espécies de visitantes florais optarem por visitar tamanho de flores mais abundantes na comunidade. Porém, ao avaliar o conjunto de atributos florais esse padrão de visitação não é claro. Embora as características florais observadas tivessem fornecido mais informações sobre a diversidade funcional destas comunidades do que quando avaliadas apenas pela riqueza de espécies, não foi adequada para indicar quais atributos definem o padrão de visitação nas florestas regeneradas e restauradas. Nossos resultados indicam que visitantes florais nas florestas nativas seguem 30% das características qualitativas florais testadas, corroborando o fato de que neste tratamento as relações entre plantas e visitantes florais são mais fortes. Por outro lado, outros atributos funcionais não testados aqui também podem estar direcionando preferências de visitantes florais, como altura da flor em relação ao solo e sua antese (Hoehn *et al.* 2008).

Apesar desses resultados promissores para uma avaliação exploratória da diversidade funcional entre as categorias de florestas, sabemos que o conceito de diversidade funcional e as metodologias para detectar grupos funcionais estão em constante discussão (Podani & Schmera 2006, Petchey & Gaston 2007). Porém, acreditamos que as análises apresentadas nesse estudo ainda são válidas para mostrar diferenças em agrupamento de espécies entre tratamentos nos fornecendo pistas de como recursos florais são distribuídos e utilizados por visitantes na comunidade. Além disso, o uso dessa ferramenta para avaliar diversidade funcional contribuiu para uma melhor compreensão das diferenças em níveis de generalização e especialização entre as comunidades estudadas. Pretendemos aprofundar esse estudo para avaliar eficácia de restauração ecológica, no sentido de sugerir espécies-chaves para incrementar diversidade funcional de comunidades restauradas, oferecendo recursos importantes que atendam as diversas preferências dos visitantes florais.

Referências bibliográficas

- Busato, L.C, Gobbo, P.R.S., Nave, A.G. & Rodrigues, R.R. 2007. Intermontes Project in the context of Brazilian field works and researches on restoration. Em: R.R Rodrigues, S.V. Martins & S.Gandolfi (eds.). *High diversity forest restoration in degraded areas: methods and projects in Brazil*, pp.223-245, Nova Science Publishers, Inc. New York.
- Cairns, J. & Heckman, J.R. 1996. Restoration ecology: the state of emerging field. *Annual Review of Energy and Environment* 21:167-189.
- Carvalheiro, L.G., Barbosa, E.R.M. & Memmott, J. 2008. Pollinator networks alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1419-1427.
- Dean, W. 1995. *With broadax and firebrand. The destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. University of California Press, Berkeley.
- Dicks, L.V., Corbet, S.A. & Pywell, R.F. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71, 32-43.
- Dormann, C.F., Gruber B. & Fründ, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analyzing Ecological Networks. *R news*, 8, 8 - 11.
- Dormann, CF, Fründ, J, Blüthgen, N & Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Fiedler, P.L. & Groom, M.J. 2006. Restoration of damaged ecosystem and endangered populations. Em: M.J. Groom, G.K.Meffe & C.R. Carroll (eds.). *Principles of Conservation Biology*, pp 553-590, Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. 2001. Sepcies functional redundancy random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.
- Fontaine, C., Dajoz, I. Meriguet, J. & Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PloS Biology* 4: 129-135.

- Forup, M.L., Henson, K.S.E, Craze, P.G. & Memmott, J. 2008. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology* 45: 742-752.
- Hammer, Ø. Harper, D.A.T & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9pp.
- Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J.M. & Steffen-Dewenter, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceeding of Royal Society B* 275:2283-2291.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Jentsch, A. 2007. The challenge to restore processes in face of nonlinear dynamics – on the crucial role of disturbance regimes. *Restoration Ecology* 15:334-339.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends of Ecology and Evolution* 15:140-143.
- Johnson, S.D. 2010. The pollination niche and its role in the diversification and the maintenance of the southern African flora. *Philosophical Transactions of Royal Society B* 365:499-516.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, **129**, 657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Memmott, J. & Muller, C. 2009. Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 241-254.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27:209–220.

- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.
- Middleton, B.A. and J. Grace. 2004. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. *Restoration Ecology* 12:610-611
- Naeem, S. and Wright, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-579.
- Ohashi, K. & Yahara, T. 2001. Behavioural responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. Em: L.Chittka & J.D.Thomson (eds.). *Cognitive Ecology of Pollination*, pp.274-296.Cambridge University Press, Cambridge.
- Olesen, J.M. & Jordano, P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.
- Olesen, J.M., Dupont. Y.L., Ehlers, B.K. & Hansenn, D. 2007. The openness of flower and is number of flower-visitor species. *Taxon* 56:729-736.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F. & Poff, N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5: 291-300.
- Parker, V.T. & Pickett, S.T.A. 1997. Restoration as an ecosystem process: implications on the modern ecological paradigm. Em: K.M. Urbanska, N.R. Webb & P.J. Edwards (eds.). *Restoration Ecology a sustainable development.*, pp.17-32, Cambridge University Press, Cambrige.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.L. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.L. 2007. Dendograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116:1422-1426.
- Podani, J. & Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115:179-185.
- R Development Core Team (2005) R: a language and environment for statistical computing. In: *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna.

- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S. & Nave A.G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1242-1251.
- Stang, M., Peter, G.L., der Meijden, K. & der Meijden, E. 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112:111-121.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C.L. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843–845.
- Vásquez, D.P. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? *Oikos*, 108:421-426.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Wiiliams, N. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.
- Watts, C.H. & Didham, R.K. 2006. Rapid recovery of an insect-plant interaction following habitat loss and experimental wetland restoration. *Oecologia* 148:61-69.
- Weiss, M.R. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. Em: L.Chittka & J.D.Thomson (eds.). *Cognitive Ecology of Pollination*, pp.171-190. Cambridge University Press, Cambridge.
- Young, T.P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-8.
- Zamora, R. 2000. Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences. *Oikos* 88:442-447.

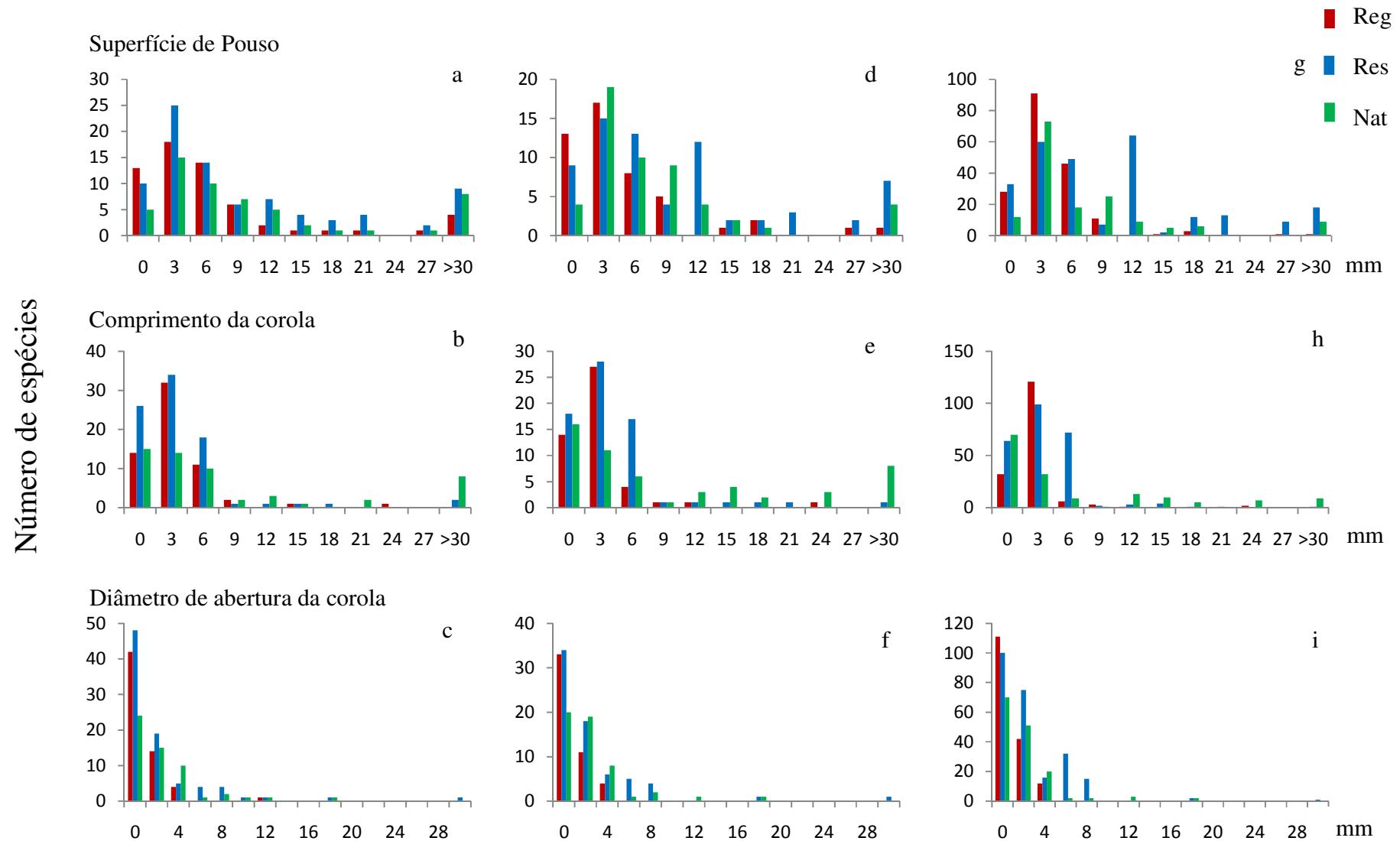


Figura 1 Distribuição de número de espécies em flor em cada tratamento (a – c), de número de espécies visitadas (d – f) e de número de espécies de visitantes florais (g – i) para os atributos superfície de pouso, comprimento de corola e diâmetro de abertura de corola em milímetros. Tratamentos: florestas regeneradas naturalmente (Reg), florestas restauradas (Res) e florestas nativas (Nat).

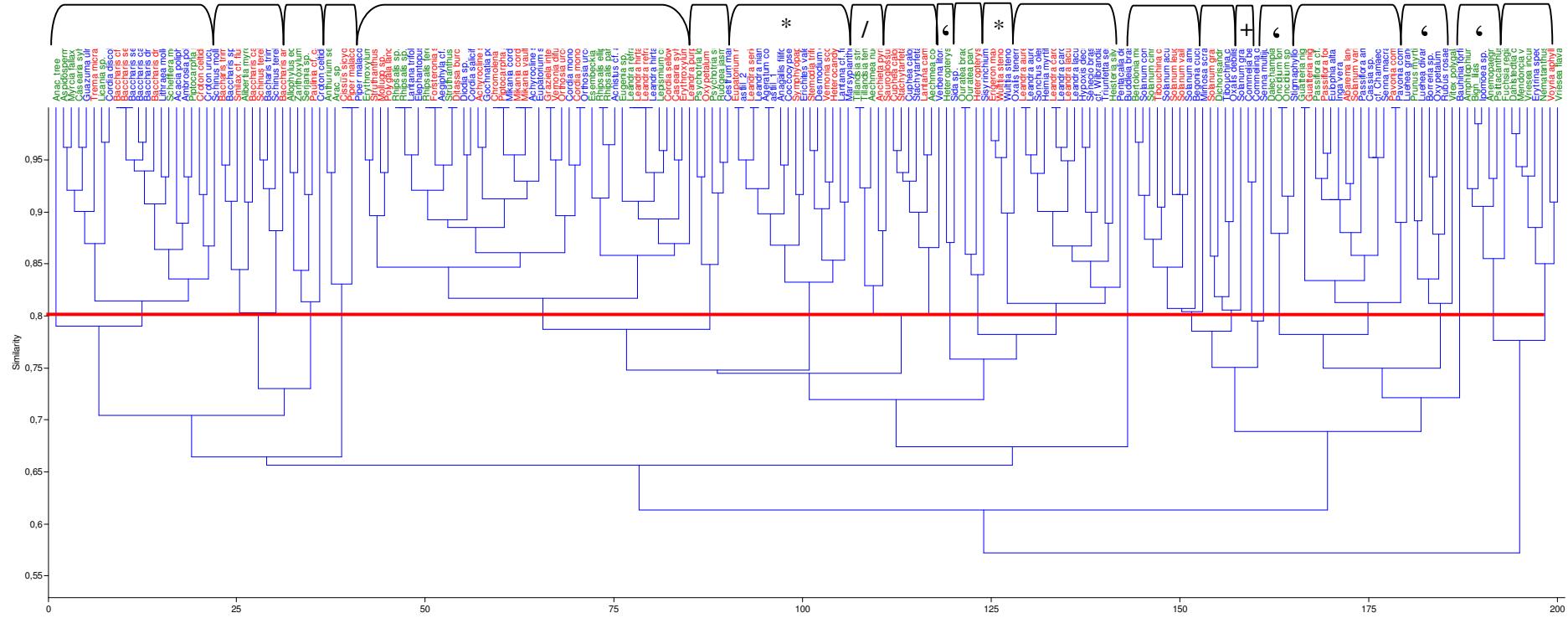
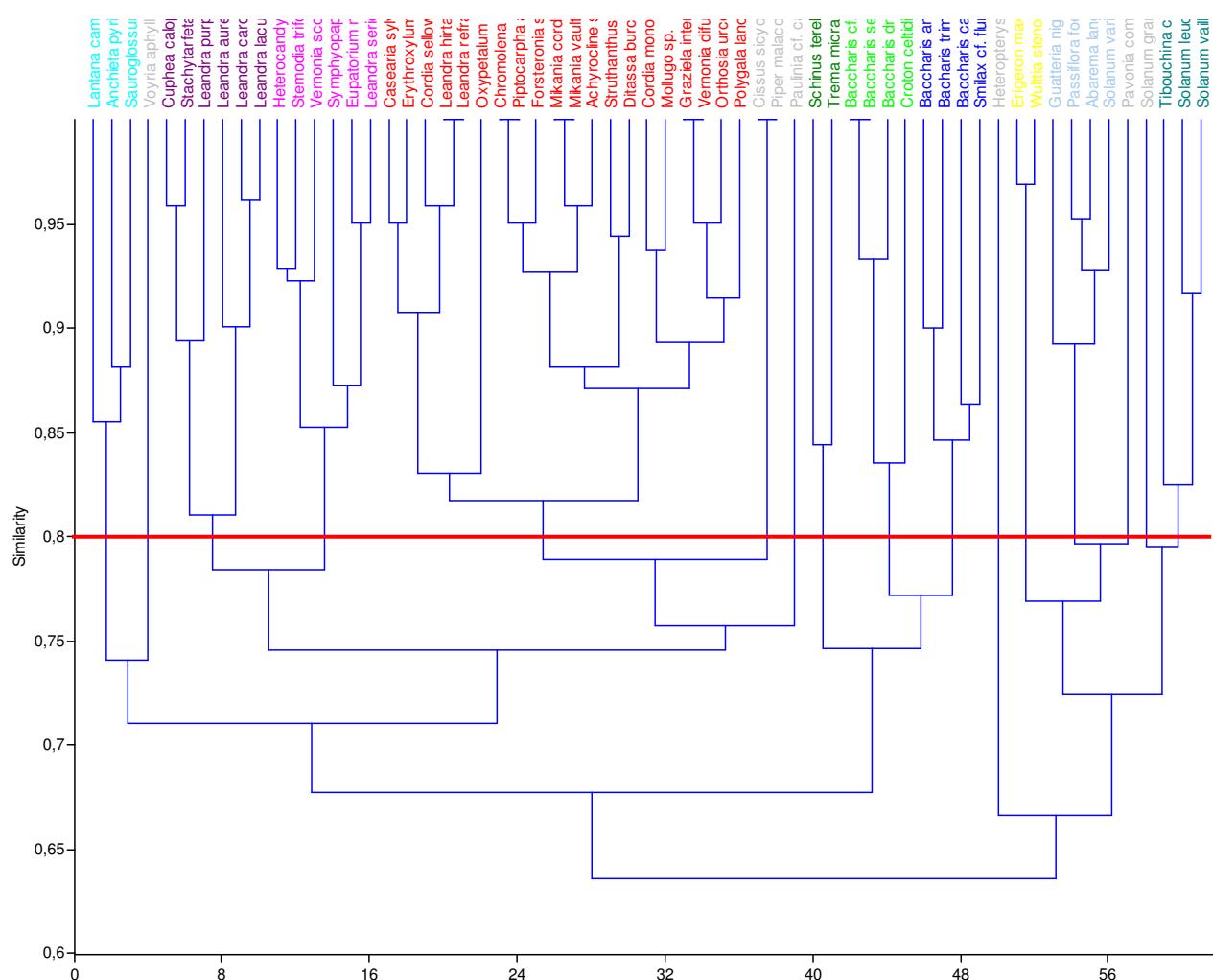
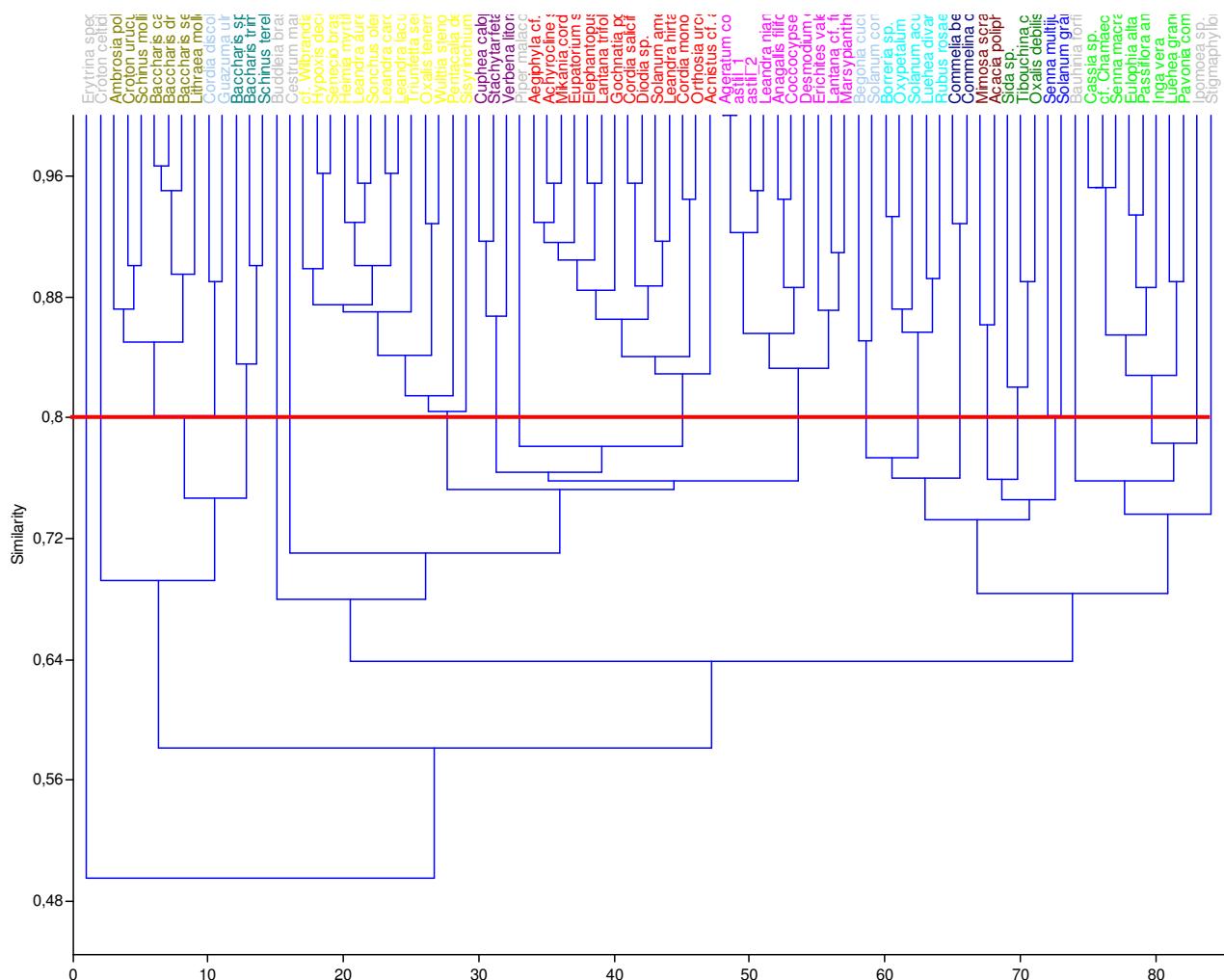


Figura 2 Dendrograma de similaridade (índice de Kulczynski) de características morfológicas florais das espécies ocorrentes na Fazenda Intermontes. Espécies em vermelho estiveram presentes nas florestas regeneradas naturalmente, em azul nas florestas restauradas e em verde nas florestas nativas. Os grupos funcionais semelhantes em 80% (linha vermelha) estão delimitados acima da linha vermelha. Note que grupos marcados com o símbolo (*) possuem espécies apenas de florestas regeneradas naturalmente e de florestas restauradas. Grupos marcados com o símbolo (') possuem espécies apenas de florestas restauradas e florestas nativas. Grupo com o símbolo (/) possui espécies apenas de florestas regeneradas naturalmente e de espécies nativas e o grupo com o símbolo (+) possui espécies apenas das florestas restauradas.

a



b

C

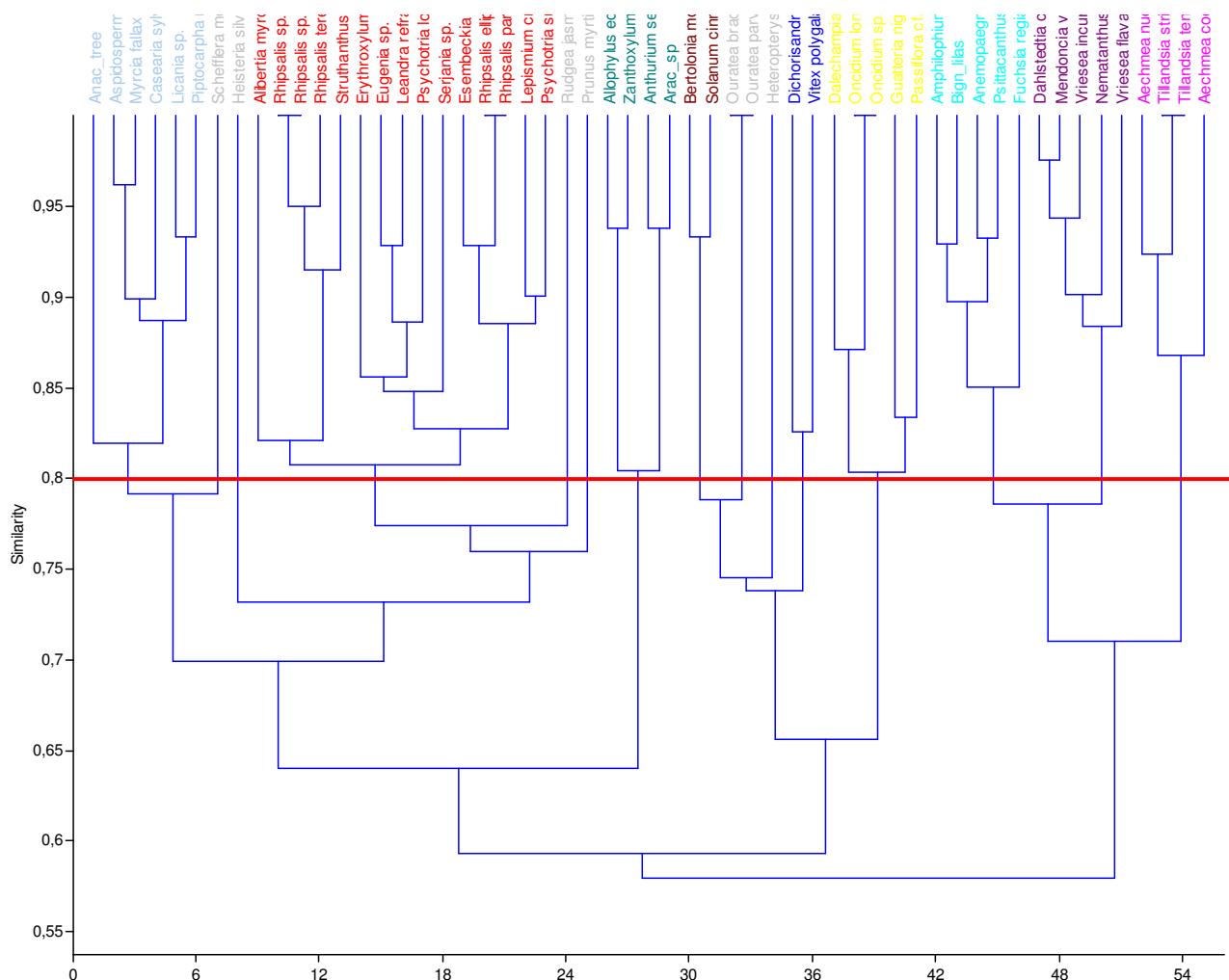


Figura 3 Dendogramas de similaridade (índice de Kulczynski) de características morfológicas florais das espécies ocorrentes em florestas regeneradas naturalmente (a), florestas restauradas (b) e florestas nativas (c). Os grupos funcionais semelhantes em 80% (linha vermelha) em cada tratamento estão coloridos com as mesmas cores. Cores em dendogramas diferentes não significam grupos funcionais semelhantes.

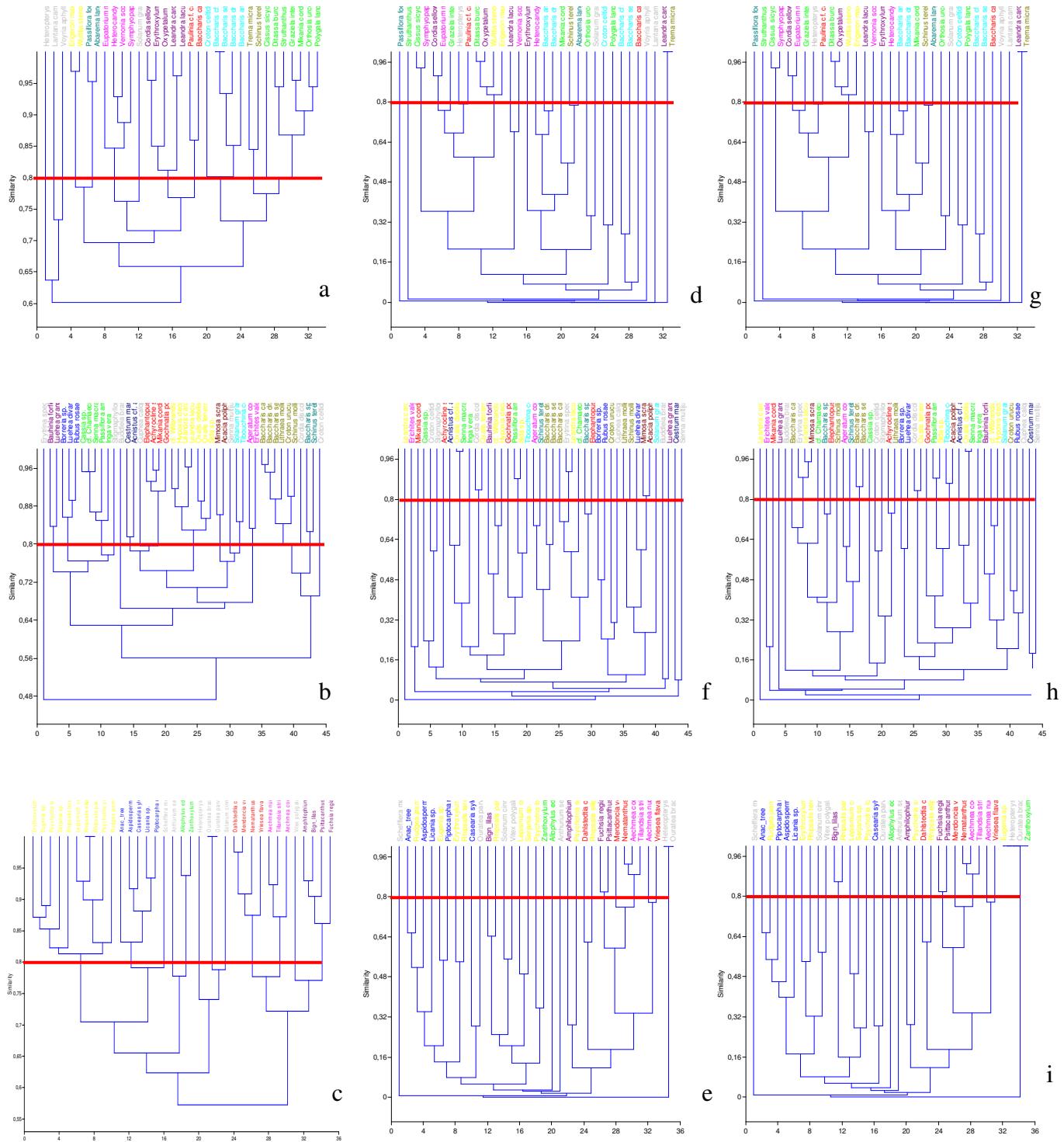


Figura 4 Dendogramas de similaridade de características morfológicas florais das espécies visitadas nas florestas regeneradas naturalmente - Reg (a), florestas restauradas - Res (b) e florestas nativas - Nat (c). Os grupos funcionais semelhantes em 80% (linha vermelha) em cada tratamento estão coloridos com as mesmas cores. Dendogramas d (Reg), e (Res) e f (Nat) ilustram os agrupamentos das espécies de plantas seguindo freqüências de visitas de categorias taxonômicas de visitantes florais e dendogramas g (Reg), h (Res) e i (Nat) mostram esses agrupamentos na ausência da espécie *Apis mellifera*. Cores em dendogramas do mesmo tratamento significam mesmas espécies.

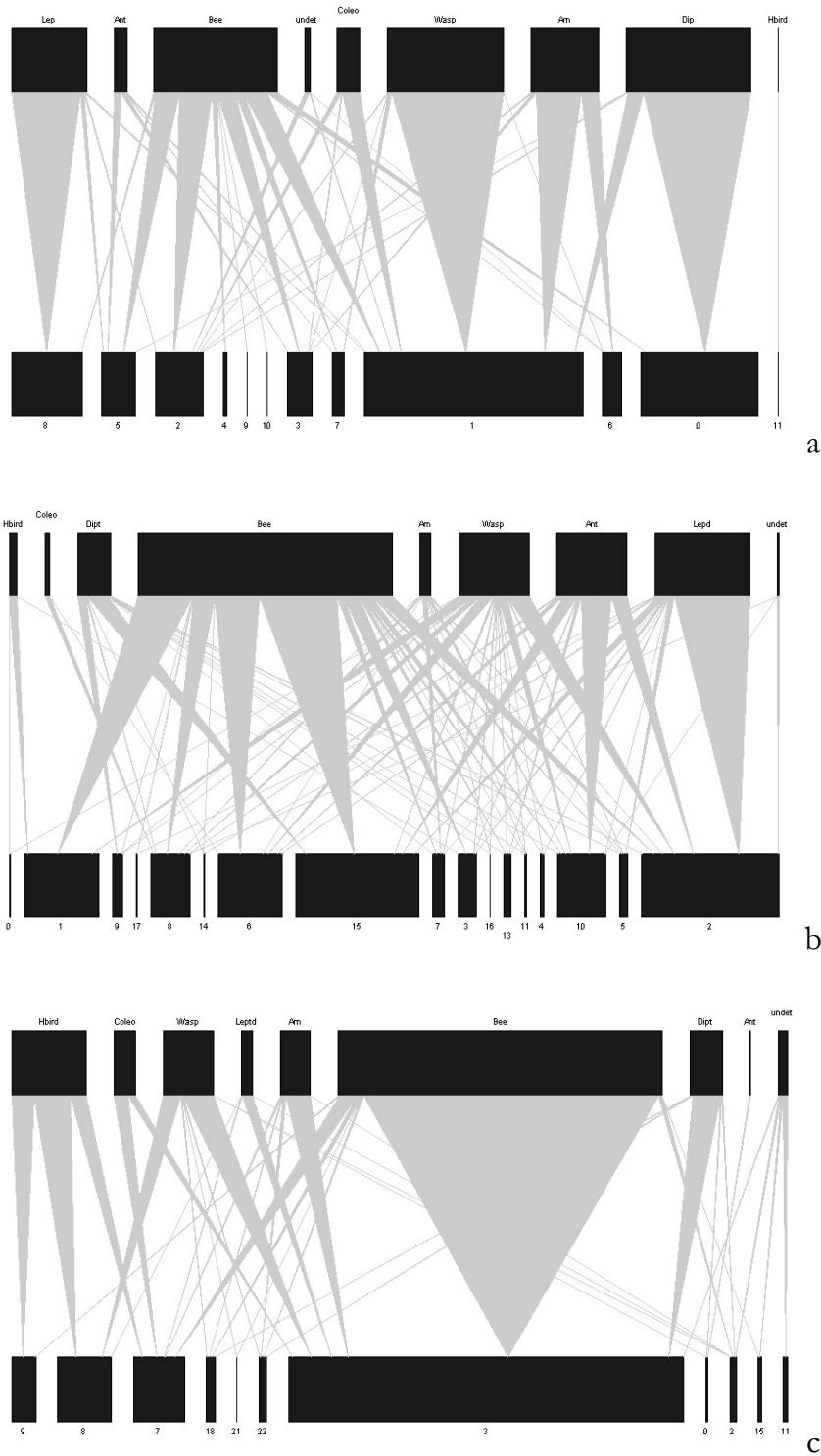


Figura 5 Redes de interação quantitativas entre grupos funcionais florais e categorias taxonômicas de visitantes florais. Em cada rede os retângulos em preto representam os grupos funcionais de plantas (inferior) e categorias de visitantes florais (superior). Os “links” entre retângulos representam as interações entre os grupos de espécies e a largura de cada “link” indica freqüência de interação total. Tratamentos: florestas naturalmente regeneradas (a), florestas restauradas (b), florestas nativas (c).

Capítulo 5

I - Discussão Geral

As abordagens de diversidade estrutural e funcional das comunidades em florestas naturalmente regeneradas, florestas restauradas e florestas nativas possibilitaram avaliar o quanto à restauração florestal praticada na Mata Atlântica afeta redes de interação planta-visitante floral. As comunidades vegetais em flor das três categorias de florestas são diferentes quanto à riqueza de espécies em flor, à composição florística e funcional, à abundância relativa de parâmetros de história de vida das espécies, níveis de generalização e especialização de interações e à robustez à perda de espécies.

A princípio, florestas restauradas podem ser vistas como contendo maior número de espécies em flor, dando suporte à idéia de que o plantio de árvores nativas aumenta a biodiversidade (Benayas *et al.* 2009, Rodrigues *et al.* 2009). Porém, esse maior número de espécies em flor está relacionado à adição de árvores plantadas, visto que o número de espécies regenerantes espontaneamente é o mesmo que nas florestas regeneradas naturalmente. A incorporação de grande número de espécies de outras formas de vida além de árvores mostra que o processo de facilitação pode estar operando entre espécies vegetais nas florestas restauradas. Os processos estruturais de florestas mostram que florestas regeneradas naturalmente e florestas nativas são mais similares entre si do que com florestas restauradas. Apesar de florestas restauradas mostrarem aumento na diversidade local, o plantio de árvores nativas transforma uma floresta em estágio inicial de sucessão em um habitat mais homogêneo quando comparado com florestas regeneradas naturalmente. Homogenização de habitat é esperado ser um grande problema para biodiversidade, ameaçando as espécies raras (Hewitt *et al.* 2010).

As categorias de florestas diferiram em relação à distribuição de parâmetros de história natural entre indivíduos de cada comunidade. A presença de mais árvores nas florestas regeneradas naturalmente e nas florestas restauradas é esperada já que em estágios iniciais de sucessão a densidade de espécies pioneiras é mais alta do que em estágios tardios de sucessão em florestas tropicais. Polinização por beija-flores foi altamente representada em florestas nativas, graças à alta abundância de bromélias nessa categoria de floresta. A ocorrência do modo de polinização por morcegos e do modo de dispersão abiótico e biótico nas florestas restauradas indica que essa técnica de restauração contribui na adição de diferentes parâmetros de história natural para a comunidade restaurada. Nas florestas restauradas, um terço dos indivíduos arbóreos provém de plantas que regeneraram espontaneamente. Esse fato, aliado à presença de outras formas de vida, confirma que a sucessão natural está ocorrendo sob florestas restauradas, porém não mais intensamente que nas florestas regeneradas naturalmente.

Não houve diferenças significativas quanto às métricas de redes de interação planta-visitantes florais entre categorias de florestas. Porém, diferenças em composição de espécies entre tratamentos podem estar refletindo em diferenças na distribuição de interações entre os pares de espécies nas diferentes comunidades. As florestas restauradas tiverem tendência de ter espécies mais generalistas, sugerindo que tais comunidades possuem menores limitações morfológicas florais implicando em maior generalização nos padrões de visitação de flores. Realmente, pudemos verificar que existe alta dominância de flores pequenas, abertas, opacas e que fornecem néctar nas florestas regeneradas naturalmente e nas florestas restauradas indicando a quase ausência de limitações morfológicas para os visitantes, provendo um padrão de visitação altamente generalista. Por outro lado, as florestas nativas apresentaram tendência de maior nível de especialização em comparação com as outras florestas. Certamente, o maior

número de flores com corola comprida de espécies presentes nas florestas nativas converge com o fato de que um maior número de beija-flores e borboletas visitou flores nessas comunidades. De fato, geralmente ambientes degradados apresentam maior nível de generalização do que ambientes mais preservados (Aizen & Vasquez 2006). A maior generalização de interações encontrada nas florestas restauradas pode explicar a tendência dessas comunidades serem mais robustas à extinção de espécies que as outras categorias de florestas, já que espécies altamente conectadas são importantes para a estruturação e estabilidade de redes de interação. De fato, o maior número de grupos funcionais nas florestas restauradas pode estar contribuindo para uma maior resiliência após extinções de espécies.

As árvores plantadas causaram efeitos imprevisíveis na visitação de flores das plantas regeneradas naturalmente. As plantas regeneradas espontaneamente receberam mais visitas na floresta regeneradas do que nas florestas restauradas, demonstrando que a regeneração natural é mais vista quando não está próxima de árvores plantadas. Dado que não há diferenças em abundância floral entre florestas regeneradas naturalmente e florestas restauradas, que possuem o histórico do uso do solo é tão da mesma idade, a presença das árvores plantadas indica ser a causa mais provável de diferenças em número de visitas entre esses tratamentos. Esses resultados sugeriram que árvores plantadas devem estar competindo por visitantes florais, deixando poucos deles disponíveis para espécies regenerantes espontaneamente. Porém, não podemos inferir se esse decréscimo em número de visitas pode afetar reprodução das plantas regenerantes.

As categorias de florestas também apresentaram diferenças na composição de grupos funcionais, sendo que as florestas nativas são diferentes funcionalmente das florestas regeneradas naturalmente e das restauradas em termos de características florais. Apesar das florestas restauradas apresentarem maior riqueza em número de espécies em flor e

maior número de grupos funcionais, estas não diferem marcadamente para uma maior diversificação funcional quando comparada com as florestas regeneradas naturalmente. Além disso, as espécies das florestas restauradas se concentram em sua maioria em poucos grupos, ao passo que nas florestas nativas os representantes estão distribuídos equitativamente pelos grupos. As espécies de árvores plantadas formaram grupos funcionais exclusivos nas florestas restauradas, contribuindo para uma maior diversificação em atributos funcionais florais em tais comunidades. Porém, as plantas regenerantes espontaneamente contribuíram tanto, ou mais para essa diversificação.

Embora as características florais observadas tivessem fornecido mais informações sobre a diversidade funcional destas comunidades do que quando avaliadas apenas pela riqueza de espécies, não foi adequada para indicar quais atributos definem o padrão de visitação nas florestas regeneradas e restauradas. Nossos resultados indicam que visitantes florais nas florestas nativas seguem 30% das características qualitativas florais testadas, corroborando o fato de que neste tratamento as relações entre plantas e visitantes florais são mais fortes. Por outro lado, outros atributos funcionais não testados aqui também podem estar direcionando preferências de visitantes florais, como altura da flor em relação ao solo e sua antese (Hoehn *et al.* 2008). Os grupos funcionais segundo atributos florais se mostraram válidos para mostrar diferenças em diversidade funcional entre tratamentos nos fornecendo pistas de como recursos florais são distribuídos e utilizados por visitantes na comunidade. No futuro, pretendemos sugerir espécies-chaves para incrementar diversidade funcional de comunidades restauradas, que possam oferecer recursos importantes que atendam as diversas preferências dos visitantes florais.

II – Conclusões

O plantio de espécies arbóreas para restauração de florestas tropicais permite a incorporação de espécies regenerantes, essencial para aumentar a riqueza de espécies em flor. Além disso, algumas espécies arbóreas plantadas contribuíram para a diversificação dos parâmetros de história de vida e de grupos funcionais florais na comunidade restaurada. Porém, o plantio de árvores nativas para restaurar áreas degradadas promoveu a homogeneização da floresta em estágio inicial de sucessão dada à alta dominância de espécies pertencentes a grupos funcionais de características florais sem restrições de visitação para visitantes florais. Isso favoreceu o elevado grau de generalização nas interações entre plantas e visitantes florais, provavelmente promovendo tendência a maior robustez a extinções de espécies na rede de interações entre flores e visitantes florais. Esse fato poderia ser interessante nas fases iniciais de restauração por estas florestas restauradas se tornarem mais resilientes à perda de espécies. Por outro lado, as árvores plantadas parecem estar competindo por visitantes florais com as espécies regenerantes espontaneamente já que estas tiveram suas flores mais visitadas nas florestas regenerantes e distantes das plantadas. Portanto, considerando que as florestas regeneradas naturalmente apresentaram alta abundância relativa de árvores, não apresentaram diferenças significativas quanto às métricas de redes de interação planta-visitantes florais com as florestas restauradas e que a regeneração natural na região estudada ocorre em grande intensidade, sugerimos que seja dada importância relevante às plantas regenerantes espontaneamente em projetos de restauração. Avaliamos restauração após 5 anos da implantação. Assim, todas as conclusões tiradas deste estudo necessitarão ser acompanhada em estudos futuros. Caso estes resultados venham a se consolidar em estágios sucessionais posteriores, o plantio de arbóreas para restauração de florestas tropicais sob este contexto de paisagem deverá ser reavaliado, visto que a

regeneração natural parece ser tão efetiva para retorno de florestas na região como a verificada pelo plantio de espécies arbóreas.

Para que a ecologia da restauração possa ser aplicada e que restauração ecológica possa ser avaliada cientificamente, restauradores e pesquisadores devem cada vez mais trabalhar juntos. Primeiramente, é altamente recomendável que restauradores tentem distribuir diferentes metodologias a serem comparadas aleatoriamente para evitar efeitos espaciais. Como já foi mencionado, também recomendamos efetivo monitoramento de projetos de restauração ecológica ao longo do tempo.

Referências bibliográficas

- Aizen, M.A. & Vasquez, D.P. 2006. Flower performance in human-altered habitats. Em: L.D Harder y S.C.H. Barrett (eds.). *Ecology and Evolution of flowers*, pp.159-179, Oxford University Press, UK.
- Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A. & Bullock, J. M. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121-1124.
- Hewitt, J., Trush, S., Lohrer, A. & Townsend, M. 2010. A latent threat to biodiversity: consequences of small-scale heterogeneity loss. *Biodiversity and Conservation* 19:1315-1323.
- Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J.M. & Steffen-Dewenter, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceeding of Royal Society B* 275:2283-2291.
- Rodrigues, R. R., Lima, R. A. F., Gandolfi, S. and Nave A. G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142:1242–1251.