Luciano Elsinor Lopes

Densidade de recursos florais em múltiplas escalas espaciais:
conseqüências para a interação planta-polinizador e demografia
de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae)

São Paulo

2007

Luciano Elsinor Lopes

Densidade de recursos florais em múltiplas escalas espaciais:
consequências para a interação planta-polinizador e demografia
de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae)

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: Profa. Dra. Silvana Buzato

São Paulo

2007

Ficha Catalográfica

Lopes, Luciano Elsinor

Densidade de recursos florais em
múltiplas escalas espaciais: consequências
para a interação planta-polinizador e
demografia de *Abutilon rufinerve*
(Malvaceae)

107 páginas

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

1. Interação planta-polinizador
2. Recursos florais 3. Demografia
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).

Prof(a). Dra.

Orientadora

Dedicatória

À Silvana Buzato,
Mestre no sentido mais verdadeiro,
minha profunda admiração
gratidão e carinho.

Agradecimentos

À Silvana Buzato pelas discussões estimulantes e o prazer de trabalhar juntos; por seu incentivo e apoio constantes; por apontar caminhos, ajudar a superar os obstáculos e questionar os enganos; por sua dedicação; por seu exemplo e por sua amizade.

À Carol Horvitz e Jessica Metcalf pela colaboração estimulante e a Rodolfo Dirzo e Shripad Tuljapurkar por tornarem esta colaboração possível.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo e sua coordenadora atual Astrid de Matos Peixoto Kleinert.

Ao Departamento de Ecologia da Universidade de São Paulo, funcionários, professores e colegas pós-graduandos.

Aos meus amigos do Grupo de pesquisas em interação planta-polinizador: Maria Carolina Checchia da Inês, Juliana Narita, Maria Rosa Darrigo, Sylene Del Carlo, Simone Bazarian e Hipólito Paulino Neto por tudo que vivemos nestes anos.

Ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo pelo apoio durante a pesquisa.

Aos funcionários do Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Cunha pelo apoio oferecido com muito boa vontade e que foi importantíssimo para a realização deste trabalho.

À Maria Carolina Checchia da Inês, Diuliane Reis, Juliana Narita, Katie Riciluca, Leticia Spelta, Luis Castilho, Maristela Leiva, Michelle Lara, Pedro Rego, Rosana Castilho, Simone Bazarian por sua dedicação e seriedade no trabalho, e pelo bom humor mesmo nas noites mais frias, quando os morcegos ficavam em casa e nós saíamos...

Ao Paulo C. Fernandes, Lenilda M. de Oliveira, Maurício Perine, e Patrícia G. M. Cesário pelo grande apoio no trabalho de campo ou de laboratório.

Aos meus pais Tutti e Julita pelo amor incondicional e por serem pessoas maravilhosas que me deram a base para tudo, e que alegram minha vida.

À Cibelle, por todo o indizível, e mais...

Índice

Resumo	08
Abstract	09
Capítulo 1	10
Introdução Geral	
Capítulo 2	16
Comparação da disponibilidade de recursos florais em escalas espaciais hierárquicas durante o dia e a noite	
Capítulo 3	19
Densidade co-específica de recursos florais em múltiplas escalas espaciais: efeitos sobre polinizadores vertebrados e sucesso reprodutivo de <i>Abutilon rufinerve</i> (Malvaceae)	
Capítulo 4	22
Eficiências de polinizadores, fecundidade e crescimento populacional: demografia de uma arvoreta de floresta tropical utilizando modelo integral de projeção	
Capítulo 5	
Discussão Geral	25

Anexo I

Capítulo 1 – manuscrito em preparação. A comparison in floral resource availability across hierarchical scales of patch: a case for a day and night plant-pollinator system 29

Anexo II

Capítulo 2 – manuscrito em preparação. Densidade co-específica de recursos florais em múltiplas escalas espaciais: efeitos sobre polinizadores vertebrados e sucesso reprodutivo de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae) 48

Anexo III

Capítulo 3 – manuscrito em preparação. Demography of a tropical forest treelet by integral projection models: tracking fecundity and population growth related to variation of day and night pollinator efficiency 73

Resumo

A heterogeneidade comum aos sistemas biológicos, sua influência na interação planta-polinizador e demografia de uma árvore tropical são os temas centrais desta tese. Utilizando uma abordagem hierárquica de estrutura de manchas de recursos florais: 1. caracterizamos a variação espaço-temporal na disponibilidade de recursos florais aos morcegos e beija-flores, polinizadores de *Abutilon rufinerve*. 2. avaliamos a existência de indícios de efeitos positivos ou negativos da densidade de *A. rufinerve* na atração de visitantes florais, em seu comportamento e possíveis consequências para a produção de sementes; e 3. discutimos a importância relativa da variação na produção de sementes para a demografia de *A. rufinerve* em diferentes condições ambientais caracterizadas por média e alta densidade de coespecíficos. A disponibilidade de recursos florais não diferiu entre dia e noite contrariando as expectativas de maior produção de néctar no período noturno em função de uma maior eficiência dos morcegos como polinizadores. As variações mais importantes na distribuição de recursos e na resposta dos visitantes florais foram observadas nas menores escalas. O aumento na densidade de recursos incrementou a visitação das flores por morcegos, porém diminuiu a visitação por beija-flores. A demografia de *A. rufinerve* indica que, atualmente e para esta população, os polinizadores parecem ter pouca influência em diferenças na aptidão dos indivíduos, e exercem pouca pressão seletiva sobre as plantas. Isto parece ocorrer devido à sobrevivência e crescimento das plântulas ser a etapa mais crítica do ciclo de vida desta população. No entanto é importante enfatizar que estes dados refletem um momento da população desta espécie vegetal, e que os processos evolutivos apresentam variação espaço-temporal, gerando os mosaicos geográficos.

Abstract

Heterogeneity is a remarkable characteristic of biological systems. This thesis is about the influence of heterogeneity on plant-pollinator interaction and on demography of a tropical treelet *Abutilon rufinerve*. With an approach of hierarchical scales of patch structure we: 1. characterized the spatio-temporal variation on the availability of floral resources to bats and hummingbirds, the main pollinators of this species; 2. evaluated the occurrence of positive or negative density effects of *A. rufinerve* on pollinator attraction and seed production; and 3. elucidated the relative importance of variation in seed production to *A. rufinerve*'s demography in different environmental conditions, characterized by medium and high conspecific density. The availability of resources did not differ between day and night, against our expectations of higher nectar production by night as a result of selective pressures made by bats, the most efficient pollinators. The greatest variation in floral resources and in the response of floral visitor was observed at fine spatial scales. *Abutilon rufinerve*'s demography indicated that in this population, pollinators seem to pose no selective pressure on plants. Seed production has few effects on fitness because seedling survival and growth is the critical stage in life-cycle. However it is important to emphasize that this study reflects a short period of this population existence, and that evolutionary process vary spatio-temporally creating geographic mosaics.

Capítulo 1

Introdução Geral

A heterogeneidade espacial é uma característica evidente na maioria dos ecossistemas, e pode ser observada na distribuição dos organismos, bem como na distribuição espacial de atributos na população (Marques et al. 2002, Suzuki et al. 2003, Leiss & Klinkhamer 2005). O estudo da heterogeneidade e suas conseqüências vêm sendo sistematizados nos últimos anos, e incorporado nas perguntas ecológicas por meio de diversas abordagens (Kolasa & Picket 1991, Talley 2007). Dentre as abordagens conhecidas, a que propõe um modelo hierárquico de estrutura de manchas (patch) em múltiplas escalas tem se destacado. A idéia central desta abordagem é de que uma mancha observada em determinada escala tem uma estrutura interna que é um reflexo da agregação de manchas menores em escalas mais detalhadas (Kotliar & Wiens 1990, Allen & Hoekstra 1991).

Esta abordagem parece ser bastante adequada para o estudo da heterogeneidade espacial na interação planta-polinizador, pois há uma estrutura hierárquica de manchas relativamente clara neste sistema. A flor representa, em pequena escala, uma mancha discreta e relativamente homogênea de recurso (porém veja, Herrera et al. 2006). Flores se agrupam em plantas, e as plantas se agrupam em manchas maiores. De um modo geral, a variação na taxa de produção de néctar entre flores de uma planta e entre plantas é igualmente alta (Rathcke 1992), no entanto em certos sistemas a variação dentro da planta é muito maior, que a variação entre plantas (Feinsinger 1978). Tais padrões de distribuição de néctar em escalas pequenas, como dentro e entre plantas, têm sido interpretados como características selecionadas por comportamentos dos visitantes florais e que levariam a aumento na polinização e produção de sementes (Feinsinger 1983).

As respostas dos visitantes florais à variação na disponibilidade de recursos em escalas pequenas têm sido documentadas há tempos em vários sistemas planta-polinizador.

Há exemplos para sistemas com abelhas, beija-flores e morcegos, indicando que estes são capazes de discriminar e visitar mais freqüentemente às flores de uma planta que apresentem a maior produção de néctar (Rathcke 1992, Irwin 2000, Winter & Stich 2005), ou ainda visitar mais freqüentemente plantas cujas flores produzam, em média, mais néctar que outras (Real & Rathcke 1991). Também foram estudados sistemas em que os animais respondem às diferenças na magnitude de variação dentro da planta. Algumas espécies realizam menos visitas em plantas com grande variação entre flores na produção de néctar (Real et al. 1982), porém outras apresentam a tendência contrária (Feinsinger 1978). Além da produção de néctar por flor, visitantes florais podem responder à densidade de indivíduos e flores na vizinhança (Feinsinger et al. 1991, Kunin 1997, Leiss & Klinkhamer 2005, Makino et al. 2007). No entanto, estudos em múltiplas escalas, abrangendo escalas maiores como as de paisagem ainda são bastante raros (Steffan-Dewenter et al. 2002). As escalas nas quais os visitantes florais percebem e respondem à variação espaço-temporal na distribuição de recursos depende de suas habilidades perceptivas, cognitivas, e de deslocamento, bem como de suas necessidades energéticas (Bronstein 1995, Chittka & Thomson 2001). Devido à grande capacidade de deslocamento de visitantes florais seriam esperadas respostas em escalas mais amplas, no entanto estudos têm enfatizado a extrema importância da heterogeneidade em escalas pequenas (Sih & Balthus 1987, Roll et al. 1997, Kunin 1997, Leiss & Klinkhamer 2005).

Apesar de certos padrões de distribuição de recursos ao longo das estruturas hierárquicas de manchas serem atribuídos às pressões seletivas exercidas pelos visitantes florais, a relação entre atividade dos visitantes, polinização, produção de sementes e valor adaptativo (fitness) não é simples e direta. Variações no comportamento dos visitantes florais podem levar à limitação polínica, mas o conhecimento de como a limitação polínica afeta a dinâmica populacional está em seus primórdios (Ashman et al. 2004). Um dos fatos que

aumenta a dificuldade em estabelecer a relação entre eficiência de polinização e dinâmica populacional é que a produção de sementes representa apenas uma das etapas do ciclo de vida das plantas perenes, podendo outras etapas serem mais críticas na dinâmica da população (Calvo & Horvitz 1990). Além disso, as taxas vitais e a demografia populacional podem variar espaço-temporalmente em função da heterogeneidade do ambiente abiótico e biótico fazendo com que a interação planta-animal varie sua importância para a demografia da planta dependendo do contexto (Horvitz & Schemske 1995, 2002).

Com base neste cenário, o objetivo geral desta tese é avaliar as implicações da variação espaço-temporal na distribuição de recursos florais de *Abutilon rufinerve* para a interação desta espécie com seus polinizadores, morcegos e beija-flores, bem como as consequências da interação para a demografia de *Abutilon rufinerve*. No **capítulo 2** caracterizamos a variação espaço-temporal na produção de néctar e número de flores de *A. rufinerve* em diferentes escalas, a fim de verificar os padrões de disponibilidade energética fornecida pelas flores aos polinizadores noturnos e diurnos. As escalas consideradas foram as diferenças entre idades da mesma flor, entre flores da mesma planta, entre plantas de um mesmo setor da paisagem, bem como entre diferentes setores da paisagem. No **capítulo 3**, verificamos se há indícios de efeitos positivos ou negativos da densidade de co-específicos de *A. rufinerve* na atração de visitantes florais, e em que escalas tais relações se tornam mais evidentes. São discutidos os diferentes padrões comportamentais dos visitantes florais que poderiam levar aos resultados observados nas frequências de visitas, e possíveis consequências para produção de sementes. No **capítulo 4**, discutimos a importância relativa da variação na produção de sementes para a demografia de *Abutilon rufinerve* em diferentes condições ambientais, evidenciadas por diferenças de densidade de coespecíficos. Finalmente, no **capítulo 5** encerramos a tese com uma discussão geral, relacionando as abordagens dos capítulos anteriores. Manuscritos publicados e em fase de preparação estão

apresentados como anexos (1 a 3), detalhando métodos, análises, resultados e discussões dos Capítulos 2 a 4.

Referências Bibliográficas

- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1991. Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In: Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (eds.) *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, pp. 47-68
- Ashman, T., Knight, T.M., Steets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., Morgan, M.T. & Wilson, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85:2408–2421
- Calvo, R.N. & Horvitz, C.C. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach. *The American Naturalist* 136:499-516
- Chittka, L. & Thomson, J.D. 2001. *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 48: 269-287
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In: *Coevolution*. Futuyma, D.J. and Slatkin, M. (eds.). Sunderland, Sinauer Associates. Pp. 282-310
- Feinsinger, P., Tiebout III, H.M. & Young, B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interaction? Field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963
- Herrera, C., Pérez, R. & Alonso, C. 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany* 93:575–581
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 2002. Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology* 90:279-290.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192

- Irwin, R.E. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbled plants: spatial location or visual cues. *Oikos* 91:499–506
- Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. 1991. Ecological heterogeneity. Springer-Verlag, New York.
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Kunin, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234
- Leiss, K.A. & Klinkhamer, G.L. 2005. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6: 317-324
- Makino, T.T., Ohashi, K. & Sakai, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology* 21:87-95
- Marques, A.R., Fernandes, G.W., Reis, I.A. & Assunção, R.M. 2002. Distribution of adult male and female *Bacharis concina* (Asteraceae) in the rupestrian fields of Serra do Cipó, Brazil. *Plant Biology* 4:94-103
- Rathcke, B.J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter, M.D., Ohgushi, T. & Price, P.W. (eds), Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press Inc., San Diego. pp. 113-138.
- Real, L.A. & Rathke, B.J. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72:149-155
- Real, L., Ott, J.R. & Silverfine, E. 1982. On the tradeoff between the mean and the variance in foraging: effect of spatial distribution and color preference. *Ecology* 63:1617-1623
- Roll, J., Mitchell, R.J., Cabin, R.J. & Marshall, D.L. 1997. Reproductive success increases with local density of conspecifics in a desert mustard (*Lesquerella fendlerii*). *Conservation Biology* 11:738-746
- Sih, A., & M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68:1679-1690
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardt, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421-1432

- Suzuki, R.O., Kudoh, H. & Kachi, N. 2003. Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. *Journal of Ecology* 91:114–125
- Talley, T.S. 2007. Which spatial heterogeneity framework? Consequences for conclusions about patchy population distributions. *Ecology* 88:1476-1489
- Winter, Y. & Stich, K.P. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *The Journal of Experimental Biology* 208:539-548

Capítulo 2

Comparação da disponibilidade de recursos florais em escalas espaciais hierárquicas durante o dia e a noite

Manuscrito em preparação

(ver texto completo no Anexo 1)

Resultados e discussões do presente capítulo estão detalhados no Anexo 1, na forma de manuscrito a ser submetido para publicação.

A heterogeneidade na distribuição de recursos florais tem um papel central na estruturação da interação planta-polinizador. No presente estudo, investigamos a variação espacial na abundância de flores, taxa de produção de néctar, concentração de açúcares e, assim, no valor energético dos recursos florais de *Abutilon rufinerve* durante o dia e a noite. A variação espacial na distribuição dos recursos foi abordada sob a perspectiva de níveis hierárquicos de estruturas de manchas, com flores agrupadas em plantas, e plantas em setores da paisagem. Nenhum dos atributos avaliados diferiu entre o dia e a noite, contrariando a expectativa de que a disponibilidade de energia fosse maior à noite, em função de possíveis pressões seletivas exercidas pelos morcegos, os polinizadores mais eficientes desta espécie. No entanto a energia disponível aos visitantes foi distribuída de modo heterogêneo. Foi encontrada grande variação na produção de energia entre flores da mesma planta, seguida por diferenças entre setores da paisagem. A variação entre plantas de um mesmo setor foi relativamente pequena. A ausência de discriminação, por parte dos polinizadores, de flores com muito ou pouco néctar pode explicar, em parte, a manutenção de grande variação na produção de néctar entre flores da mesma planta. Além disso, não há, na população estudada, uma relação simples e direta entre comportamento de polinizadores e aptidão das plantas, pois o estabelecimento de plântulas limita mais o crescimento população da espécie do que a produção de sementes. No entanto pressões seletivas atuantes no passado podem ter gerado o padrão observado de grande variação na produção de néctar entre flores da mesma planta, resultando em maior atração de polinizadores, ou no aumento de sua eficiência, com pequeno acréscimo no gasto energético para a planta. Outra explicação para a grande variação encontrada seria que ela ocorre principalmente em função da presença simultânea de flores de

diferentes idades, e que em plantas que secretam néctar por meio da hidrólise de amido acumulado como *A. rufinerve*, é comum a degradação do nectário com a idade da flor. Tal processo seria igualmente mantido pela ausência de pressão seletiva por parte dos polinizadores. A variação encontrada na produção de energia entre setores da paisagem pode ser atribuída à semelhanças no contexto ambiental e/ou genético usualmente encontrado entre plantas espacialmente próximas.

Capítulo 3

Densidade co-específica de recursos florais em múltiplas escalas espaciais: efeitos sobre polinizadores vertebrados e sucesso reprodutivo de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae)

Manuscrito em preparação

(ver texto completo no Anexo 2)

Resultados e discussões do presente capítulo estão detalhados no Anexo 2, na forma de manuscrito a ser submetido para publicação.

A polinização e o sucesso reprodutivo de espécies vegetais podem variar em função de efeitos positivos ou negativos da densidade de co-específicos. Por incluir organismos que podem se deslocar muito, respostas da interação planta-polinizador à heterogeneidade na distribuição de recursos florais são esperadas em escalas maiores. No entanto, estudos experimentais evidenciam a importância de escalas pequenas, como a do indivíduo e sua vizinhança. Neste estudo investigamos: 1. se há indícios de efeitos positivos ou negativos entre indivíduos de *Abutilon rufinerve*, identificando as escalas espaciais nas quais estas interações se evidenciam; 2. Como os diferentes grupos de polinizadores vertebrados de *A. rufinerve* respondem à variação na disponibilidade de recursos florais; e 3. se a variação no sucesso reprodutivo de *A. rufinerve* está relacionada com a frequência de visitas dos polinizadores. A frequência de visitas de morcegos por flor aumentou com a densidade de co-específicos, enquanto a de beija-flores tendeu a diminuir, evidenciando efeito positivo de densidade de *A. rufinerve* na visita de um vetor, e negativo em outro. Como o padrão espaço-temporal de produção de néctar não difere entre o dia e a noite e as necessidades energéticas de ambos os vetores são semelhantes, a diferença observada em suas respostas parece estar relacionada às diferentes estratégias de forrageio. Provavelmente, beija-flores exploram os recursos em áreas que correspondem mais às suas necessidades energéticas e que os morcegos exploram áreas maiores que as necessárias. A variação encontrada na frequência de visitas não se traduziu diretamente em produção de frutos e sementes, apesar da importância da interação evidenciada pela auto-incompatibilidade, limitação polínica, e diferenças na eficiência dos polinizadores. A competição por recursos entre os indivíduos de *A. rufinerve* nas áreas de maior densidade de plantas poderia levar à redução de recursos

disponíveis para a formação de frutos e sementes, no entanto não há evidências deste efeito. A interação entre indivíduos de *A. rufinerve* se evidencia nas escalas entre os 10m e 15m de raio a partir da planta focal, mas aparentemente é bastante reduzida na escala dos setores da paisagem, indicando a importância da heterogeneidade em pequena escala, mesmo para vetores vertebrados com grande capacidade de deslocamento. Outros fatores como temperatura do ar e interações sociais tem o potencial de gerar a variação temporal nos efeitos de densidade.

Capítulo 4

Eficiências de polinizadores, fecundidade e crescimento populacional: demografia de uma árvoreta de floresta tropical utilizando modelo integral de projeção

Manuscrito em preparação

(ver texto completo no Anexo 2)

Resultados e discussões do presente capítulo estão detalhados no Anexo 3, na forma de manuscrito a ser submetido para publicação.

O presente estudo versa sobre a demografia da árvore tropical *Abutilon rufinerve* na Floresta Atlântica, usando Modelos Integrais de Projeção. A variação espaço-temporal nas taxas vitais (crescimento, sobrevivência, e fecundidade) e propriedades demográficas assintóticas foram descritas para duas condições ambientais distintas caracterizadas pela densidade da espécie vegetal estudada. Adicionalmente, procuramos elucidar se diferenças observadas entre visitantes florais diurnos e noturnos poderiam ter efeitos na fecundidade e taxa assintótica de crescimento populacional. Esta população foi caracterizada por: pequena variação temporal no recrutamento de plântulas; alta mortalidade de plântulas ($> 95\%$); mortalidade variável de indivíduos reprodutivos (3% to 39%); aumento da fecundidade com o tamanho do indivíduo; e freqüente retrogressão devida à perda de ramos. A variação espaço-temporal foi grande em crescimento ($CV=121\%$), seguida por fecundidade ($CV=33\%$) e sobrevivência ($CV=21\%$). Não houve relação simples entre crescimento e fecundidade ao longo das condições ambientais e anos. As distribuições de tamanhos observadas diferiram da distribuição estável de tamanhos ("stable stage distribution"). Em todos os ambientes, condições e anos, a distribuição foi dominada por plântulas, seguida, na maioria dos casos, por plantas pequenas com mais de um ano de idade. A taxa de crescimento assintótico da população variou entre anos de 1,1589 a 0,78698 nas condições de alta densidade e de 0,82792 a 0,78700 em condições de baixa densidade. Nas parcelas de alta densidade, a redução na taxa assintótica de crescimento populacional observada na segunda transição temporal foi determinada pela redução na taxa de crescimento, assim como pela redução da taxa de sobrevivência. Nós consideramos que apesar da heterogeneidade de habitats, a área estudada favorece a persistência de *Abutilon rufinerve*. Como as menores elasticidades e

sensitividades de λ foram encontradas para mudanças na fecundidade, diferenças na eficiência de polinizadores noturnos e diurnos parecem ter pouca importância para a demografia desta população. Este cenário pode ser comum para outras espécies vegetais, pois mesmo sob condições de limitação polínica, a etapa mais crítica para a dinâmica populacional pode ser a sobrevivência e crescimento de plântulas.

Capítulo 5

Discussão Geral

A abordagem da heterogeneidade sob a perspectiva de escalas espaciais hierárquicas (Kotliar & Wiens 1990) possibilitou a caracterização da variação espacial em vários parâmetros relacionados à disponibilidade de recursos florais de *A. rufinerve* e a interação planta-polinizador. Diferenças entre setores da paisagem explicaram uma parte importante da variação na produção de néctar de *Abutilon rufinerve*. Tal padrão indica a ocorrência de autocorrelação espacial neste atributo, pois plantas mais próximas tendem a ter uma produção de néctar mais parecida do que plantas distantes. A correlação espacial na produção de néctar foi mostrada pela primeira vez em uma planta herbácea (Leiss & Klinkhamer 2005) e apesar de nossa abordagem não medir diretamente a auto-correlação espacial, a explicação de parte da variação na produção de néctar nas escalas mais amplas é uma evidência de sua ocorrência. Apesar da importância das diferenças entre setores da paisagem, as menores escalas foram mais importantes na explicação da variação encontrada na produção de néctar e no número de flores do que as maiores escalas. O padrão de variação encontrado, caracterizado por grandes diferenças entre flores dentro do indivíduo, foi similar ao encontrado por Feinsinger (1978) para outras espécies polinizadas por beija-flores. Porém, estes resultados diferem do padrão encontrado para a maioria das plantas, nas quais a variação dentro e entre plantas apresenta magnitudes similares (Rathcke 1992, McDade & Weeks 2004).

A resposta dos visitantes florais a esta variação local poderia resultar em pressões seletivas determinando os padrões de distribuição de recursos encontrados (Rathcke 1995, Kunin 1997, Howell & Hartl 1980, Bateson et al. 2002, Leiss & Klinkhamer 2005). Esta interpretação foi reforçada pelos padrões de visitação observados em *A. rufinerve*, melhor

explicados pela disponibilidade de recursos florais na escala de 10 e 15m a partir da planta focal do que nas escalas maiores, como diferença entre setores da paisagem. Além disso, o fato dos morcegos serem os visitantes florais mais eficientes neste sistema (Passos & Buzato 1999) e tenderem a aumentar a visitação com a densidade de *A. rufinerve*, bem como a ocorrência de limitação polínica na população, poderiam sugerir que pressões seletivas por parte dos morcegos têm ou tiveram importância na evolução da dispersão agregada desta espécie vegetal (Howell 1979).

Por outro lado, o padrão de produção de néctar não apresentou diferenças entre o dia e a noite, contrariando as expectativas de maior produção de néctar no período noturno em função de pressões seletivas exercidas pelos morcegos, por serem estes os polinizadores mais eficientes de *A. rufinerve*. A especialização de espécies vegetais polinizadas por morcegos e beija-flores em um dos tipos de vetores têm sido evidenciada, por exemplo, no gênero *Burmeistera* (Muchhala 2006, Muchalla 2007). Dentre as espécies do gênero *Abutilon* no sudeste brasileiro polinizadas por beija-flores e morcegos, *A. rufinerve* é uma das que mais se aproxima da síndrome de chiropterofilia, indicando a possibilidade de especialização neste vetor (Buzato et al. 1994). No entanto a ausência de diferenças entre dia e noite nos padrões de produção de néctar indica que ao menos neste atributo esta especialização parece não ter ocorrido.

A demografia de *A. rufinerve* indica que, atualmente, nesta população, os polinizadores parecem ter pouca influência em diferenças no sucesso reprodutivo entre indivíduos, e exercem pouca pressão seletiva sobre as plantas. Tal padrão se repete durante duas transições e em diferentes condições ambientais, indicando que apesar da variação espacial encontrada na demografia, as etapas mais limitantes para a reprodução dos indivíduos são a sobrevivência e crescimento das plântulas, e não a produção de sementes. A distribuição agrupada de *A. rufinerve*, apresentando alta densidade em locais com condições

bastante definidas de radiação e umidade do solo torna provável a limitação do sucesso reprodutivo pela disponibilidade de microsítios para a germinação das sementes, estabelecimento e sobrevivência das plântulas.

A baixa sensibilidade e elasticidade da taxa de crescimento assintótico à fecundidade não é rara entre populações de espécies vegetais e leva a uma pergunta inevitável: se a pressão seletiva dos polinizadores é baixa, como explicar a associação entre atributos florais e dos polinizadores, por exemplo, no formato das flores de algumas espécies? É imprescindível ter em mente que nossos dados registram a tendência em uma população de *A. rufinerve* em um intervalo de tempo insignificante, perante sua história evolutiva. Atualmente, em outras populações desta espécie os polinizadores podem estar exercendo pressão seletiva intensa e direcionando a evolução de diversos atributos, e é muito provável que isso tenha ocorrido no passado em várias populações. A variação espaço-temporal nos processos evolutivos de participantes de interações interespecíficas pode levar ao que Thompson (2005) chamou de mosaico geográfico de coevolução. Este mosaico geográfico se caracterizaria por apresentar populações em que a coevolução estaria ocorrendo no momento presente de forma intensa, e outras nas quais as pressões seletivas seriam menos importantes. O estudo de um número maior de populações de *A. rufinerve*, incluindo aquelas em seu limite de distribuição altitudinal e latitudinal, permitirá um panorama mais amplo da importância dos vetores de pólen para a evolução desta espécie neste momento.

Referências Bibliográficas

- Bateson, M. Healy, S.D & Hurly, T.A. 2002. Irrational choices in hummingbird foraging behaviour. *Animal Behaviour* 63:587–596
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora* 189:327-334

- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 48:269-287
- Howell, D.J. & Hartl, D.L. 1980. Optimal foraging in Glossophagine bats: when to give up. *The American Naturalist* 115:696-704
- Howell, D.J. 1979. Flock foraging in nectar feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114:23-49
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Kunin, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85:225-234
- Leiss, K.A. & Klinkhamer, G.L. 2005. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6:317-324
- McDade, L.A. & Weeks, 2004. J. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36:196-215
- Muchalla, N. 2007. Adaptive trade-off in floral morphology: corolla shape mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist* 169:494-504
- Muchhala, N. 2006. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany* 93:1081-1089
- Passos, L. & Buzato, S. 1999. Differential reproductive output in *Abutilon rufinerve* caused by hummingbird and bat pollination. Page 411 in *Proceedings XVI International Botanical Congress*. Saint Louis, EUA.
- Rathcke, B.J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter, M.D., Ohgushi, T. & Price, P.W. (eds), *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press Inc., San Diego. pp 113-138
- Thompson, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.

Anexo 1

A comparison in floral resource availability structure across hierarchical scales of patch: a case for a day and night plant-pollinator system

Luciano Elsinor Lopes & Silvana Buzato

L. E. Lopes

Programa de Pós-graduação em Ecologia

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil

e-mail: llopes_br_2000@yahoo.com.br

S. Buzato

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil

E-mail: sbuzato@usp.br

Abstract – Plant traits such as energy provided to floral visitors by flowers are not evenly distributed in a population but form small patches. This study investigated spatial variation in flower abundance, nectar attributes (volume and sugar concentration), and energetic value of *Abutilon rufinerve*'s floral resource across hierarchical levels of patch structure along night and day. All flower attribute evaluated did not vary between night and day, but the spatial distribution of energy production on flowers was unevenly distributed across spatial scales. The major component of variation in energy production per flower was explained by differences within plants followed by variation among sectors of landscape. Similar energetic requirements between hummingbirds and glossophagine bats as well as similar behavior of them on flowers with low and high nectar volume within plant could be responsible for this pattern. Additionally, our expectation that nectar energy availability would be greater at night because bats are more efficient than hummingbirds and contribute more to production of seeds was not confirmed. This result could be explained by absence of simple and direct relationship between pollinator efficiency and *A. rufinerve* fitness, because seedling establishment constraint more population growth than seed production. The high within plant variation in energy available on flowers could be interpreted as an evolutionary stable strategy mediated by plants, resulting in higher pollinators attraction with lower energetic costs increasing plant fitness. The smaller but significant variation in energy production on flowers among sectors of landscape could be attributed to similar genetic and environmental contexts usually found among nearest plants.

Key words: *Abutilon rufinerve*, bats, floral aging, hummingbirds, nectar reward, spatial heterogeneity.

Introduction

Patches are commonly viewed as discrete and internally homogeneous entities, yet such patches are rarely observed in nature (Kotliar and Wiens 1990). Although this simple definition of patches may be useful in initial attempts to explore the responses of organisms to patchiness, greater understanding may derive from knowing how patch structure relates to the nature of heterogeneity over a range of spatial scales (Kotliar and Wiens 1990, Bronstein 1995).

In studies of nectar-producing plants, individual flowers, inflorescences, and plant clumps of various sizes have been considered as patches (Sih and Balthus 1987, Irwin 2000, Hegland and Totland 2005, Makino et al. 2007). Patches of floral resources can be characterized by floral abundance (Kunin 1997, Feinsinger et al. 1986, Leiss and Klinkhamer 2005) and nectar production (Real and Rathcke 1991, Klinkhamer et al. 2001, Leiss and Klinkhamer 2005). These attributes plus sugar concentration are used to measure the availability of energy to floral visitors in the patch (Tschapka 2004, Leiss and Klinkhamer 2005). Variation in nectar production rate is associated with plant size and floral size in some species, and larger plants with more flowers often have higher nectar production rate (Pleasants and Chaplin 1983, Devlin et al. 1987, but see Marden 1984, Zimmerman and Pyke 1986).

High amounts of spatial heterogeneity in nectar production rate have been described among flowers of the same plant as well as among individuals of the same population (Feinsinger 1978, Pleasants 1983, Pleasants and Chaplin 1983, Rathcke 1992). Additionally, in some species, nectar production rate tended to differ greatly among distant plants than closer ones, evidencing spatial autocorrelation in its distribution (Leiss and Klinkhamer 2005). Hourly and daily variation in production rate of nectar as well as in sugar concentration has also been documented (Feinsinger 1978, Pleasants 1983, Wolff et al. 2006).

Sugar concentration and composition are nectar traits considered to be less variable than production rate (Rathcke 1992, McDade and Weeks 2004, but see Hodges 1993, Chalcoff et al. 2006).

In the present study, we investigated spatial variation in flower abundance, nectar production rate, sugar concentration and thus in the energetic value of *Abutilon rufinerve*'s floral resource across hierarchical levels of patch structure along night and day. This approach evaluates the amount of variation within plants, among plants of the same sector of the landscape, and among different sectors of the landscape. Although some evidence of spatial autocorrelation can be found (Leiss and Klinkhamer 2005), floral display size (= flower abundance) and variation in nectar production rate often vary more at fine than at coarse scales (Wilson and Price 1977, Feinsinger 1978, Pleasants 1983, Pleasants and Chaplin 1983, Pleasants and Zimmerman 1990, Rathcke 1992, Gunton and Kunin 2007). Based on the fact that genotype-by-environmental interaction determines the levels of variation on flowering and flower's nectar production (Simons and Johnston 2000, Mitchell 2004, Leiss & Klinkhamer 2005), we expected higher heterogeneity at coarse (sectors of landscape) than at fine scales (among plants), because nearest sites tend to be under similar environmental conditions (Stratton 1994) and genetic relatedness is common among nearest plants (Jacquemyn et al. 2006). Besides, because bats contribute more to the production of seeds than hummingbirds (Passos and Buzato 1999), we expected greater nectar production by night than by day as a result of selective pressure from bats.

Study system

Abutilon rufinerve (Malvaceae) has aggregated dispersion and occurs mainly along stream banks and wet hillsides, in patches varying from one to hundreds of individuals. In this habitat, the highest local density was 16 reproductive individuals per 100 m² (N = 11 plots).

This treelet reached up to 10m and flower from May to September. It presented up to 86 open flowers per day (mean among reproductive plants = 8.35 flowers, $N = 361$) that open by day and night, and last about 48 hours. Nectar sucrose/hexose ratio is about 0.07, and main sugar is glucose (Buzato et al. 1994). Each flower generated up to 76 ovules ($N = 52$). *Abutilon rufinerve* is a self-incompatible species and depends on pollinators to set seeds (Passos and Buzato 1999). There was pollen limitation in the studied population (Narita 2006, L. E. Lopes and S. Buzato, unpublished data). We observed the bat *Anoura caudifer* and the hummingbirds *Clytolaema rubricauda*, *Thalurania glaucopis* and *Phaethornis eurynome* visiting its flowers. Other bat and hummingbird-visited species flower at the study site in the same period (S. Buzato, unpublished data, Buzato et al. 2000). However, their density was negligible when compared to *Abutilon rufinerve*'s density, which is the main floral resource for its pollinators in winter.

Study site

This study was conducted in the Atlantic Rainforest, at Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Cunha-Indaiá (315,000 ha, 23°10'S, 44°55'W), São Paulo State. The vegetation can be classified as lower and upper montane rain forest (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Elevation is about 1100m and mean annual rainfall is about 2500mm (Buzato et al. 2000). Winter temperature may fall below zero from June to August when *Abutilon rufinerve* blooms (Hueck 1972, Nimer 1977).

Methods

In order to address number of flowers and nectar production per flower on hierarchical spatial scales, we studied 18 *A. rufinerve* focal plants of variable height. Circular plots of 15m radius were established around focal plants to count the flowers in the neighborhood. Each triplet of

focal plants is under similar microclimatic conditions and sampled one sector of the landscape. Focal plants of the same triplet were 40 to 120m apart and the distances between the six studied sectors of the landscape ranged from 300 to 4000m.

In each focal plant, we measured volume and sugar concentration of nectar of 4 to 12 flowers ($N = 121$), four times each day, corresponding to the cumulative production of nectar during night (23pm and 5am) and day (11 am and 17pm). Measurements were taken from June to August, 2004, and we sampled flowers at 3 to 6 sectors of the landscape per day. Blossoms were bagged and bags were removed just during measurements to avoid nectar consumption by floral visitors. We measured nectar production rate instead of standing crop because variation in nectar production rate is a better estimation of resource availability for floral visitors than standing crop, because their nonrandom foraging behavior can lead to underestimation of nectar production in high-rewarding patches (Rathcke 1992). Each flower was measured from its opening until it produced less than 10 μ l of nectar in two consecutive measurements. This criterion was adopted because bagged flowers remained opened longer than flowers under natural conditions. Flowers that produced less than 10 μ l in two consecutive measurements closed in less than 6 hours after unbagged, validating our criterion. Nectar volume was measured with micro-syringes and sugar concentration of nectar was measured with a pocket refractometer. Sugar concentration of nectar (BRIX%) was converted to grams of solute per liter of solution (Bolten and Feinsinger 1979) and multiplied by nectar volume (liters) to obtain the production of sugar in grams that was converted to joules (Kearns and Inouye 1993). Energy availability in each focal plant was obtained by multiplying its mean energy production rate per flower by the number of flowers opened in census 1 (July 15th to 28th, 2004) and census 2 (July 27th to August 06th, 2004).

Data analysis

Analyses were performed using mixed effects hierarchical ANOVA with period (night and day) as fixed factor, and as random factors, measurements at different ages nested in flowers, flowers nested in plants, and plants nested in sectors of landscape. Statistical analyses were performed using R-program with package nlme (Crawley 2002). Estimation was made with restricted maximum likelihood (REML; Crawley 2002). Variation in nectar production among ages of a flower is similar to variation between flowers of different ages within plant (L. E. Lopes, unpublished data). Descriptive statistics as means and coefficients of variation (CV) were calculated from each measurement on flower and encompass all studied sources of variation. Rates were calculated disregarding the first measurement on each flower because the time since a flower opened to its first measurement was unknown.

Results

Flowers of *A. rufinerve* secreted, in average, 9.7 μ l of nectar per flower per hour (CV = 0.93), at a concentration of 130g of sugar per liter of solution (CV = 0.18), equivalent to 12.4 BRIX%. Each flower produced in average 21.4 Joules per hour (CV = 0.98). Total energetic production during flower life was 1,287.7 J per flower (CV = 0.56). The variation in energy production rate was better explained by variation in nectar production rate ($R^2 = 0.96$, $p < 0.001$) than in sugar concentration of nectar ($R^2 = 0.13$, $p < 0.001$).

Abutilon rufinerve flowers usually opened at dusk (75%), but some flowers opened at night from 07:00 to 12:00 pm (17%). Most of the bagged flowers last 2 days (71%), however some flowers last 3 (18%) or four days (0.09%) with some extreme cases that last 5 days (0.01%). Sugar concentration did not evidenced differences during flower's life (Fig. 1a-b). In flowers opened at dusk, nectar production was high during the first 30 hours, and decreased gradually after that (Fig. 1c). Flowers opened at night produced small amounts of nectar during the first 12 hours, with slightly increase from 18 to 48 hours (Fig. 1d). Flowers

opened at dusk produced more nectar than flowers opened at night, but for both cohorts of flowers nectar production tend to be higher during day and night warmer periods (Fig. 1c-d). Similar pattern was observed considering energy production rate (Fig. 1e-f). Sugar concentration, volume, energy production, and total energy produced per flower were not statistically different between night and day (Table 1).

Hierarchical levels of patchiness had different importance in explanation of the observed variance on nectar attributes, depending on the regarded variable. Variation on nectar sugar concentration was evenly distributed among the scales within flower, among flowers, and among sectors (Table 1, Fig. 2a). Most of variation on nectar and energy production rates was explained by fine scale differences, but differences among sectors of landscape were also important (Table 1, Fig. 2b-d). Differences among plants explained most of the variation on number of flowers in focal plants or in 15m radius plots (Table 2, Fig. 3a-d). Finally, differences among plants explained most of variation on energy availability on focal plants (Table 3, Fig. 3e-f). The number of flowers ($R^2 = 0.40$, $p < 0.001$) influenced more the values of energy availability than energy production rate per flower ($R^2 = 0.23$, $p < 0.001$).

Discussion

Between the attributes that determined the energy production rate per flower, sugar concentration presented an evenly distributed variation among the hierarchical scales of patch structure. This distribution could be explained by the low levels of variation in sugar concentration during flower's lifespan of *A. rufinerve*. Individual and population low variation of sugar concentration was also registered in several other species (Rathcke 1992, McDade and Weeks 2004). Although plant species has the potential to vary sugar concentration (Findlay et al. 1971, Perret et al. 2004, Schmidt-Lebuhn et al. 2007), variation

in this attribute seems to be more influential in the foraging behavior of floral visitors than nectar volume (Cnaani et al. 2006). The conservative nature of this trait could be related to the straightforward consequences of its variability on floral visitation, because less time is needed to assess sugar concentration than volume, and a smaller sample size may be needed for reliable estimation of profitability when flowers differ in concentration (Cnaani et al. 2006). Furthermore, evenly distributed variation in sugar concentration among hierarchical scales of patch structure could result in random visitation pattern among plants and sectors of landscape.

For nectar production rate, there was no difference between night and day, but the variation among the hierarchical scales was unevenly distributed as a result of high within flower variability due to aging. Different patterns of nectar production rate between flowers that opened at dusk and at night also input an extra variation on same aged flowers. The variation in nectar production rate due to aging could be partially explained by physiological mechanisms controlling the resource allocation within plant (Ashman and Schoen 1996). However, it could be also a result of nectary degeneration, characteristic of plants which liberate starch stored in nectary parenchyma by hydrolysis, such as *Abutilon* (Pacini et. al 2003). Furthermore, despite we did not address directly the relation between nectar production rate and temperature, the mean rate seems to follow temperature variation during the first 48 hours of flower life. Mean nectar production rate tended to decrease along the night and increase along the day either for flowers opened at dusk or at the first period of night. Whereas the response of nectar production to external factors, such as temperature, may to a large extent reflect the restrictions these factors impose on plant metabolism (Pacini and Nepi 2007).

The high within plant variation could induce flower choice by vertebrates with good spatial memory, such as bats and hummingbirds (Winter and von Helversen 2001, Healy and

Hurly 2001). By the other hand, if the distance between the flowers is short and the cost of flight is small, hummingbirds could visit even low rewarding flowers near high rewarding ones (Healy and Hurly 2001). In *Abutilon rufinerve*, the behavior of hummingbirds in experimental manipulation of nectar volume in flowers indicated that although they were able to discriminate high and low rewarding flowers, they visited them indistinctly (L.E. Lopes and S. Buzato, unpublished data). Under this situation, it is expected that variable nectar volumes lead to more flowers visited per foraging bouts than uniformly large volumes (Feinsinger 1978, but see Biernaskie et al. 2002), and hummingbirds might favor the maintenance of high variation in nectar production within plant. Our observation on bats suggested that they also visited indistinctly both kinds of flower. Considering the small variation among plants in relation to within plant, floral visitors are unlikely to pose selective pressure on average nectar production rate of *A. rufinerve* between plants because it would be difficult for animals to detect differences in nectar production rate among individuals (Boose 1997). Although, bats tended to visit more frequently more rewarding plants (capítulo 2).

As energy production rate is more determined by volume than by sugar concentration, its distribution of variation among hierarchical scales of patch structure followed the distribution of the nectar production rate. Although sugar concentration, sugar composition and other constituents in nectar can also influence the type and behavior of visitors on flowers (Schondube and Martínez Del Rio 2003, but see Chacoff et al. 2006), as nectar volume is a good predictor of energy production per flower, the main field effort might be concentrated in this attribute to address questions related to the distribution of floral resources in multiple scales as well as evolutionary ones (Schemske & Bradshaw 1999, Wolff 2006).

The absence of differences between day and night in energy availability could be related to similar energetic requirements between hummingbirds and glossophaginae bats (von Helversen and Reyer 1984, Heineman 1992). Additionally, our expectation that nectar energy

availability would be greater at night because bats are more efficient than hummingbirds and contribute more to production of seeds was not confirmed. This result could be explained by absence of simple and direct relationship between pollinator efficiency and *A. rufinerve* fitness, because seedling establishment constraint more population growth than seed production (capítulo 3). The high within plant variation could be interpreted as an evolutionary stable strategy mediated by plants resulting in higher pollinators attraction with lower energetic costs increasing plant fitness (Ashman and Schoen 1996, Kunin 1997, Gunton and Kunin 2007). In this study, the smaller but significant variation among sectors of landscape could be attributed to similar genetic and environmental contexts usually found among nearest plants (Jacquemyn et al. 2006).

Bibliography

- Ashman, T.L. and Schoen, D.J. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11: 289-300
- Biernaskie, J.M., Cartar, R.V. and Hurly, T.A. 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos* 98: 98–104
- Boose, D.L. 1997. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection. *Oecologia* 110: 493-500
- Bronstein, J.L. 1995. The plant-pollinator landscape. Pp. 256-288. In: Hansson, L., Fahrig, L. and Merriam, G. (eds.). *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman and Hall, London.
- Buzato, S., Sazima, M. and Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora* 189: 327-334
- Buzato, S., Sazima, M. and Sazima, I. 2000. Hummingbird pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32:824-841
- Chalcoff, V.R., Aizen, M. and Galetto, L. 2006. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of Botany* 97: 413–421

- Cnaani, J., Thomson, J.D. and Papaj, D.R. 2006. Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology* 112: 278–285
- Crawley, M.T. 2002. Statistical computing. An introduction to data analysis using S-plus. John Wiley and Sons Ltd., Chichester, England.
- Devlin, B., Horton, J.B., and Stephenson, A.B. 1987. Patterns of nectar production of *Lobelia cardinalis*. *American Midland Naturalist* 117: 289-295
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 48: 269-287
- Feinsinger, P., Murray, K.G., Kinsman, S. and Busby, W.H. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464
- Findlay, N., Reed, M.L. and Mercer, F.V. 1971. Nectar production in *Abutilon* III. Sugar secretion. *Australian Journal of Biological Science*. 24:665-675
- Gunton, R.M. and Kunin, W.E. 2007. Density effects at multiple scales in an experimental plant population. *Journal of Ecology* 95:435-445
- Healy, S.D. and Hurly, T.A. 2001. Foraging and spatial learning in hummingbird. In: Chitka, L. & Thomson, J.D. (eds.) *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.127-147.
- Hegland, S.J., and Totland, O. 2007. Pollen limitation affects progeny vigour and subsequent recruitment in the insect pollinated herb *Ranunculus acris*. *Oikos* 116: 1204-1210
- Heinemann, D. 1992. Resource use, energetic profitability, and behavioral decisions in migrant rufous hummingbirds. *Oecologia* 90:137-149
- Hodges, S.A. 1993. Consistent interplant variation in nectar characteristics of *Mirabilis multiflora*. *Ecology* 74:542-548
- Hueck, K. 1972. As florestas da América do Sul. Polígono, São Paulo.
- Irwin, R.E. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. *Oikos* 91:499–506
- Jacquemyn, H., Brys, R., Vandepitte, K., Honnay, O. and Roldán-Ruiz, I. 2006. Fine-scale genetic structure of life history stages in the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. *Molecular Ecology* 15:2801-2808
- Kearns, C. A. and Inouye, D.W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot.

- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J. and Linnebank, L.A. 2001. Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology Letters* 4:559-567
- Kotliar, N.B. and Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Kunin, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology*, 85:225-234
- Leiss, K.A. and Klinkhamer, G.L. 2005. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6:317-324
- Makino, T.T., Ohashi, K. and Sakai, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology* 21:87-95
- Marden, J.H. 1984. Intrapopulational variation in nectar secretion in *Impatiens capensis*. *Oecologia* 63:418-422
- McDade, L.A. and Weeks, J.A. 2004. J. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36:196-215
- Mitchell, R.J. 2004. Heritability of nectar traits: why do we know so little? *Ecology* 85:1527–1533
- Narita, J. 2006. Conflitos na alocação de recursos para crescimento, reprodução e sobrevivência: uma revisão para espécies vegetais e um estudo de caso. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo.
- Nimer E. 1977. Climatologia da região sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 34:3-48
- Oliveira-Filho, A.T. and Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and influence of climate. *Biotropica* 32:793–810
- Pacini, E. and Nepi, M. 2007. Nectar production and presentation. In: Nicolson, S.W., Nepi, M. and Pacini, E. (eds.) *Nectaries and Nectar*. Springer, Dordrecht, pp. 167-214
- Pacini, E., Nepi, M. and Vesprini, J.L. 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution* 238:7–21

- Passos, L. and Buzato, S. 1999. Differential reproductive output in *Abutilon rufinerve* caused by hummingbird and bat pollination. Page 411 in Proceedings XVI International Botanical Congress. Saint Louis, EUA
- Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R., Peixoto, M., Savolainen, V. 2004. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany* 87:267-273
- Pleasants, J.M. and Chaplin, S.J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59:232-238
- Pleasants, J.M. and Zimmerman, M. 1979. Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spots. *Oecologia* 41:283-288
- Pleasants, J.M. 1983. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregate* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 70:1468-1475
- Rathcke, B.J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. Pp. 113-138. In: Hunter, M.D., Ohgushi, T. and Price, P.W. (eds), *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press Inc., San Diego.
- Real, L.A. and Rathke, B.J. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72:149-155
- Schemske, D.W. and Bradshaw, H.D. Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkey flowers (*Mimulus*). *Proceedings of National Academic Science USA* 96: 11910-11915
- Schmidt-Lebuhn, A.N., Schwerdtfeger, M., Kessler, M. and Lohaus, G. 2007. Phylogenetic constraints vs. ecology in the nectar composition of Acanthaceae. *Flora* 202:62-69
- Schondube, J.E. and Matínez Del Rio, C. 2003. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17:445-453
- Sih, A., and M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68:1679-1690
- Simons, A.M. and Johnston, M.O. 2006. Environmental and genetic sources of diversification in the timing of seed germination: implications for the evolution of bet hedging. *Evolution* 60:2280-2292
- Straton, D.A. 1994. Genotype-by-environment interactions for fitness of *Erigeron annuus* show fine scale selective heterogeneity. *Evolution* 48:1607-1618

- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263:7-21
- von Helversen O. and Reyer, H.U. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63:178-184
- von Helversen, O and Winter, Y. 2005. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. In: Kunz, T.H. and Fenton, M.B. (eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 346-397.
- Wilson, M.F. and Price, P.W. 1997. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 51:495-511
- Wolff, D., Witt, T., Jürgens, A. and Gottsberger, G. 2006. Nectar dynamics and reproductive success in *Saponaria officinalis* (Caryophyllaceae) in southern Germany. *Flora* 211:353–364
- Zimmerman, M. and Pyke, G.H. 1988. Experimental manipulation of *Polemonium foliosissimum*: effects on subsequent nectar production, seed production and growth. *The Journal of Ecology* 76:777-789

Table 1 – Nectar attributes and energy production per flower. Components of variance related to hierarchical scales of patch structure: sectors of the landscape, plants in sectors, flowers in plants and ages (within flower variability due to ages and random variation). Units: fl – flowers, g – grams, h - hours, J – Joules, μl – microliters; σ^2 – Variance component, % – percentage of variance explained by each source of variation. Fixed effect: day and night.

Source of variation	Sugar concentration		Nectar production rate		Energy production rate		Total energy production	
	$(\text{g} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{fl}^{-1})$		$(\mu\text{l} \cdot \text{fl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$		$(\text{J} \cdot \text{fl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$		$(\text{J} \cdot \text{fl}^{-1})$	
	σ^2	%	σ^2	%	σ^2	%	σ^2	%
Sectors	179.7	29	15.4	18	101.4	22	90954.9	56
Plants/plots	85.5	14	4.8	05	22.2	05	9485	06
Flowers	184.1	29	0.5	01	5.8	01	30235	19
Ages	174.6	28	664.7	76	336.8	72	31497	19
Day and night	$F_{(1,944)} = 0.01$ $p = 0.91$		$F_{(1,944)} = 0.31$ $p = 0.58$		$F_{(1,944)} = 0.11$ $p = 0.74$		$F_{(1,120)} = 1.52$ $p = 0.22$	

Table 2 – Number of flowers in focal plants and in 15m radius plots including focal plants. Components of variance related to hierarchical scales of patch structure: sectors of the landscape, plants in sectors, and residuals (random variation). SD – Standard deviation, ω^2 – proportion of the variance explained by each source of variation.

Source of variation	Focal plant census 1		Focal plant census 2		15m plot census 1		15m plot census 2	
	σ^2 %		σ^2 %		σ^2 %		σ^2 %	
	σ^2	%	σ^2	%	σ^2	%	σ^2	%
Sectors	33.0	17	11.9	14	0.0	00	0.0	00
Plots	142.4	73	66.8	77	703.7	100	626.4	100
Residuals	18.4	10	8.05	09	0.3	00	0.2	00

Table 3 – Energy availability in focal plants ($\text{Joules} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{hour}^{-1}$).

Source of variation	Census 1		Census 2	
	Joules		Joules	
	σ^2	%	σ^2	%
Sectors	0.1	00	13456.3	15
Plants	173780.0	100	67925.3	76
Residuals	8.7	00	8430.5	09

Figure 1 – Variation in nectar attributes with flower age: (a-b) sugar concentration; (c-d) volume; and (e-f) energy production. Flowers opened at dusk (left: a, c, e) or first period of night (right: b, d, f). Gray and white colors represent flowers during night or day period.

Figure 2 - Nectar on focal plants of *Abutilon rufiger*: a) sugar concentration; b) production rate – volume; c) production rate – energy; and d) total energy per flower. Each box include the variation among ages of the same flower and among flowers of the same plant. Triplets of consecutive focal plants (boxes with the same color) represent one sector of the landscape. Lines - medians; boxes - 25 – 75% quartiles; whiskers - non-outlier range; and circles – outliers.

Figure 3 – Number of flowers in focal plants (a,b) or 15m radius plots (c, d), and total energy available per focal plant (e,f) in each sector of landscape. Census 1 (left: a,c,e) and census 2 (right: b, d, f).

Anexo 2

Densidade co-específica de recursos florais em múltiplas escalas espaciais: efeitos sobre polinizadores vertebrados e sucesso reprodutivo de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae)

Luciano Elsinor Lopes & Silvana Buzato

L. E. Lopes

Programa de Pós-graduação em Ecologia

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil

e-mail: llopes_br_2000@yahoo.com.br

S. Buzato

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil

E-mail: sbuzato@usp.br

Resumo

A polinização e o sucesso reprodutivo de espécies vegetais podem variar em função de efeitos positivos ou negativos da densidade de co-específicos. Por incluir organismos que podem se deslocar muito, respostas da interação planta-polinizador à heterogeneidade na distribuição de recursos florais são esperadas em escalas maiores. No entanto, estudos experimentais evidenciam a importância de escalas pequenas, como a do indivíduo e sua vizinhança. Neste estudo investigamos: 1. se há indícios de efeitos positivos ou negativos entre indivíduos de *Abutilon rufinerve*, identificando as escalas espaciais nas quais estas interações se evidenciam; 2. Como os diferentes grupos de polinizadores vertebrados de *Abutilon rufinerve* respondem à variação na disponibilidade de recursos florais; e 3. se a variação no sucesso reprodutivo de *A. rufinerve* está relacionada com a frequência de visitas dos polinizadores. A frequência de visitas de morcegos por flor aumentou com a densidade de co-específicos, enquanto a de beija-flores tendeu a diminuir, evidenciando efeito positivo de densidade de *A. rufinerve* na visitação de um vetor e negativo em outro. Como o padrão espaço-temporal de produção de néctar não difere entre o dia e a noite e as necessidades energéticas de ambos os vetores são semelhantes, a diferença observada em suas respostas parece estar relacionada à diferentes estratégias de forrageio, indicando um ajuste do tamanho do território às necessidades energéticas por parte dos beija-flores e áreas de forrageio mais extensas do que as necessárias por parte dos morcegos. A variação encontrada na frequência de visitas não se traduziu diretamente em produção de frutos e sementes, apesar da importância da interação para o sucesso reprodutivo devido à auto-incompatibilidade, limitação polínica, e diferenças na eficiências dos polinizadores. A competição por recursos nas áreas de maior densidade de plantas poderia levar à redução de recursos disponíveis para a formação de frutos e sementes, no entanto não há evidências deste efeito. A interação entre indivíduos de *A. rufinerve* se evidencia nas escalas entre os 10m e 15m de raio a partir da planta focal, mas aparentemente é bastante reduzida na escala dos setores da paisagem, indicando a importância da heterogeneidade em pequena escala, mesmo para vetores vertebrados com grande capacidade de deslocamento. Outros fatores como temperatura do ar e interações sociais tem o potencial de gerar a variação temporal nos efeitos positivos e negativos de densidade.

Introdução

A distribuição de recursos florais pode alterar a polinização e sucesso reprodutivo de uma dada espécie via processos dependentes de densidade, e podem ser classificados basicamente em duas categorias: negativos e positivos (Rathcke 1983, Feinsinger 1987). Dada a heterogeneidade na distribuição das plantas, estas experimentam condições locais extremamente distintas quanto suas densidades e possibilidades de polinização e sucesso reprodutivo (Feinsinger et al 1991). Este fato determina a importância de analisar os efeitos de densidade nos indivíduos, abordando as variações no número de co-específicos em sua vizinhança e em múltiplas escalas espaciais (Gunton & Kunin 2007). Estudos indicam que por interagirem com organismos móveis (p.e. polinizadores), os efeitos da densidade sobre o sucesso reprodutivo de espécies vegetais poderiam ser mais importantes em macro- do que em micro-escalas (Thomson 1981, Thies et al. 2003). No entanto, estudos experimentais tem mostrado que a reprodução pode ser mais afetada por variações de densidade em micro-escala (Kunin 1997, Mustajarvi et al. 2001).

Para determinar em sistemas planta-polinizador os mecanismos responsáveis por efeitos positivos ou negativos dependentes de densidade, seria importante considerar como os visitantes florais ajustam o número de visitas às flores em função do número de flores em uma dada área (Feldman et al. 2004). Três tipos de resultados à variação na densidade floral poderiam ser esperados de acordo com a resposta dos visitantes florais: 1. ausência de efeito de densidade, quando o número de visitas aumentar linearmente com o número de flores; 2. efeito positivo de densidade, quando o número de visitas aumentar em uma taxa maior que o aumento no número de flores (Feinsinger *et al.* 1991, Kunin 1993, Roll *et al.* 1997, Thompson 2001); 3. efeito negativo de densidade, quando o aumento na frequência de visitas ocorrer em uma taxa menor que o aumento no número de flores (Murawski 1987, Kunin 1993). O ajuste do número de visitas às flores em função do número de flores em uma dada

área por animais nectarívoros depende de sua estratégia de forrageio, que pode ser definida por um conjunto de atributos morfo-funcionais (Feinsinger & Colwell 1978, von Helversen & Winter 2001).

Considerando que efeitos positivos ou negativos da densidade de co-específicos sobre o sucesso reprodutivo de espécies vegetais poderia ocorrer em diferentes escalas espaciais, dependendo da disponibilidade de recursos florais e necessidades energéticas dos polinizadores, os objetivos deste estudo foram investigar: 1. se há indícios de efeitos positivos ou negativos entre indivíduos de *Abutilon rufinerve*, identificando as escalas espaciais nas quais estas interações se evidenciam; 2. Como os diferentes grupos de polinizadores vertebrados de *Abutilon rufinerve* respondem à variação na disponibilidade de recursos florais; e 3. se a variação no sucesso reprodutivo de *A. rufinerve* está relacionada com a frequência de visitas dos polinizadores. Para tanto quantificamos a disponibilidade de recursos florais em um dado indivíduo e em sua vizinhança, bem como a frequência de visitas dos polinizadores diurnos e noturnos.

Área de Estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Cunha-Indaiá (315.000 ha, ca. 23°10' S, 44°55' O), situado na divisa entre os estados de São Paulo e Rio de Janeiro, no sudeste brasileiro. A região é montanhosa (1000 a 1100m altitude), pertencente ao domínio da Floresta Atlântica, e a vegetação foi classificada como floresta chuvosa baixo a alto montana (Oliveira-Filho and Fontes 2000). A precipitação anual é de 2120 mm e a temperatura média anual de 16,1°C, podendo atingir temperaturas abaixo de 0°C de junho a agosto, durante a floração de *Abutilon rufinerve*.

Sistema de Estudo

Abutilon rufinerve (Malvaceae) é uma arvoreta de até 10m de altura, perene, comum em regiões com luminosidade intermediária e solos úmidos, tais como entorno de nascentes e margens de riachos. Sua dispersão é agrupada formando um gradiente natural de densidade, aparentemente relacionado à variação em condições abióticas como radiação e umidade do solo (L.E. Lopes, obs. pess.). Floresce de março a setembro e pode apresentar simultaneamente de 1 a 86 flores por indivíduo (média entre indivíduos reprodutivos = 8.35 flores, N = 361). A maioria das flores abre ao crepúsculo e dura dois dias, fechando por volta do meio dia e reabrindo ao final da tarde, sendo visitadas por morcegos e beija-flores. Outras espécies vegetais visitadas por estes vertebrados nectarívoros florescem na área de estudo no mesmo período que *A. rufinerve* (S. Buzato, pers. obs., Buzato et al. 2000), no entanto as densidades são muito pequenas em comparação com a de *Abutilon rufinerve*, que é o principal recurso para seus polinizadores no inverno (Buzato et al. 1994). Esta espécie é auto-incompatível e depende dos polinizadores para o sucesso reprodutivo. As flores de *Abutilon* podem apresentar até 76 óvulos (N = 52), seus frutos se abrem ainda quando aderidos à planta mãe e a dispersão de sementes é barocórica.

Metodologia

A fim de avaliar a disponibilidade de recursos florais e sua relação com a interação planta-polinizador, foram estabelecidas 18 plantas focais de *A. rufinerve*. A partir do indivíduo focal foram estabelecidas 3 parcelas circulares concêntricas de 5m, 10m e 15m de “raio”, aproximadamente. Os indivíduos focais e suas parcelas foram agrupados em trios, a fim de amostrar seis setores da paisagem. As distâncias entre parcelas de um mesmo setor da paisagem foram de 40 a 120m, e as distâncias entre parcelas de setores diferentes variaram de 300 a 4000m. As plantas focais, e as parcelas concêntricas ao seu redor foram dispostas na paisagem em grupos de três, amostrando, desta forma, seis setores da paisagem. A maioria

dos dados foi coletada de maio a novembro de 2004, com exceção dos dados de volume instantâneo de néctar (standing crop), coletados em 2005.

Foram realizados dois períodos de observação de visitantes ao longo da florada de *A. rufinerve* (período 1 e período 2). Nestes períodos, a temperatura do ar às 18h não diferiu entre as observações (período 1: média = 10,90 °C; CV = 0,35; período 2: média = 11,33 °C; CV = 0,15; Wilcoxon W = 16,5, p = 0,57) bem como o número de flores no raio de 15m (período 1: média = 85,5 flores; CV = 0,98; período 2: média = 82,0 flores; CV = 0,96; Wilcoxon W = 170; p = 0,81).

Em cada período foram observados os visitantes nas 18 plantas focais por quatro censos de uma hora, dois diurnos e dois noturnos. As observações foram realizadas durante a manhã (8:30 às 11:00 horas), tarde (15:30 às 18:00 horas) e noite (18:00 às 01:00 horas). A fim de aumentar o número de plantas observadas por dia e minimizar efeitos do horário nas frequências de visitas, cada pessoa realizou observações alternadamente em duas plantas focais ao longo do dia, sendo de duas a seis plantas focais amostradas por dia. Além disso, os dois períodos de censos em cada planta foram realizados em horários diferentes, evitando que a observação a um dado indivíduo fosse realizada sistematicamente no início ou fim do período. Foram observados entre 2 a 6 indivíduos focais por dia. Em cada um dos indivíduos observados eram numeradas de 2 a 13 flores. Eram registradas visitas de todos os visitantes florais a cada uma destas flores. A frequência de visitas por flor ($\text{visitas.flor}^{-1}.\text{hora}^{-1}$) foi mensurada por meio do número de visitas às flores em cada período de censo, dividido pelo número de flores observadas. As flores observadas foram marcadas e, após fecharem, tiveram seus estiletes e estigmas coletados, sendo ensacadas para acompanhamento da frutificação e produção de sementes.

No mesmo dia do censo de visitantes eram realizados, no período da manhã, contagens do número de flores abertas em diferentes escalas espaciais: na planta focal onde

eram realizados os censos de visitantes; bem como em outros indivíduos de *A. rufinerve* situadas nos raios de 5m, 10m e 15m a partir da planta focal. A disponibilidade de recursos em determinado setor da paisagem foi estimada pela média das densidades de flores em suas três parcelas de 15m de raio (706,84 m²). Taxa de produção de energia das plantas focais foi estimada por meio da medição do volume e concentração de açúcares em 4 a 12 flores em cada planta focal (N = 121) durante toda a vida das flores (metodologia detalhada no capítulo 2). A taxa de produção de energia por flor foi então multiplicada pelo número de flores abertas na planta focal, bem como em plantas situadas nas parcelas concêntricas a partir desta, para a estimativa da disponibilidade energética em cada escala (Joules.hora⁻¹). A taxa média de produção de energia da planta focal foi generalizada para todas as plantas da parcela em função dos indícios de autocorrelação espacial na produção de néctar (capítulo 2).

Em julho de 2005, a quantidade instantânea de néctar remanescente ao final do dia (18h) ou ao final da noite (6h) foi medida em 5 a 20 flores de 17 plantas focais (N = 330 medidas). Em casos nos quais as plantas focais estudadas em 2004 estavam mortas ou com poucas flores, foram utilizadas as plantas mais próximas das mesmas. A fim de avaliar se a quantidade local de flores explica a quantidade de néctar remanescente, concomitante às medidas de volume de néctar foram contadas as flores nas plantas focais e nas parcelas concêntricas de 5, 10 e 15m de raio.

A fim de verificar a ocorrência de auto-polinização e limitação polínica foram realizadas polinizações manuais com pólen da própria planta (auto-polinização) e com pólen de outra planta (polinização manual cruzada). As flores tratadas foram ensacas para acompanhamento da formação de frutos e sementes. A maior formação de frutos ou sementes em flores submetidas a polinização manual cruzada do que em flores submetidas a condições naturais de polinização seria uma evidência de limitação polínica na população (Stephenson 1981). Em cada uma das oito plantas foram estabelecidos sete a oito repetições de cada

tratamento ($N = 151$), no entanto em quatro plantas nenhum dos tratamentos formou frutos. As análises apresentadas foram realizadas a partir dos dados de quatro plantas ($N = 85$).

Análise dos dados

A fim de relacionar a frequência de visitas com o número de flores nas parcelas de 15m de raio e a taxa de produção de néctar por flor foram ajustados Modelos Lineares Generalizados com distribuição normal (MLG). A significância de cada fator e interação foi obtida pela remoção do referido termo e comparação do poder explicativo dos modelos por meio de teste F (Crawley 2002). A fim de contemplar a heterogeneidade temporal sem incorrer em pseudoreplicação, analisamos separadamente os dois dias de observação em cada planta focal (período 1 e período 2; Feinsinger et al. 1986). A fim de avaliar em que escala há maior relação entre frequência de visitas e disponibilidade de recursos florais, optamos por não realizar inferência estatística e apresentar junto aos gráficos os valores de R^2 obtidos por meio de regressões paramétricas, como estatísticas das amostras (Gunton & Kunin 2007). Como as parcelas aonde o recurso foi quantificado são concêntricas, as escalas maiores incluem as menores e não há independência entre elas, inviabilizando a realização de regressões múltiplas. Sem levar estas dependências em consideração, a aplicação da correção de Bonferroni devido à realização de 12 regressões com o mesmo conjunto de dados de frequência de visitas, resultaria em valores críticos de P para cerca de 0,004, aumentando em muito a probabilidade de cometer erro do tipo β . Como nestes casos não foram realizados testes de hipóteses estatísticas, a rigor não podemos estender nossas discussões para a população como um todo, mas apenas para a amostra observada. A quantidade de néctar em flores no final do dia e da noite foi comparada por meio de Modelos Mistos Lineares Generalizados (MMLG) com distribuição binomial (função `glmmPQL`; pacote MASS; programa R). O grande número de flores sem néctar inviabilizou a modelagem utilizando

distribuição normal. Os fatores fixos nestes modelos foram o número de flores nos 15m de raio a partir da planta focal, o período (dia e noite) e a interação entre ambos. Os fatores aleatórios foram flores dentro de plantas, e plantas dentro de setores da paisagem. Posteriormente, foi realizado o teste pareado de Wilcoxon para contemplar a variação na quantidade de néctar nos indivíduos ao final da noite ou dia, sem levar em conta os demais níveis de fatores aleatórios (flores dentro de plantas e setores da paisagem).

Resultados

Flores de *A. rufinerve* foram visitadas pelo morcego *Anoura caudifer* (0,42 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; CV = 1,22) e pelos beija-flores *Clytolaema rubricauda* macho (0,44 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; CV = 1,56), *C. rubricauda* fêmea (0,38 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; CV = 1,53), *Thalurania glaucopis* fêmea (0,14 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; CV = 2,44), *Phaethornis eurynome* (0,08 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; CV = 2,46), *T. glaucopis* macho (0,01 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; CV = 4,18). Em ambos períodos de observação, os indivíduos de *Abutilon rufinerve* foram mais visitados por beija-flores do que por morcegos (PERÍODO 1 – morcegos: 0,50 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹, CV = 1,30; beija-flores: 0,92 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹, CV = 0,83; Wilcoxon V = 125; p = 0,02; PERÍODO 2 – morcegos: 0,33 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹, CV = 0,93; beija-flores: 1,03 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹, CV = 0,74; Wilcoxon V = 157; p < 0,001).

Em ambos os períodos e em todas as escalas a frequência de visitas por morcegos e beija-flores tem pouca relação com o número de flores e energia disponíveis (Figuras 1 e 2). Para os morcegos, a relação positiva entre frequência de visitas e disponibilidade de recursos florais, descrita pela energia, é mais evidente no primeiro período (Figura 1b; Tabela 1). Para os beija-flores, a relação entre frequência de visitas e disponibilidade de recursos florais é negativa, sendo mais evidente no segundo período e associada ao número de flores para as escalas de 10 e 15m (Figura 2; Tabela 1). Para ambos os grupos de polinizadores, nos dois

períodos de observação, a frequência de visitas não teve relação com a disponibilidade de recursos florais descritas pelo número de flores ou pela energia disponível nos setores da paisagem (Figuras 3 e 4).

Indivíduos apresentaram mais néctar remanescente ao final da noite (média = 26,05 $\mu\text{l.flor}^{-1}$; CV = 87%) do que ao final do dia (média = 2,19 $\mu\text{l.flor}^{-1}$; CV = 208%; Wilcoxon V = 9; $p < 0,001$; Figura 5). Adicionalmente, houve maior probabilidade de encontrar néctar nas flores de *A. rufinerve* expostas à visitação noturna do que diurna (MMLG $t = 7,05$; $gl = 151$; $p < 0,001$; Figura 5). Este resultado independe do número de flores abertas no raio de 15m (MMLG $t = 0,47$; $gl = 10$; $p = 0,65$; termo de interação $t = -0,86$; $gl = 151$; $p < 0,39$). Considerando os vários níveis hierárquicos dos fatores aleatórios, a maior variação quanto à presença ou ausência de néctar foi devida às diferenças entre flores de um mesmo indivíduo (66%), seguida pelas diferenças entre parcelas de um mesmo bloco (14%) e diferenças entre blocos (4%). Os resíduos associados ao ajuste do modelo foram de 16%.

Das flores expostas aos visitantes florais e, posteriormente, ensacadas para o acompanhamento do desenvolvimento do fruto, aproximadamente metade delas originaram frutos com sementes (PERÍODO 1: média = 0,54, CV = 1,54; PERÍODO 2: média = 0,66, CV = 0,34). O número médio de sementes por fruto foi similar nos dos períodos (PERÍODO 1: 29,81 sementes por fruto, CV = 0,43; PERÍODO 2: 30,41 sementes por fruto, CV = 0,49). O sucesso reprodutivo de *A. rufinerve* não apresentou relação direta com a frequência de visitas dos grupos de polinizadores (Tabela 2).

A frutificação de flores submetidas a autopolinização foi bastante baixa (média = 0,083; CV = 2), diferindo daquela observada em flores submetidas à polinização manual cruzada (média = 0,64; 0,28; MMLG $t = 3,76$; $gl = 78$; $p < 0,001$) ou a condições naturais de polinização (média = 0,74; CV = 0,29; $t = 4,06$; $gl = 78$; $P < 0,001$), indicando a existência de mecanismos de auto-incompatibilidade. A frutificação não diferiu entre polinização manual

cruzada e flores sob condições naturais ($t = -0,60$; $gl = 78$; $p = 0,55$). No entanto, uma vez formado o fruto, o número de sementes foi maior no tratamento de polinização manual cruzada (média = 50,0 sementes por fruto; $CV = 0,31$) do que sob condições naturais de polinização (média = 34,6; $CV = 0,46$; $t = 3,14$; $gl = 37$; $p = 0,003$), indicando a ocorrência de limitação polínica.

Discussão

A maioria dos sistemas planta-polinizador estudados têm apresentado efeitos positivos de densidade co-específica na frequência de visitas às flores e produção de frutos (Feinsinger et al. 1991, Roll et al. 1997, Kunin 1997, Gunton & Kunin 2007). No entanto, efeitos negativos da densidade na frequência de visitas também são esperados quando a quantidade de recursos florais é maior do que a necessária para saciar os polinizadores (Rathcke 1983, Feinsinger 1987). O número de indivíduos a partir do qual o efeito da densidade deixa de ser positivo e se torna negativo, tende a variar em função da energia oferecida pelas plantas em forma de néctar, das necessidades energéticas e das estratégias de forrageio dos visitantes florais.

Nas manchas de *A. rufinerve*, foram contadas entre 12 a 338 flores por parcela (15m de raio). Considerando a produção média de energia por flor de 21,4 Joules por hora (capítulo 2), os indivíduos de *A. rufinerve* em uma dada parcela podem oferecer entre 3081,6 Joules a 86.798,4 Joules em 12 horas, possibilitando o suprimento das necessidades energéticas do polinizador em escalas pequenas. O gasto energético diário do beija-flor *Selasphorus rufus* (5g), provavelmente similar a dos beija-flores *Clytolaema rubricauda* (7g) e *Thalurania glaucopis* (4 a 5g; Grantsau 1989), foi estimado em cerca de 43.900 Joules. dia⁻¹ (Heineman 1992). O morcego *A. caudifer* (11,5g) tem gastos energéticos diários de 51.830 Joules. dia⁻¹ (von Helversen & Reyer 1984). Em função da grande quantidade de néctar oferecida, seria

esperado efeito negativo de densidade entre indivíduos de *A. rufinerve* quanto às frequências de visitas de morcegos e beija-flores, caso o recurso fosse explorado por apenas um indivíduo. No entanto, as tendências encontradas foram opostas entre beija-flores e morcegos.

Dado que as quantidades de néctar disponíveis para os visitantes florais diurnos e noturnos são semelhantes (capítulo 2) e as necessidades energéticas diárias dos morcegos e beija-flores também são similares, as diferenças encontradas nas respostas destes grupos de visitantes à variação na disponibilidade de recursos florais poderiam estar relacionadas à suas estratégias de forrageio. Machos de *C. rubricauda* e *T. glaucopsis* defendem territórios que se estendem por distâncias de cerca de 15m de raio. Inicialmente, interpretamos os indícios de relação negativa com o número de flores como uma redução das visitas dos beija-flores em função do excesso de recursos florais. Em locais com grandes densidades de flores os machos defenderiam um número maior de flores do que necessitam. Neste caso, no final do dia haveria maior volume de néctar remanescente em locais com muitas flores do que em locais com poucas flores, porém esta relação não foi encontrada. O néctar remanescente nas flores ao final do dia foi muito baixo, independentemente do número de flores no local, indicando que o néctar é um recurso limitante para os beija-flores na população estudada.

Uma explicação alternativa a relação negativa entre número de flores e frequência de visitas, é que os machos ajustam o tamanho de seu território em função da disponibilidade de recursos, como observado para outras espécies (Carpenter et al. 1983). Em áreas com maior densidade de recursos florais os machos não necessitam se locomover muito e podem exercer uma vigilância mais efetiva sobre as flores. Desta forma, podem visitá-las menos frequentemente e obter a mesma quantidade de néctar com um número menor de visitas, sem o risco de que outros indivíduos removam o néctar. Por outro lado, indivíduos em locais com menor densidade de flores teriam que se deslocar mais e deixariam partes de seu território expostas às visitas de outros indivíduos. Nestes casos seria mais vantajoso realizar visitas

mais freqüentemente, pois assim a quantidade de néctar subtraída por outros indivíduos seria menor. Esta mudança de estratégia se torna possível porque os beija-flores são capazes de pairar e remover a totalidade do néctar presente em uma flor.

Ao contrário dos beija-flores, os morcegos não são capazes de pairar por muito tempo, e indivíduos de *A. caudifer* removem, no máximo, 40 µl de néctar por visita (L.E. Lopes & S. Buzato, dados não publicados). Portanto, para obter mais néctar, os morcegos necessariamente devem visitar as flores mais freqüentemente. A tendência observada de aumento na freqüência de visitas por flor com o aumento na quantidade de energia disponível indica que os morcegos respondem à quantidade de recurso disponível levando em conta o número de flores, mas também a taxa de produção de néctar por. Como o volume do néctar é um bom descritor da quantidade de energia disponível, decisões tomadas considerando o volume refletirão, em grande proporção, no ganho energético dos morcegos.

Há evidências na literatura de que o comportamento de forrageio de morcegos responde à quantidade de néctar disponível nas flores. Morcegos podem forragear em bandos, solitariamente defendendo territórios alimentares ou em rotas pré-estabelecidas sem a defesa de territórios, sendo que a mesma espécie pode mudar de estratégia em função da quantidade de recursos florais disponíveis (Howell & Hartl 1980, Lemke 1984; Horner et al. 1988). Neste estudo, bem como em estudo anterior (Buzato et al. 1994), indivíduos de *A. caudifer* foram observados em forrageio solitário. Nas raras ocasiões em que dois indivíduos visitavam simultaneamente a mesma planta, houve perseguições e agressões entre eles. Apesar de que morcegos são capazes de memorizar a localização de flores onde encontraram pouco recurso, deixando de visitá-las (Horner et al. 1988, Winter & Stich 2005), dados experimentais não evidenciaram diferenças na freqüência de visitas de *A. caudifer* a flores com muito e pouco recurso dentro da mesma planta (L.E. Lopes & S. Buzato, dados não publicados). Se *A. caudifer* basear sua decisão de deixar uma planta no número de visitas às

flores com pouco néctar (Howell & Hartl 1980), a grande variação na quantidade de néctar encontrada entre flores da mesma planta de *A. rufinerve* poderia fazer com que indivíduos de *A. caudifer* deixassem a planta antes de esgotar todo o néctar, aumentando a probabilidade de fecundação cruzada (capítulo 2). Isto seria ainda mais importante para plantas com muitas flores, que poderiam suprir todas as necessidades energéticas de um indivíduo.

O comportamento de certas espécies de morcegos de utilizar áreas de forrageio contendo um número de flores muito maior do que o necessário ainda permanece uma incógnita (Horner et al. 1988). Neste sentido, a grande variação na produção de néctar entre flores da mesma planta aliada a um comportamento relacionado à decisão de abandonar ou não um recurso é uma hipótese a ser testada. Por representar um recurso agrupado, *A. rufinerve* não necessitaria investir muito em atração (Howell 1979), enquanto a variação na disponibilidade de néctar evitaria que o morcego se saciasse em apenas uma planta. A relação positiva encontrada seria possível caso um número maior de flores atraísse mais indivíduos de morcegos ou fizesse com que um morcego aumentasse sua frequência de visitas restringindo sua área de forrageio. No entanto a ausência da relação negativa esperada indica que talvez *A. caudifer*, à semelhança de *Leptonycteres curasoae* (Horner et al. 1988), não utilize todas as flores em sua área de forrageio, mas que em condições de maior densidade de flores e maior produção de néctar por flor aumente a proporção de flores visitadas por área, resultando no aumento da frequência de visitas observada. A resposta de *A. caudifer* à taxa de produção de néctar por flor também é coerente com a hipótese de que morcegos decidem permanecer em uma dada área ou visitar outra em função do número de visitas a flores com pouco néctar (Howell & Hartl 1980). O esclarecimento do mecanismo responsável pelo aumento da frequência de visitas em locais com mais flores requer o estudo de morcegos marcados.

Neste sistema ambos os grupos de vetores apresentam necessidades energéticas semelhantes. Em estudo realizado em áreas um pouco mais quentes, *Anoura caudifer* apresentou forrageio durante toda a noite com pico de atividade cerca de 7 horas após o pôr do sol (Marinho-Filho & Sazima 1989). No entanto, como a atividade de *A. caudifer* apresenta associação com a temperatura do ar, e na área de estudo as temperaturas podem cair muito nas noites de inverno, é possível que a temperatura noturna limite a atividade de forrageio dos morcegos, explicando a maior quantidade de néctar remanescente ao final da noite. Neste caso, noites com temperaturas aceitáveis para o forrageio (acima de 8°C) parecem limitar a utilização de todo o néctar disponível aos morcegos.

As relações encontradas entre disponibilidade de recursos florais e visitas de beija-flores e morcegos variaram entre os dois períodos de observação. É provável que outros fatores como temperatura do ar para os morcegos e interações sociais agressivas entre beija-flores modulem a relação encontrada, gerando variações temporais. São importantes estudos adicionais que avaliem sistematicamente estes e outros fatores, além de verificar em que proporção do tempo de florada as relações entre frequências de visitas e disponibilidade de recursos são evidentes.

Considerando as escalas avaliadas, indivíduos distantes até 10m ou 15m entre si parecem interferir na frequência de visitas às flores. A partir dos 40m de distância a interferência não foi mais detectada com exceção de um caso na qual a frequência de visitas de beija-flores apresentou relação negativa com a quantidade de flores no setor da paisagem. Apesar de sua grande capacidade de deslocamento, as escalas pequenas parecem ser muito importantes na interação entre polinizadores vertebrados e *A. rufinerve*, a exemplo do observado para outros sistemas planta-polinizador (Kunin 1997, Roll et al. 1997, Gunton & Kunin 2007).

A ausência de relação entre frequência de visitas e frutificação ou produção de sementes indica que não existe uma ligação simples e direta entre atividade dos polinizadores e sucesso reprodutivo. No entanto, a existência de relação foi evidenciada pela ocorrência de auto-incompatibilidade e de limitação polínica na produção de sementes por fruto (este estudo; Narita 2006). É importante ressaltar que a contribuição relativa dos polinizadores é diferente, sendo que a visitação apenas por morcegos resulta em produção de sementes duas vezes maior do que a polinização apenas por beija-flores (Passos & Buzato 1999). A frequência de visitas por morcegos é baixa, no entanto, apesar da frequência de visitas relativamente alta por parte dos beija-flores sua eficiência como polinizadores é menor, e o esperado seria encontrar uma relação maior entre sucesso reprodutivo e frequência de visitas por morcegos, ou seja, maior sucesso reprodutivo em locais com maior densidade co-específica. No entanto a conversão de apenas 53.7% dos óvulos em sementes mesmo em flores polinizadas manualmente, indica que outros fatores, tais como a disponibilidade de energia ou nutrientes para a função materna (Stephenson 1981), podem limitar a produção de sementes.

Um dos fatores que poderia levar a um efeito negativo da densidade seria a competição intra-específica (Rathcke 1983). Tal efeito poderia levar à tendência oposta a encontrada nas frequências de visitas, tornando a relação menos evidente. No entanto, a produção de sementes por plantas não diferiu em condições de maior e menor densidade (capítulo 4), não reforçando esta possibilidade. A dispersão agrupada de *A. rufinerve* e o efeito positivo de densidade encontrada para seus polinizadores mais eficientes indicam que a relação planta-polinizador poderia ser uma das pressões seletivas que favorecem fatores ligados à dispersão agrupada de *A. rufinerve*, sobrepujando outras pressões seletivas descritas na literatura como competição intra-específica por recursos abióticos ou a ação de herbívoros e patógenos especialistas (Harper 1977, Howell 1979).

Referências bibliográficas

- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora* 189: 327-334
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32: 824-841
- Carpenter, F. L., Paton, D. C. & Hixon, M. A. (1983). Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proc. Natl Acad. Sci.* 80: 7259-7263
- Crawley, M.T. 2002. Statistical computing. An Introduction to data analysis using S-plus. John Wiley and Sons Ltd., Chichester, England.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795
- Feinsinger, P. 1987. Effects of plant species on each other's pollination: is community structure influenced. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 123-126
- Feinsinger, P., Tiebout III, H.M., & Young, B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interaction? Field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963
- Feinsinger, P., Murray, K.G., Kinsman, S. & Busby, W. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67:449-464
- Feldman, T.S., Morris, W.F. & Wilson, W.G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197-207
- Grantsau, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. Editora Expressão e Cultura, Rio de Janeiro, Brasil.
- Gunton, R.M. & Kunin, W.E. 2007. Density effects at multiple scales in an experimental plant population. *Journal of Ecology* 95: 435-445
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, USA.
- Heinemann, D. 1992. Resource use, energetic profitability, and behavioral decisions in migrant rufous hummingbirds. *Oecologia* 90:137-149
- Horner, M.A., Fleming, T.H. & Sahley, C.T. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoological Society of London* 244: 575-586
- Howell, D.J. & Hartl, D.L. 1980. Optimal foraging in Glossophagine bats: when to give up. *The American Naturalist* 115: 696-704

- Howell, D.J. 1979. Flock foraging in nectar feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114: 23-49
- Kunin, W. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed set. *Ecology* 74: 2145-2160
- Kunin, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology*, 85: 225-234
- Lemke, T.O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65:538-548
- Marinho-Filho, J.S. & Sazima, I. 1989. Activity of six Phyllostomid bat species in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 49:777-782
- Murawski, D. A. 1987. Floral resource variation, pollinator response, and potential pollen flow in *Psiguria warscewiczii*. *Ecology* 68: 1273-1282
- Mustajärvi, K., Siikamäki, P., Rytkönen, S. & Lammi, A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology*, 89: 80-87
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and influence of climate. *Biotropica* 32:793–810
- Passos, L. & Buzato, S. 1999. Differential reproductive output in *Abutilon rufinerve* caused by hummingbird and bat pollination. Page 411 in *Proceedings XVI International Botanical Congress*. Saint Louis, EUA
- Rathcke, B.J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real, L. (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, London. pp. 305-329.
- Roll, J., Mitchell, R.J., Cabin, R.J. & Marshall, D.L. 1997. Reproductive success increases with local density of conspecifics in a desert mustard (*Lesquerella fendlerii*). *Conservation Biology* 11: 738-746
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279
- Thies, C., Stephen-Dewenter, I. & Tschardt, T. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101:18-25
- Thompson, J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394

- Thomson, J.D. 1981. Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. *Journal of Animal Ecology* 50:49-59
- von Helversen O. & Reyer, H.U. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63: 178-184
- von Helversen, O & Winter, Y. 2005. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. In: Kunz, T.H. and Fenton, M.B. (eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 346-397
- Winter, Y. & Stich, K.P. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *The Journal of Experimental Biology* 208:539-548

Tabela 1 – Relação entre frequência de visitas de morcegos e beija-flores com o número de flores nas parcelas de 15m e taxa de produção de néctar (joules.flor⁻¹.hora⁻¹). Termo de interação entre as duas variáveis explicativas e coeficiente de determinação (R²), valores de F e P do modelo completo. F – Estatística F; P – probabilidade das regressões múltiplas.

	Flores em 15m		Produção de néctar		Termo de interação		Modelo		
	F [†]	P	F [†]	P	F [‡]	P	R ²	F*	P
Morcegos									
Período 1	1.84	0.19	1.13	0.30	6.90	0.02	0.42	3.45	0.046
Período 2	0.69	0.42	0.63	0.44	0.56	0.46	0.10	0.54	0.66
Beija-flores									
Período 1	0.61	0.45	1.57	0.23	0.01	0.91	0.15	0.85	0.48
Período 2	8.49	0.01	0.57	0.46	0.05	0.82	0.36	9.09	0.046

Graus de liberdade: [†]1,15; [‡]1,14; *3,14

Tabela 2 – Relação entre frutificação (fruto.flor⁻¹) e o número de sementes por fruto com a frequência de visitas por morcegos e beija-flores. Termo de interação entre as duas variáveis explicativas. F – Estatística F; P – probabilidade. Frutificação – Modelo Misto Linear Generalizado, distribuição binomial; Número de sementes – Modelo Misto Linear.

	Frequência morcegos		Frequência beija-flores		Termo de interação	
	F [†]	P	F [†]	P	F [‡]	P
Frutificação						
Período 1	1.12	0.31	0.01	0.93	2.41	0.14
Período 2	0.01	0.91	0.02	0.88	1.57	0.23
Sementes						
Período 1	3.78	0.07	0.11	0.75	1.10	0.31
Período 2	0.53	0.48	0.37	0.55	1.52	0.24

Graus de liberdade: [†]1,15; [‡]1,14

Período 1

Período 2

Figura 1 – Frequência de visitas de morcegos em relação ao número de flores (a,c) ou energia em Joules (b,d) disponíveis nas plantas focais e nas parcelas de 5, 10 e 15m de raio, no período 1 (a,b) e período 2 (c,d).

Período 1

Período 2

Figura 2 – Frequência de visitas de beija-flores em relação ao número de flores (a,c) ou energia em Joules (b,d) disponíveis nas plantas focais e nas parcelas de 5, 10 e 15m de raio, no período 1 (a,b) e período 2 (c,d).

Figura 3 - Relação entre frequência de visitas de morcegos e número de flores ou energia em Joules no primeiro (a,b) e segundo (c,d) períodos.

Período 1

Período 2

Figura 4 - Relação entre frequência de visitas de beija-flores e número de flores ou energia em Joules no primeiro (a,b) e segundo (c,d) períodos.

Figura 5 – Volume de néctar nos indivíduos de *Abutilon rufigerue* no final da noite (barras cinzas) e no final do dia (barras brancas). Cada par de barras representa uma planta.

Anexo 3

Demography of a tropical treelet by integral projection models: tracking fecundity and population growth related to variation of day and night pollinator efficiency

Luciano E. Lopes, C. Jessica E. Metcalf, Carol C. Horvitz & Silvana Buzato.

L. E. Lopes

Programa de Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil
e-mail: llopes_br_2000@yahoo.com.br

C. J. E. Metcalf

Department of Biology, Duke Population Research Institute, Duke University, 27707, Durham, North Carolina, United States of America

C. Horvitz

Biology Department, University of Miami, 33124, Coral Gables, Florida, United States of America

S. Buzato

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil
E-mail: sbuzato@usp.br

Abstract. This study addresses the demography of the tropical treelet *Abutilon rufinerve* in the Atlantic Rainforest, southeastern Brazil, using Integral Projection Models (IPM). It describes the spatiotemporal variation in vital rates (growth, survival, and fecundity) and asymptotic demographic properties, associated with two environmental conditions characterized by the density of the studied species. Additionally, it elucidates whether variation on the efficiency of day and night pollinator has effects on fecundity and asymptotic population growth rates. This population was characterized by: low temporal variation in seedling recruitment (two-fold in high density condition and none in medium density condition); high mortality of seedlings (>95%); variable mortality of reproductives (3% to 39%); fecundity that increased with plant size; and frequent retrogression due to loss of stems. Spatio-temporal variation was higher in growth (CV=121%), followed by fecundity (CV=33%) and survival (CV=21%). There was no simple relationship between growth and fecundity across environmental conditions and years.

Observed size distributions were different to the stable stage distributions. In all environmental conditions and years, the distribution was dominated by seedlings, followed by small plants more than one-year-old in most of the cases. Asymptotic population growth rates varied between years from 1.1589 to 0.78698 in high density plots, and from 0.82792 to 0.78700 in medium density plots. Decrease in asymptotic population growth rates was driven by reduction in growth rate in both environmental conditions and also by reduction in survival in high density plots. We consider that despite the heterogeneity in habitat conditions, the study site favors the persistence of *Abutilon rufinerve*. As the smallest sensitivity and elasticity of λ were found to changes in fecundity, differences in efficiency of day and night pollen vectors seem to have low importance to the demography of this population. This scenario might be common for other plant species since, even under

pollen limitation, usually the most critical stage to population dynamics is seedling survival and growth.

Introduction

Local conditions, including the conspecific densities and the microenvironment, have a crucial influence in growth, survival and fecundity in sessile organisms like plants (Mack and Harper 1977, Suzuki et al. 2003). Plant population dynamics can be regulated by density dependent mechanisms (Harper 1977, Peters 2003), when vital rates are affected by the local abundance of conspecific plants (Clark & Clark 1984, Alvarez-Buylla et al. 1996, Courchamp et al. 1999, Silva Matos et al. 1999). By the other hand, density independent mechanisms occur when abiotic factors or stochastic events affect the vital rates (Antonovics and Levin 1980, Rose et al. 2002, Horvitz et al. 2005). Spatial differences on mechanisms regulating plant population dynamics contribute to increase environmental heterogeneity by means of variation in the abundance of organisms (Wiens 1976).

Interspecific interactions can affect population dynamics and the evolution of species traits by altering demographic rates (Holland 2002). Considering plant-pollinator interaction, abundance and efficiency of pollen vectors strongly influence fruit and seed-set in outcrossing plants (Aizen and Harder 2007). However, as fruit production is only one component of fitness in long-lived plants, overall fitness not necessarily increase by increasing fruit production (Calvo and Horvitz 1990).

Although still scarce, studies in perennial plants have failed to detect impact on population dynamics due to reduction in seed production (Ashmann et al. 2004, Ramula et al. 2007).

Traditionally, investigation on plant demography has been made by fitting matrix projection models, which divide the population into a set of discrete stages (Schemske et al. 1994, Caswell 2001). One alternative way to analyze demographic data is to fit integral

projection models (Easterling et al. 2000). Although both methods could adequately address the questions related to the effects of plant-pollinator interaction on plant demography, the latter analyses avoid establishing discrete classes and facilitates modeling based on smooth relationships between individual state and demographic performance. These attributes could be viewed as advantages over the matrix models (Ellner and Rees 2006).

Our goal was to elucidate the demography of the perennial neotropical treelet *Abutilon rufinerve* St. Hill. (Malvaceae) by Integral Projection Models. Emphasis was given to consequences of variation in pollinator efficiency on plant fecundity and population growth. In this system bats were more efficient pollinators than hummingbirds (Passos and Buzato 1999) and plants of *Abutilon rufinerve* tended to receive more bat visits per flower in sites with higher conspecific density (chapter 3). Based on these results, we expected higher seed set and population growth in areas with higher *A. rufinerve* density. The main questions were: 1) How does vital rates, structure and dynamics of *A. rufinerve* vary in different environmental conditions, characterized by medium and high conspecific density? 2) What would be the relative importance of changes in seed set due to pollinator efficiency on the fecundity and population growth rate under different conditions?

Study site

This study was conducted in the Atlantic Rainforest, at Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Cunha-Indaiá (23°10'S, 44°55'W), São Paulo State from June to August, 2004. The vegetation can be classified as lower and upper montane rain forest (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Elevation is about 1100m and mean annual rainfall is about 2500mm (Buzato et al. 2000). Winter temperature may fall below zero from June to August when *Abutilon rufinerve* blooms (Hueck 1972, Nimer 1977).

Study system

The spatial distribution of *Abutilon rufinerve* follows a light and soil moisture gradient in a way that more individuals are clumped on open areas such as stream banks and wet hillsides. It is a perennial treelet, reaching up to 10m in height and adult individuals can live for, at least, nine years (personal observation). Some individuals presented a main stem while others had several stems at soil level. As adult plants can fall and sprout along the fallen stems, individuals can extend over an area about 30m². The fallen stems remain connected to the individual most part of the times, but over two time transitions we observed two out of 68 tagged individuals in which one stem broke and new individuals resulted by clonal growth. *Abutilon rufinerve* blooms from April to September, and the first fruits are also available in April. The dry dehiscent fruits ripen in the tree and seed dispersal is barochoric. The greatest density of new seedlings was observed in December, characterizing *A. rufinerve* as birth pulse population (Caswell 2001). *Abutilon rufinerve* is a self-incompatible species in which flowers opened at dawn and last 2 days (71% of the flowers), producing similar amounts of nectar by day and night (Buzato et al. 1994, chapter 2). Flowers were visited by hummingbirds (1.05 visits.flower⁻¹.hour⁻¹) and bats (0.42 visits.flower⁻¹.hour⁻¹, chapter 3). We observed that plants of *Abutilon rufinerve* in sites with higher conspecific density tended to receive more bat visits and less hummingbird visits per flower (chapter 3). Selective floral visitor exclusion experiments resulted in similar fruit-set for nocturnal and diurnal pollinators. Bats, however, were more effective pollinators, accounting for ca. 70% of the seed-set, because fruits originated from bat pollination had more seeds (Passos and Buzato 1999).

Methods

In September 2003, eight plots of 100 m² were established along the spatial distribution gradient of *A. rufinerve*. Based on their basal area, such plots were assigned to two different conspecific density conditions: medium (mean basal area per plot = 1188 mm² per m²; CV = 0.71) and high (mean basal area per plot = 4271 mm² per m²; CV = 0.24). All *A. rufinerve* individuals in the plots were tagged in December 2003. Censuses were performed in December 2003, 2004 and 2005, just after the germination of most part of the seeds. The survival and diameter of tagged plants was recorded each year and all new plants were tagged and measured. In September, before each census, the number of fruits per plot was counted. The number of fruits per plant used in fecundity function was obtained in 2005. In previous censuses we only counted fruit production per plot from outside in order to avoid interference in the system due to tread. Because some *A. rufinerve* individuals are erect and other prostrated, basal area seemed to be a more meaningful state variable than height to determine vital rates. The diameter at soil level was measured with a caliper, and the position of measurement was marked to indicate the place for next census measurements. All seedlings were assigned with a basal area equivalent to 1mm diameter (basal area 0.78 mm²), because it was impossible to register differences at this magnitude in the field. We assumed that such small variations in seedlings basal area would hardly explain differences in their vital rates. In individuals with several stems we calculated the basal area of each one and added them to obtain a value to the individual. The square root of basal area (hereafter called size) was employed as a way to reduce the range of *A. rufinerve* basal areas from 0.78 - 19,301.33 mm² to 0.88 - 138.9 mm) making easier to calculate the integrals by mid-point rule (Easterling et al. 2000).

The model

In Integral Projection Models, the projection matrix $\mathbf{A}$ from matrix models is replaced by a projection kernel $K(y,x) = P(y,x) + F(y,x)$, where P represents survival and growth from state x to state y , and F represents the production of state y offspring by state x parents (Easterling et al. 2000). The population dynamics are then:

$$n(y, t + 1) = \int_{\Omega} K(y, x) n(x, t) dx \quad (1)$$

where Ω is the range of possible states (sizes in our model); and $n(x,t)$ is the number of individuals in state x at time t . The Kernels are composed by the integration of regressions on survival, growth and fecundity in function of size in time t . The integrals are solved by matrix iteration, allowing the application of Matrix Models theory to IPM. However, matrix iteration is just a way to compute the integrals, not a discrete model (Ellner and Rees 2006).

In *Abutilon rufinerve* model, the survival of seedlings was much smaller than the survival of plants more than one-year old. After seed-fall, several seedlings emerge but almost all die during the next three months. For that reason, an additional discrete size class l was added to the projection kernel to describe the production of seedlings by adult plants, and their survival up to the next December:

$$l(y, t + 1) = p_e \int_{\Omega} p_s(x) f_n(x) n(x, t) dx \quad (2)$$

where, $l(y,t+1)$ is the number of seedlings of size y at time $t+1$ per individual of size x at time t (= fecundity); p_e is the establishment of seedlings per seed from September to December; $p_s(x)$ is survival of a plant of size x in December, year t , to the next September; f_n is how many fruits it produces in September multiplied by the mean number of seeds per fruit; and $n(x,t)$ is the number of adults. The probability of seedling establishment per seed (p_e) was estimated by dividing the number of seedlings per plot in December by the number of seeds

per plot in September. Were the number seeds per plot was calculated by multiplying the total number of fruits per plot by the mean number of seeds per fruit (mean = 31.66 seeds per fruit; CV = 0.57; N = 179). From equation 1 and 2, the population dynamics are given by:

$$n(y, t + 1) = s_l(y) f_l(y) l(t) + l(y, t + 1) + \int_{\Omega} p(y, x) n(x, t) dx \quad (3)$$

where, s_l is survival of seedlings from December in year t to December in year $t+1$; f_l is the proportion of individuals originated from seedlings at year t in size y at year $t+1$, given by their observed size distribution at year $t+1$; $l(t)$ is the number of seedlings at time t ; $l(y, t+1)$ is the number of seedlings of size y produced in time $t+1$ per individual of size x in time t (= fecundity); and $p(y, x)$ is the probability that one individual of size x at time t become an individual of size y at time $t+1$, given by its probability of survival and growth. Probability of survival in function of size at time t was modeled as a logistic regression, growth as a linear regression of size in time $t+1$ in function of size in time t , and fecundity as a linear regression between the number of fruits in September and size at the previous December.

Model parameterization

In IPM, the projection kernel resulted directly from the statistical analysis of the data (Ellner & Rees 2006). For statistical analysis, we adjusted the best fitted model following the current methodology on model simplification and performed subsequent statistical inference. Model selection was based on Akaike Information Criterion (AIC) and on F or Chi-squared tests to evaluate whether the deletion of terms from the model resulted in significant decrease in explained sum of squares or deviance (Crawley 2002, Appendixes I and II). Due to significance of interaction between density, size and year in initial model selection of the survival function (change in deviance = -7.85; df = -1, P = 0.005), and the complex biological interpretation of the parameters in the model with several interaction terms, we analyzed each year separately. In order to portrait the demography on areas with high and medium density

of *A. rufinerve* rather than to analyze the variation between sites with similar densities, data from the four plots in each density condition were pooled together. For each year and density condition it was estimated one projection kernel. Despite conceptually a kernel would be better represented by a continuous surface, for interpretation easiness, we summed over 100 cells of the kernel to compose each cell of our matrix-like graphs.

In order to evaluate the relative importance of changes in seed set due to pollinator efficiency on the fecundity and asymptotic population growth rate we used the results of selective floral visitor exclusion experiments (Passos and Buzato 1999). It was shown that visits only by bats or only by hummingbirds resulted in similar fruit set per flower. However, the number of seeds per fruit was greater in flowers exposed to bats (mean = 45.42; confidence interval $P[40.30 < \mu < 50.54] = 0.95$) than in flowers visited by hummingbirds (mean = 22.82; $P[17.25 < \mu < 28.40] = 0.95$) or by both (mean = 38.92; $P[35.11 < \mu < 38.92] = 0.95$). These means of seed production per fruit were used to parameterize the *Abutilon* model, simulating sceneries in which plants would be visited just by bats, hummingbirds or both. We presented the results of these simulations to fecundity and asymptotic population growth rate.

Results

With regard to population structure, distribution of individuals per size category differed between density conditions in 2004 (Kolmogorov-Smirnov $D=0.29$, $P=0.0004$), but not in 2003 ($D=0.16$, $P=0.15$). Population had a non-lognormal size distribution in both, medium (2003: $D=0.51$, $P=0.000$; 2004: $D=0.52$, $P=0.000$) and high density plots (2003: $D=0.55$, $P=0.000$; 2004 $D=0.53$, $P=0.000$). In all environmental conditions and years, the distribution was dominated by seedlings, followed by small plants more than one-year-old. The exception was observed in high density plots in 2003 where, seedlings apart, the sizes

were evenly represented. (Figure 1). Observed size distributions were different to the stable stage distributions (2003: medium $D=0.83$, $P=0.001$ and high $D=0.67$, $P=0.000$; 2004: medium $D=0.87$, $P=0.000$ and high $D=0.58$, $P=0.000$).

With regard to vital rates, individual growth rate for plants in each size was higher under high than under medium density between years 2003-2004, but not for 2004-2005 (Figure 2a-b, Table1, Appendix I). The relation between size at time t and size at time $t+1$ indicated that, in both densities, larger individuals tended to reduce their size in the first time transition (2003-2004), but increase it in the subsequent time transition (2004-2005; Figure 2a-b, Table 1). Larger individuals had higher survival probability than small ones, and in the transition 2003-2004 the survival probability was higher in high density condition (Figure 2c-d, Table1, Appendix I). Seedlings survival was extremely low in both density and years (Table 1). There was a positive relationship between plant size and fruit production (Figure 2e, Table1, Appendix II).

High density plots had a higher number of individuals above 25 mm in size (mean=10 individuals, range 8-13) than medium density plots (mean =3 individuals, range 2-5). We also recorded a higher production of fruits in high density (2003: mean= 306.5 fruits, CV= 1.28; 2004: mean=651.5, CV=1.02) than in medium density plots (2003:mean =146.25 fruits, CV=1.87; 2004: mean=144.5 fruits, CV=1.26), but per individual fecundity was independent from density (Figure 2e). Although at first glance there is a correlation between growth and survival across plots and years (Spearman $r=0.56$, $P=0.02$, $N=16$, Figure 3), there was no simple relation between these vital rates. The statistical significance appears as a result of three very influential points of extreme conditions, in which high retrogression occurred due to the dead of stems. In addition, even among sites with higher survival there were cases in which individuals did not growth. Correlation between other vital rates was not statistically

significant (growth *vs.* fecundity: Spearman $r=-0.009$, $P=0.98$, $N=16$; survival *vs.* fecundity: Spearman $r=0.002$, $P=0.99$, $N=16$).

The probability of establishment, which is the number of seedlings established per seed, presented a trend of negative relation with the number of seeds produced per plot, indicating that higher production of seeds was not followed by higher recruitment, in the same magnitude (Figure 4). However, the probability of seedling establishment was not significantly different between years ($F_{(1,14)} = 2.61$; $P = 0.13$) and densities ($F_{(1,13)} = 0.32$; $P = 0.58$). Overall mean probability of 0.026 seedling per seed was used in the demographic model.

Based on model results, the biggest numbers in the projection kernel represent fecundity, the number of seedlings of size y at time $t+1$ produced per individual of size x at time t (Figure 5). Recruitment assigned to year 2004 was slightly higher than those assigned to 2003 (Figure 4). In 2003 high density areas seemed to have a slight higher seedling production (Figure 5b), while in 2004 the highest recruitment was in medium density areas (Figure 5c). Survival increases with plant size, declining rapidly in biggest plants for both densities. Overall mean survival among sizes was greater in 2003 high density plot (0.89), followed by 2003 medium density plot (0.73), and that both densities in 2004, which presented the same value (0.65). In survival and growth kernel, considering that diagonal represents stasis, i.e. plants remaining at the same size, it is possible to observe a general trend of higher stasis than of growth or retrogression (Figure 6). In 2003, medium density areas showed more retrogression than high density areas (Figure 6a-b). In the latter areas, we observed the highest tendency to individual growth among the four situations. In 2004, growth was slightly higher in medium density areas than in high density areas (Figure 6c-d). Considering each graph, retrogression, stasis, and growth tend to increase with plant size at time t . The exceptions were growth for high density in 2003 that decrease with size (Figure

6b), and retrogression for medium density plots in 2004 that remained the same at all sizes at time t (Figure 6c). The highest sensitivity on asymptotic population growth rate to variation in transition probabilities were observed in survival and growth of seedlings and small plants, indicating that the biggest effects on λ would occur whether small plants become adult in one year (Figure 7). The smallest sensitivity observed among all years and densities was in high density plots in 2003 (Figure 7b). Similar sensitivity pattern emerged with seedlings excluded from the graphs, reinforcing that survival and rapid growth of small-sized plants would have the greatest effects on λ . Elasticity of λ to transitions probabilities was smaller and more distributed among sizes in 2003 (Figure 8a-b) than in 2004 (Figure 7c-d). High density plots in 2003 presented the smallest elasticity and elements in the first row appeared to be more important than in other situations (Figure 8b). The biggest plants presented the highest elasticity at both densities in 2004 (Figure 8c-d). Based on stable stage distribution the small plants are expected to be more numerous than adult plants (Figure 9). Additionally, big plants were more represented in the stable stage distribution based on data from 2004 than from 2003 (Figure 9). In all years and densities big plants presented the biggest reproductive value (Figure 9). The estimated value of the asymptotic population growth in 2003 was $\lambda = 1.1589$ in high density plots and $\lambda = 0.82792$ in medium density plots and in 2004 was $\lambda = 0.78698$ in high density plots and $\lambda = 0.78700$ in medium density plots.

Based on differences in pollinator efficiency, fecundity would be greater in a scenario in which *A. rufinerve* flowers were visited only by bats than if they were visited only by hummingbirds, or even by both vectors (Figure 10). However, that magnitude of differences in fecundity would not result in higher asymptotic population growth, except in 2003-2004 transition in high density plots, where visitation only by bats would result in slightly higher asymptotic population growth (Table 2).

Discussion

In this study we fitted integral projection models to *Abutilon rufinerve* demographic data. One of the most important differences and advantages of integral projection models (IPM) over Matrix Models (MM) is that it avoids coercion of continuous state variables into discrete classes and the potential artifacts from arbitrary divisions (Easterling et al. 2000, Ellner & Rees 2006). Our model was improved by modeling seedlings as a discrete life-stage, because otherwise the logistic regression relating survival and plant sizes would have overestimated seedling survival. Despite seedlings were the more numerous group of individuals, the magnitude of their residuals to the fitted regression were small compared with biggest plants and possibly had lower influence in parameter estimation. However, the bad fit at this small part of the survival curve would have important consequences to the analysis, because the number of seedlings was tenfold the number of all other individuals in the population. The reason for the enormous number of seedlings and their higher mortality compared to other plants of similar sizes was that the demographic censuses were carried out just before the period when most of the recently emerged seedlings would die. Thus, the option of modeling seedlings as a discrete life-stage was done by a biological reason, besides the statistical one: those seedlings were still relying on resources from the seeds and their size alone would hardly predict their survival probability. In this case, we used the observed probabilities as in matrix modeling. Additionally, in IPM, care should be taken when the discrepancy between the size of seedlings and adults are big as in *Abutilon rufinerve* basal areas (range = 0.78 to 19301 mm²). With one hundred of mesh-points to calculate the integrals, the first mesh point would be about 107 mm², and the fecundity function would predict no seedling recruitment, because the first mesh-point would be far from the size distribution of seedlings. Another option to solve this problem, besides creating a discrete class for seedlings, is to reduce the range of the state variable, as done for *Abutilon rufinerve*

by taking the square root of the basal area. The possibility of adding a biological meaningful discrete classes, combining approaches typical from MM and IPM, as also done for seed bank in *Onopordum illyricum* (Ellner and Rees 2006), reinforce that there is no conflict between both approaches and that there is no panacea for population modeling.

The effects of environmental variation in time and space upon populations are often closely interwoven, and create the patch structure of habitats (Wiens 1976). Spatial variation in the abundance of *Abutilon rufinerve* seems to emerge from differences in its survival and growth rates, related to the environmental conditions along time. These vital rates were greater in high density plots in the first transition, but not in the second one. Because sensitivity and elasticity of the asymptotic population growth rate to fecundity was low relatively to the other vital rates, variation in fecundity would have few effects on dynamics. This result was corroborated by the smaller asymptotic population growth rate in the second transition in which fecundity was higher. Despite differences in the asymptotic population growth rate between medium and high plots exist, they cannot be easily attributed to density independent or density dependent mechanisms, due to the confounding effects of microenvironmental differences among plots (Antonovics and Levin 1980, Harper 1977, Alvarez-Buylla 1994, Suzuki et al. 2003). As this study was carried out in a natural gradient, higher survival and growth could lead to higher density of *A. rufinerve*, in sites with higher carrying capacity (K). Environmental conditions changed and growth and survival were different from the first to the second transition. Some high density plots seemed to have changed their environmental state, becoming similar to medium density plots. Based on this result, temporal variation can be considered a major source of spatial patchiness for *A. rufinerve* population.

Plant population structure can be viewed as a result of the basic demographic processes which are very closely linked with the process of individual growth (Westoby

1982, Hara 1984, Geber 1989, Weiner et al. 1998). High frequency of plants in the smallest size is a result of high fecundity in this study system. However, the low seedling survival generates a remarkable reduction in frequency of individuals in the next size. The high number of seedlings and other small individuals characterize the existence of a seedling bank. As *A. rufinerve* seems to be shade intolerant abounding in relatively opened areas, and seedling recruitment seems to be higher in micro-sites with higher radiation, it would be expected the occurrence of asymmetric competition among sizes. As expected in conditions with intraspecific competition (Obeid et al. 1967, Weiner et al. 1998), the distribution of sizes was skewed to the right in both density plots of *A. rufinerve*, indicating that this process could occurs, but it deserves further research.

In a structured plant population, each size can contribute to the asymptotic population growth rate according the variation in the vital rates. For *A. rufinerve*, the elasticity and sensitivity of λ to fecundity was low in all environmental conditions and years. However, highest elasticity was given by survival and growth probabilities of small and medium sized plants in 2003-2004 transitions and by biggest plants in 2004-2005. The highest sensitivity values were given by survival and rapid growth of seedlings for all conditions and years, indicating that the greater population growth would occur if small plants became big ones in one year. Although representing rare events, less than 0.2% of cases, it seems that seedlings which grew up to 3m height and become reproductive in less than two years might have a great effect in the asymptotic population growth. As high reproductive value was attributed to the biggest plants in all environmental condition and year, rapid transition from seedling to adult might drive the asymptotic population growth.

The observed size distribution in *A. rufinerve* is compatible with a growth function that does not vary with size (Westoby 1982), and the low increase in plant size and the same growth rate among sizes contribute to generate an almost homogeneous sizes distribution in

the structured population of *A. rufinerve*. The dissimilarities between observed size distributions and stable stage distribution indicated that asymptotic dynamics based on linear models are not good predictors to characterize the demographic environment in such population (Horvitz and Schemske 1995). This is not surprisingly, once environmental conditions, vital rates and asymptotic population growth rate seems to change spatio-temporally, indicating that a dynamic model incorporating environmental stochasticity could be more adequate to a prospective asymptotic analysis (Caswell 2001, Horvitz et al. 2005). However, asymptotic population rates at each condition in more than one year can give us an idea of the spatio-temporal variation range in population dynamics (Horvitz and Schemske 1995).

The expected correlation between vital rates across environments (Horvitz and Schemske 1995) was not observed in this population because the distribution of data indicated that in *Abutilon rufinerve*, the conditions to growth seemed to be more restrictive than to survive with the parameters varying independently (Menges 1992). We suggest that for *A. rufinerve* may exist a hierarchy of priorities in resource allocation between survival, growth and reproduction. An experimental study (Narita and Buzato, in prep) did not find the suggested trade-off between reproduction and growth, but the plant can limit the resource allocated to reproduction in order to not compromise growth, since growth is very low and important for fitness, because biggest plants tended to presented higher survival and fecundity. Traditionally, the reproduction is viewed as a costly process compromising survival and growth (Obeso 2002), but in this species possibly trade-off occurs in the opposite direction with the costs of growth compromising the allocation to reproduction.

Pollen vectors are essential to the seed production in self-incompatible species, and differences in their efficiency could affect the fecundity and population dynamics (Calvo and Horvitz 1990, Ashmann et al. 2004). However, this effect is likely to be important when

fecundity constrain the asymptotic population growth rate. Although in *A. rufinerve*, bats contribute more to the fecundity than hummingbirds this result is not propagated to the population dynamics because the most critical factors determine plant population dynamics are those influencing seedlings performance. Sensitivity of λ to fecundity was low in all environmental conditions and years, and the highest elasticity was observed in the probability of survival and rapid growth of seedlings. Additionally, the probability of seedling establishment reduced with the number of seeds per plot, indicating that after a threshold, the increase in the number of seeds per plot would not result in an equivalent increase in the number of seedlings. Based on these results, it seems that variation on seed production related to the difference in pollinator efficiency has little importance to the asymptotic population growth rate in this *A. rufinerve* population.

Acknowledgement

We would like to thank C.C. da Inês, K. Riciluca, J. Narita, M. Perine, P.C. Fernandes and P.G.M. Cesário for valuable assistance in field work. R. Dirzo and S. Tuljapurkar for logistic help during manuscript preparation. Instituto Florestal for permits to work at Parque Estadual da Serra do Mar, Nucleo Cunha-Indaiá and reserve's staff for support. FAPESP#03/07088-9 for financial support.

Bibliography

- Aizen, M.A. and Harder, L.D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88:271-281
- Alvarez-Buylla, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143:155-191
- Alvarez-Buylla, E.R., Garcia-Barríos, R., Lara-Moreno, C. and Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:387-421
- Antonovics, J. and Levin, D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452

- Ashman, T., Knight, T.M., Steets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., Morgan, M.T. And Wilson, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85:2408–2421
- Buzato, S., Sazima, M. and Sazima, I. 2000. Hummingbird pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32: 824-841
- Calvo, R.N. and Horvitz, C.C. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach. *The American Naturalist* 136:499-516
- Caswell, H. 2002. Matrix population models. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Clark, D.A. and Clark, D.B. 1984. Spacing Dynamics of a Tropical Rain Forest Tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist* 124:769-788
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T. and Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14:405–410
- Crawley, M.T. 2002. Statistical computing. An Introduction to data analysis using S-plus. John Wiley and Sons Ltd., Chichester, England.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P. and Dixon, P.M. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81:694-708
- Ellner, S.P. and Rees, M. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *American Naturalist* 167: 410-428
- Geber, M.A. 1989. Interplay of morphology and development on size inequality: a polygonum greenhouse study. *Ecological Monographs* 59:267-288
- Hara, T. 1984. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *Journal of Theoretical Biology* 109:173-190
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, USA.
- Holland, N.J. 2002 Benefits and costs of mutualism: demographic consequences in a pollinating seed–consumer interaction. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1405–1412
- Horvitz, C.C. and Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192

- Horvitz, C.C., Tuljapurkar, S. and Pascarella, J.B. 2005. Plant–animal interactions in random environments: habitat-stage elasticity, seed predators, and hurricanes *Ecology* 86:3312–3322
- Hueck, K. 1972. As florestas da América do Sul. Polígono, São Paulo.
- Mack, R.N. and Harper, J.L. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology* 65:345–363
- Menges, E.S. 1992. Stochastic modeling of extinction in plant populations. Pages 253-275 in P.L. Fiedler and S.K. Jain (ed). *Conservation biology: the theory and practice of native conservation, preservation and management*. Chapman and Hall, New York, USA.
- Nimer E. 1977. Climatologia da região sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 34: 3-48
- Obeid M., Machin D., Harper J.L. 1967. Influence of density on plant to plant variation in fiber flax *Linum usitatissimum* L. *Crop Science* 7:471-473
- Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155:321–48
- Oliveira-Filho, A.T. and Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and influence of climate. *Biotropica* 32:793–810
- Passos, L. and Buzato, S. 1999. Differential reproductive output in *Abutilon rufinerve* caused by hummingbird and bat pollination. Page 411 in *Proceedings XVI International Botanical Congress*. Saint Louis, EUA.
- Peters, H.A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6: 57–765
- Ramula, S., Toivonen, E. and Mutikainen, P. 2007. Demographic consequences of pollen limitation and inbreeding depression in a gynodioecious herb. *International Journal of Plant Science* 168:443–453
- Rose, K.E., Rees, M. and Grubb, P.J. 2002. Evolution in the real world: stochastic variation and the determinants of fitness in *Carlina vulgaris*. *Evolution* 56:1416–1430
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M. and Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584 – 606
- Silva Matos, D.M., Freckleton, R.P. and Watkinson, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80:2635-2650

- Suzuki, R.O., Kudoh, H. And Kachi, N. 2003. Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. *Journal of Ecology* 91:114–125
- Weiner, J., Kinsman, S. and Williams, S. 1998. Modeling the growth of individuals in plant populations: local density variation in a strand population of *Xanthium strumarium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 85:1638-1645.
- Westoby, M. 1982. Frequency distributions of plant size during competitive growth of stands: the operation of distribution-modifying functions. *Annals of Botany* 50:733-735
- Wiens, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81-120

Table 1 – Models and parameters describing the demography of *Abutilon rufinerve*. Numbers in parentheses are Standard Deviation of parameters. size t – square root of basal area at time t ; size $t+1$ – square root of basal area at time $t+1$; dens h – high conspecific density; dens m – medium conspecific density; σ^2 – variance; Logit – link function; surv – survival; fruits – number of fruits.

Demographic process	Model
Growth 2003 - 2004	$size\ t+1 = 6.81(2.16)\ dens\ h + 2.16(1.74)\ dens\ m + 0.93(0.03)\ size\ t$; variance about the growth curve $\sigma = 6.80$; $R^2 = 0.97$
2004 - 2005	$size\ t+1 = 1.01(0.02)\ size\ t$; $\sigma = 9.52$; $R^2 = 0.98$
Survival 2003 - 2004	$Logit(surv) = 1.01\ (0.76)\ dens\ h - 0.87(0.34)\ dens\ m + 0.04(0.01)\ size\ t$
2004 - 2005	$Logit(surv) = -0.30(0.30) + 0.005(0.02)\ size\ t - 0.0002(0.0003)\ (size\ t)^2$
Survival seedlings 2003-2004	dens $h = 0.013$; dens $m = 0.047$
2004-2005	dens $h = 0.013$; dens $m = 0.015$
Fecundity 2004 - 2005	$fruits = -92.45(38.86) + 2.83(0.58)\ size\ t$; $R^2 = 0.45$

Table 2 – Asymptotic population growth rate (λ) related to scenarios in which *A. rufinerve* flowers would be visited only by bats, hummingbirds and both pollinators for the transitions 2003-2004 and 2004-2005, in conditions of medium and high conspecific densities.

	2003 - 2004		2004 - 2005	
	medium	high	medium	high
Floral visitors				
Bat	0.8299	1.1739	0.7870	0.7870
Hummingbird	0.8230	1.1134	0.7869	0.7869
Both	0.8279	1.1590	0.7870	0.7870

Figure 1 - Proportion of individuals of *Abutilon rufinerve* belonging to each size at each density and year.

Figure 2 – Vital rates of *Abutilon rufigerve* for the time transitions 2003 – 2004 and 2004 – 2005: a-b, growth; c-d, survival; e, fecundity. Fecundity was estimated only for the second time transition. Medium density (dashed line) and high density (solid line). In the absence of differences between medium and high density the solid line represents the tendency for both conditions.

Figure 3 – Relation between vital rates of *Abutilon rufinerve* individuals: a. growth and survival, b. growth and fecundity, c. survival and fecundity. Transition 2003-2004 (squares) and 2004-2005 (circles) in medium (white circles and squares) high density plots (black circles and squares).

Figure 4 – Probability of establishment and number of seeds in plots with medium density (open dots; dashed line) and high density (solid dots; solid line) of *Abutilon rufinerve* individuals.

Projection Kernel

Figure 5 – Projection probabilities considering fecundity, survival and growth of *Abutilon rufinerve* in transitions 2003-2004 (a,b) and 2004-2005 (c,d) in plots of medium (a,c) and high (b,d) conspecific densities. Values in axis represent the mid-point of the range in size represented in the row and column.

Survival and growth

Figure 6 – Probabilities of *Abutilon rufinerve* individuals of a given size in time t considering survival and growth for the transitions 2003-2004 (a,b) and 2004-2005 (c,d) in plots of medium (a,c) and high (b,d) conspecific densities. Values in axis represent the mid-point of the range in size represented in the row and column.

Figure 7 – Sensitivity of lambda to variation in transition probabilities of *Abutilon rufinerve* in transitions 2003-2004 (a,b) and 2004-2005 (c,d) in plots of medium (a,c) and high (b,d) conspecific densities. Values in axis represent the mid-point of the range in size represented in the row and column.

Elasticity

Figure 8 - Elasticity of lambda to variation in transition probabilities of *Abutilon rufinerve* in transitions 2003-2004 (a,b) and 2004-2005 (c,d) in plots of medium (a,c) and high (b,d) conspecific densities. Values in axis represent the mid-point of the range in size represented in the row and column.

Stable stage distribution and reproductive value

Figure 9 – Stable stage distribution without seedlings and reproductive values and size of *Abutilon rufinerve* individuals in transitions 2003-2004 (a,b) and 2004-2005 (c,d) in plots of medium (a,c) and high (b,d) conspecific densities. Values in axis represent the mid-point of the range in size represented in the row and column.

Figure 10 - Variation in fecundity along individuals of different sizes, comparing scenarios in which *Abutilon rufinerve* flowers would be visited only by bats (coarse dashed line), hummingbirds (solid line) and both pollinators (fine dashed line).

Appendix I – Model selection for growth and survival of *Abutilon rufinerve* during the transitions 2003 – 2004 and 2004-2005. Best fit in bold. AIC - Akaike's Information Criterion; Change in SS or Dev - reduction in explained sum of squares (growth) or deviance (survival) resulting from removing terms from the previous model; F statistics; and P – statistical significance of such changes in SS or Dev. Significance in logistic regression was given by Chi-squared rather than by F statistics.

Model	AIC	Change in SS or Dev	F	P
Growth 2003-2004				
1) size t+1 = dens + size t	643.98			
2) size t+1 = intercept + size t	646.14	-373	4.11	0.046
3) size t+1 = intercept	858.97	-86406	952.88	2e-16
Growth 2004-2005				
1) size t+1 = dens + size t	466.22			
2) size t+1 = intercept + size t	464.42	-8.98	0.19	0.66
3) size t+1 = intercept	696.50	-89167	1925.5	2e-16
2) size t+1 = intercept + size t	464.42			
4) size t+1 = size t	462.46	-1.71	0.037	0.85
Survival 2003-2004				
1) Logit(surv) = dens + size t + (size t) ²	92.49			
2) Logit(surv) = intercept + size t + (size t) ²	97.05	-6.55		0.010
1) Logit(surv) = dens + size t + (size t) ²	92.49			
3) Logit(surv) = dens + size t	90.52	-0.03		0.86
4) Logit(surv) = dens	99.98	-11.46		0.001
3) Logit(surv) = dens + size t	90.52			
5) Logit(surv) = intercept + size t	95.59	-7.07		0.008
3) Logit(surv) = dens + size t	90.52			
6) Logit(surv) = intercept	131.03	-44.51		2e-10
Survival 2004-2005				
1) Logit(surv) = dens + size t + (size t) ²	147.67			
2) Logit(surv) = intercept + size t + (size t) ²	145.71	-0.04		0.85
3) Logit(surv) = intercept + size t	144.10	-0.39		0.53
4) Logit(surv) = intercept	149.87	-7.78		0.005

SS – sum of squares; Dev – deviance; size t – square root of basal area at time t; size t+1 – square root of basal area at time t+1; dens – conspecific density; σ^2 – variance; Logit – link function; surv – survival; fruits – number of fruits.

Appendix II – Model selection for fecundity of *Abutilon rufinerve* during the transition 2004-2005. Best fit in bold. AIC - Akaike's Information Criterion; Change in SS or Dev - reduction in explained sum of squares (growth) or deviance (survival) resulting from removing terms from the previous model; F statistics; and P – statistical significance of such changes in SS or Dev. Significance in logistic regression was given by Chi-squared rather than by F statistics.

Model	AIC	Change in SS or Dev	F	P
Fecundity 2004-2005				
1) fruits = dens + size t + (size t) ²	357.97			
2) fruits = intercept + size t + (size t) ²	359.28	-15325	3.041	0.092
3) fruits = intercept + size t	357.31	-184	0.034	0.855
4) fruits = intercept	149.87	-123849	23.69	3e-05
3) fruits = intercept + size t	357.31			
5) fruits = size t	360.82	-29582	5.66	0.024

SS – sum of squares; Dev – deviance; size t – square root of basal area at time t; size t+1 – square root of basal area at time t+1; dens – conspecific density; σ^2 – variance; Logit – link function; surv – survival; fruits – number of fruits.