

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



**RUBEM SAMUEL DE AVILA JR.**

**“A GUILDA DE PLANTAS ESFINGÓFILAS E A COMUNIDADE  
DE SPHINGIDAE EM UMA ÁREA DE FLORESTA ATLÂNTICA  
DO SUDESTE DO BRASIL”**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
RUBEM SAMUEL DE AVILA JR.  
Marlies Sazima  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia para obtenção do Título de  
Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Marlies Sazima

Campinas, 2009

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

**Av55g**

Avila Junior, Rubem Samuel de  
A guilda de plantas esfingófilas e a comunidade de  
Sphingidae em uma área de floresta atlântica do  
sudeste do Brasil / Rubem Samuel de Avila Junior. –  
Campinas, SP: [s.n.], 2009.

Orientadora: Marlies Sazima.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de  
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Polinização. 2. Guildas. 3. Sphingidae. 4.  
Esfingofilia. 5. Mata atlântica. I. Sazima, Marlies. II.  
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.  
III. Título.

(rcdt/ib)

**Título em inglês:** The hawkmoth-flower assemblage and the sphingidae community in a atlantic rain forest of the southeastern Brazil.

**Palavras-chave em inglês:** Pollination; Guilds; Sphingidae; Sphingopily; Mata Atlântica (Brazil).

**Área de concentração:** Biologia Vegetal.

**Titulação:** Doutor em Biologia Vegetal.

**Banca examinadora:** Marlies Sazima, Paulo Eugênio de Oliveira, Leandro Freitas, Flávio Nunes Ramos, Rafael S. de Oliveira.

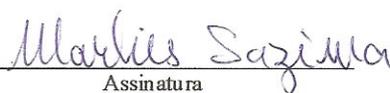
**Data da defesa:** 05/06/2009.

**Programa de Pós-Graduação:** Biologia Vegetal.

Campinas, 08 de junho de 2009

**BANCA EXAMINADORA**

Profa. Dra. Marlies Sazima (Orientadora)

  
Assinatura

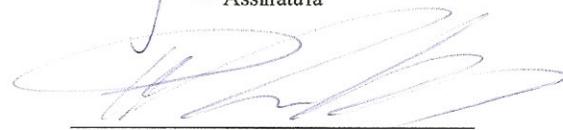
Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

  
Assinatura

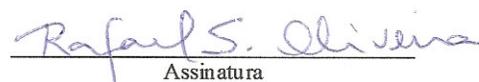
Dr. Leandro Freitas

  
Assinatura

Prof. Dr. Flávio Nunes Ramos

  
Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

  
Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Profa. Dra. Kayna Agostini

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Profa. Dra. Eliana Regina Forni-Martins

\_\_\_\_\_  
Assinatura

## **Agradecimentos**

Esta tese foi desenvolvida graças ao auxílio e suporte financeiro (bolsa e auxílio à pesquisa) da Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp, processos 04/14354-0 e 05/01354-4 respectivamente). Além disso, indispensável suporte de “conhecimento” foi dado por diversos professores do Instituto de Biologia da Unicamp nas valiosas contribuições, tanto na tese, quanto em aulas presenciadas nas numerosas disciplinas que tive o privilégio de cursar. Além dos professores, os amigos e colaboradores do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia da Unicamp, sempre tão prestativos, merecem o meu agradecimento.

Pontos muito importantes abrangidos no presente trabalho tiveram apoio incontestável dos conhecimentos palinológicos das pesquisadoras Dra. Maria Amélia Cruz-Barros e MSc. Ângela Maria Correa, ambas do Instituto de Botânica de São Paulo. Cabe a elas o meu muito obrigado.

Acredito que a importância de se realizar um doutorado está no amadurecimento científico do profissional, talvez mais do que a contribuição de seu trabalho. Isto foi grandemente conquistado em restritos dois meses de convívio com o Prof. Dr. Leonardo Galetto da Universidade Nacional de Córdoba, Argentina. Conversas bastante elucidativas e estimuladoras também foram vivenciadas com os professores Dr. Andréa Coccuci, Dra. Alicia Sérsic e especialmente com a Dra. Marcela Moré, todos do laboratório de Biologia Floral da Universidade Nacional de Córdoba. Outro personagem valioso neste episódio argentino da história foi o Dr. Peter Feinsinger que em 15 dias de convivência no curso de Diseño Experimental y Estadística, ou mais conhecido como “La vinganza de la vaca”, mostrou o que é a verdadeira ciência (com “c” minúsculo mesmo!).

Amigos fazem a vida passar de maneira mais amena e agradável e durante esses quatro anos de estadia em Campinas, várias pessoas foram fundamentais neste sentido. Não irei cometer o erro de citá-las, pois, provavelmente, esqueceria algum nome e isto seria imperdoável. Neste sentido, agradeço a todos os amigos feitos neste período dentro e fora dos departamentos do Instituto de Biologia. Conversas furtivas nos corredores ou nos arredores do instituto trouxeram momentos bastante agradáveis.

A relação entre professor e aluno é umas das barreiras mais difíceis no desenvolvimento de um trabalho acadêmico, seja em que nível for. Assim, gostaria de agradecer a Marlies Sazima pela orientação sempre tranqüila e aprazível.

A outra barreira é o tempo. O tempo longe de casa, o tempo longe da família e dos amigos. O tempo cobrado a todo tempo. O tempo que se esgota e o tempo que virá. Assim, quero agradecer a pessoa que faz valer a pena o tempo vivido. Meu muito obrigado à minha companheira Grazielle. Várias dificuldades ultrapassadas, vários desafios vividos e outros ainda a serem ultrapassados. Obrigado por estar sempre ao meu lado! E por me dar um presente valiosíssimo!!! Gostaria de fazer menção a duas pessoas que sempre me serviram de modelo de luta e de conduta na vida: Seu Rubem e Dona Yara. Pais que nas horas mais difíceis se apresentaram de corpo e alma em meu auxílio. Que proveram todas as condições para que este episódio acontecesse em minha vida. Merecem um lugar bastante especial aqui. Não poderia deixar de agradecer a minha segunda mãe, Ione. Sempre do meu lado em todas as horas também.

Parte especial desta trajetória foi construída no início de 2008 quando comecei a lecionar. Assim, gostaria de agradecer aos colegas das Faculdades Integradas do Vale do Ribeira a aos numerosos alunos que me inspiram cada dia mais a continuar este caminho de aprimoramento diário e contínuo aprendizado.

## Sumário

<b>Resumo</b> .....	07
<b>Introdução Geral</b> .....	08
<b>Apresentação da tese</b> .....	14
<b>Capítulo I:</b> A guilda de espécies esfingófilas e a comunidade de Sphingidae em uma área de Floresta Atlântica do Brasil: composição, fenologia e aspectos morfológicos da interação planta-polinizador.....	16
<b>Capítulo II:</b> Caracterização dos tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em Floresta Atlântica do sudeste do Brasil: utilização de técnicas palinológicas no estudo de interações ecológicas .....	58
<b>Capítulo III:</b> Uso dos recursos florais por esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em área de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro: estrutura da rede de interações e coexistência.....	77
<b>Capítulo IV:</b> Ecologia da polinização de <i>Inga subnuda</i> subsp. <i>luschinatiana</i> (Fabaceae-Mimosoidae): existem vantagens do sistema generalista de polinização ao sucesso reprodutivo?.....	102
<b>Considerações finais</b> .....	125

## Resumo

As interações entre plantas e esfingídeos estão entre os exemplos de maior especialização encontrados na literatura de biologia da polinização, constituindo assim, importantes casos de coevolução. A guilda de espécies com características de esfingofilia foi avaliada juntamente com a comunidade de Sphingidae em uma área de Floresta Atlântica do sudeste do Brasil. Foram encontradas 30 espécies que apresentavam tais características juntamente com 50 espécies de Sphingidae. Esta guilda pode ser dividida em três distintos grupos funcionais mediante as características morfométricas avaliadas, o que também ocorreu para os Sphingidae, indicando a presença de um grupo bastante reduzido de espécies estritamente esfingófilas. O padrão de distribuição temporal apresentou forte convergência entre os dois grupos (plantas e esfingídeos) e, além disso, as espécies esfingófilas apresentam padrão agregado da floração o que sugere existência de possíveis vantagens de utilização de grandes “displays” florais na atração dos esfingídeos. Porém, uma análise das cargas polínicas encontradas nos esfingídeos capturados aponta um número muito maior (63 spp.) de espécies vegetais associadas. Tal fato parece estar associado a uma característica mais generalista que o presumido no tipo floral utilizado pelos esfingídeos, pois espécies vegetais de grupos taxonômicos nunca antes associados à Sphingidae foram registradas. Esta característica pode ser evidenciada quando se observa a topologia e os resultados das métricas das redes de interações. Além disso, os resultados das métricas variam ao longo do ano e contrastam quando comparados com a análise da rede como uma matriz geral e unificada de todos os meses amostrados. Não foi encontrada relação entre atributos morfológicos e o número de interações e os resultados indicam baixa sobreposição de uso de recursos florais pelas espécies de Sphingidae.

## Introdução Geral

Desde os trabalhos pioneiros de Darwin (1962), a busca de características adaptativas entre flores e seus polinizadores despertam interesse entre os biólogos. Características florais têm sido relacionadas a diferentes sistemas de polinização e em contrapartida uma série de características morfológicas e comportamentais dos polinizadores aliados a determinados tipos florais. Neste contexto, um conceito bastante usual foi desenvolvido e, até hoje muito utilizado - o das síndromes de polinização. Diferentes sistemas relacionando tipos florais e tipos de polinizadores foram elencados (Vogel 1954, Faegri & Pijl 1970). Um destes sistemas foi o de espécies ditas esfingófilas, ou, polinizadas por esfingídeos. Esfingídeos (Sphingidae) constituem um importante e diverso táxon de lepidópteros noturnos (na maior parte das espécies) com mais de 1.200 espécies descritas e com ampla distribuição mundial (D'Abreu 1986, Kitching & Cadiou 2000). Apresentam dieta nectarífera em sua fase adulta com algumas poucas espécies sem esta característica pela ausência de probóscide desenvolvida (Kitching & Cadiou 2000). Sendo assim, a grande amplitude de suas probóscides foi por muito tempo interpretada como uma das importantes forças seletivas na determinação da principal característica morfológica floral das espécies polinizadas por este grupo de lepidópteros (Nilsson 1988). Os longos tubos florais das espécies caracteristicamente esfingófilas constituem forte restrição de acesso ao néctar a outros visitantes florais, o que poderia tornar a relação entre estas espécies e seus polinizadores esfingídeos cada vez mais especializada. Neste contexto, muito tem sido discutido sobre os aspectos coevolutivos desta interação (Janzen 1984, Nilsson 1988, Jermy 1999).

As interações entre plantas e seus polinizadores estão entre as mais importantes forças bióticas estruturadoras de comunidades vegetais (Kearns & Inouye 1997, Kearns 1999) e neste

sentido, há um grande número de espécies que apresentam características potencialmente esfingófilas, principalmente nos trópicos (Bawa 1990, Oliveira 1991). Os aspectos morfológicos florais destas espécies estão normalmente relacionados a coloração branca (ou suas variações) da corola, tubos florais verdadeiramente constituídos (hipocrateriformes, infundibuliformes ou tubulares) ou ainda flores com inúmeros estames exsertos (“*brush-flower*”). Além disso, normalmente estão associadas com a emissão de fortes odores adocicados durante a antese, caracteristicamente crepuscular ou noturna (Faegri & Pijl 1971, Haber & Frankie 1989).

Interações noturnas apresentam uma série de limitações quanto à observação da ação e comportamento dos polinizadores. Assim, o entendimento da extensão das interações que uma determinada espécie vegetal realiza com seus polinizadores noturnos é tarefa de grande dificuldade. Neste sentido, diferentes técnicas deveriam ser utilizadas para melhor mensuração da composição e força das interações. Sistemas mutualísticos podem ser entendidos como redes de interações complexas e a avaliação eficaz da existência das interações torna-se fundamental para a compreensão dos aspectos evolutivos de interações do tipo planta-polinizador (Jordano 1987).

Ao entender as interações planta-polinizador como um sistema de dois níveis tróficos distintos, as relações existentes nos distintos padrões de uso dos recursos florais podem ser mais amplamente discutidas. Neste sentido, polinizadores de uma mesma guilda podem apresentar relações competitivas ou coexistirem mediante as flutuações temporais ou espaciais na disponibilidade dos recursos florais (Palmer et al. 2003). Tais flutuações podem apresentar um importante papel na estruturação dos dois grupos atuantes, sendo que as características fenológicas dos períodos de floração das espécies esfingófilas aliadas a distribuição temporal das espécies da comunidade de polinizadores pode auxiliar no entendimento da história natural desta interação (Ratchke 1983).

O presente estudo teve como objetivo geral avaliar a composição, características morfológicas e distribuição temporal da flora esfingófila e da comunidade de Sphingidae em uma importante área de Floresta Atlântica do estado de São Paulo. Além disso, observar a riqueza de tipos polínicos presentes em Sphingidae para inferências sobre a estrutura da rede de interações e sobre as características de uso do recurso floral pela comunidade de Sphingidae.

### **Área de estudo**

O estudo foi conduzido no Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba), localizado no estado de São Paulo, município de Ubatuba (Fig.1). A área pertence à província Atlântica, constituída por Floresta Ombrófila Densa e restingas (IBGE 1992, Joly *et al.* 1999) com grande predomínio de espécies de Myrtaceae e Rubiaceae. (Sanchez *et al.* 1999). Esta área de 7.850 ha é um dos importantes remanescentes desta formação no Brasil e no estado de São Paulo apresentando limites com a zona litorânea (Melo-Neto 1992) e caracterizando-se por apresentar um gradiente altitudinal de até 1.300 m.s.m. (campos de altitude).

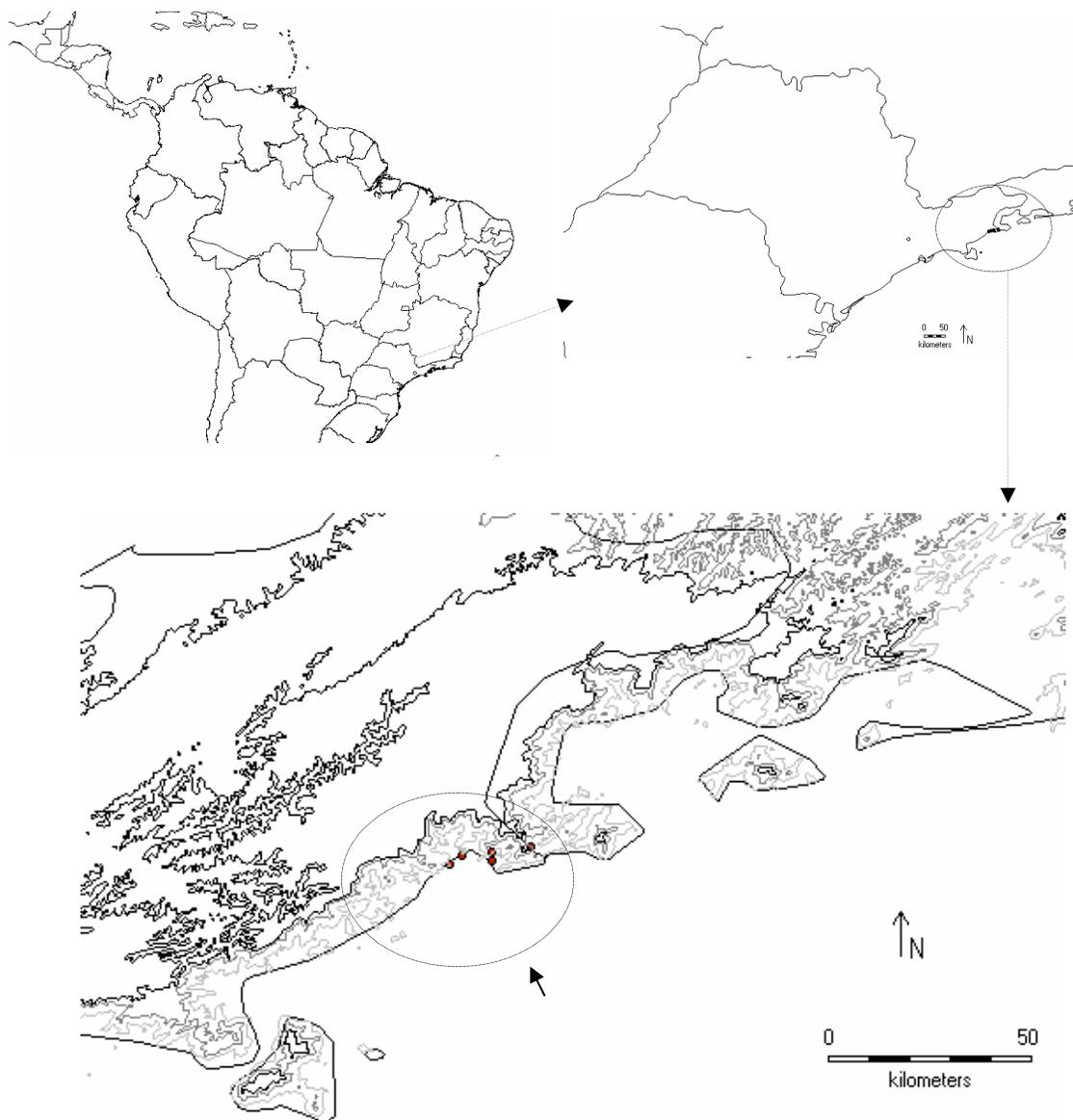
O clima local é classificado como tropical chuvoso do tipo Af (*sensu* Köppen 1948), com alta precipitação durante todos os meses do ano. Contudo, nota-se um período durante o ano que se distingue por pequena e não significativa diminuição na precipitação e na temperatura de maio a setembro, o que por sua vez, não representa déficit hídrico (Talora 2000).

A amostragem foi realizada através de transecções mensais em formações de Floresta Ombrófila Densa Baixo Montana (Casa da Farinha), vegetação de Restinga (Praia da Fazenda e do Prumirim) e uma região estuarina (Praia do Puruba).

## Referências Bibliográficas

- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. **American Journal of Botany** 72 (3): 346- 456.
- D'Abbrera, B. 1986. **Sphingidae mundi- Hawkmoths of the world**. Classey, 226 p., Faringdon.
- Darwin, C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing**. Murray, London.
- Faegri, K. & L. van der Pijl 1971. **The Principles of pollination ecology**. Pergamon Press, New York.
- Haber, W.A. & G. Frankie 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican Dry forest Sphingidae. **Biotropica** 21(2):155-172.
- IBGE, 1992. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Klink, C.S., Mcgrath, D.G., Moreira, A., Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A.A., Pott, A., Rodal, M.J.N., Sampaio, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura** 51(5/6):331- 348.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? **Evolution** 34: 611-612.
- Jermey, T. 1999. Deep flower for long tongues: a final word. **Tree** 14 (1): 34.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **Am. Nat.** 129: 659- 677.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. **Bioscience** 47: 297- 307.

- Kitching, I., Cadiou, J.M. 2000. **Hawkmoths of the world: an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae)**. London, Cornell Univ. Press, 226 p.
- Koeppen, W. 1948. **Climatologia**. México: Fondo de Cultura Econômica. 213 p.
- Melo-Neto, J. 1992. Implantação e manejo do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar. *In: Anais do Congresso sobre Essências Nativas* 2: 886-887.
- Nilsson, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tube. **Nature**, 334:147-149.
- Oliveira, P.E. 1991. The pollination and reproductive biology of a Cerrado woody community in Brazil. **PhD Thesis**. University of St. Andrews (Scotland).
- Palmer, T., Stanton, M.L., Young, T.P. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain the diversity within mutualistic guilds. **American Naturalist** 162 (supplement).
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. *In* : Real, L. (ed.). **Pollination biology**. Academic press, Florida, USA.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H. F. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. **Revista Brasileira de Botânica** 22: 31- 42.
- Vogel, S. 1954. Blütenökologische typen als element der Sippengliederung. **Bot. Stud.** 1: i-v, 1-338.



**Figura 01:** Mapa da região de estudo mostrando o estado de São Paulo em destaque. Em detalhe (pontos escuros) as áreas utilizadas na amostragem.

## **Apresentação geral da tese**

O presente trabalho foi dividido em quatro capítulos que correspondem aos artigos a serem submetidos a publicação. Para melhor entendimento de seu conteúdo, segue um breve comentário a respeito de cada um deles.

### **Capítulo I: A guilda de espécies esfingófilas e a comunidade de Sphingidae em uma área de Floresta Atlântica do Brasil: composição, fenologia e aspectos morfológicos da interação planta-polinizador**

Este primeiro capítulo trata das espécies esfingófilas segundo o conceito de síndrome de polinização (*sensu* Vogel 1954). Assim, espécies com características morfológicas associadas a polinização pelos esfingídeos foram avaliadas quanto a fenologia e ecologia da polinização. Além disso, aspectos morfométricos tanto das plantas quanto das espécies de Sphingidae foram analisados.

### **Capítulo II: Caracterização dos tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em Floresta Atlântica do sudeste do Brasil: utilização de técnicas palinológicas no estudo de interações ecológicas.**

Trata da utilização de técnicas palinológicas para inferência de interações entre plantas e as espécies de Sphingidae através da identificação dos tipos polínicos encontrados em espécimes de Sphingidae capturados.

**Capítulo III: Uso dos recursos florais por esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em área de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro: estrutura da rede de interações e coexistência**

Este capítulo trata-se da caracterização da rede complexa de interações entre as plantas e as espécies de Sphingidae com os resultados obtidos na análise das cargas polínicas. Além disso, explora as características de uso dos recursos florais pela comunidade de Sphingidae.

**Capítulo IV: Ecologia da polinização de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (Fabaceae-Mimosoidae): existem vantagens do sistema generalista de polinização ao sucesso reprodutivo?**

Este capítulo refere-se à biologia da polinização de uma espécie-chave na Floresta Atlântica da área estudada. Dados gerais sobre a composição dos visitantes florais e a dinâmica de produção, oferta e composição química do néctar são relacionados ao sucesso reprodutivo da espécie.

## CAPÍTULO I

### **A guilda de espécies esfingófilas e a comunidade de Sphingidae em uma área de Floresta Atlântica do Brasil: composição, fenologia e aspectos morfológicos da interação planta-polinizador<sup>1</sup>**

Rubem S. de Avila Jr.<sup>2</sup>, Marlies Sazima<sup>2</sup>, Leonardo Galetto<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Parte da tese de doutorado do primeiro autor, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.

<sup>2</sup>Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

<sup>3</sup>Universidade Nacional de Córdoba, Instituto Multidisciplinario de Biologia Vegetal, CONICET, CC 495, 5000, Córdoba, Argentina.

*Resumo:* Interações entre plantas e esfingídeos foram estudadas em uma área de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro. Foi avaliada a riqueza da flora com atributos potencialmente esfingófilos e a da fauna de esfingídeos locais. Foi avaliada a dinâmica fenológica, tanto para as espécies esfingófilas (fenologia de floração) quanto da comunidade de esfingídeos, mensalmente durante os anos de 2005 a 2007. Trinta espécies apresentaram atributos morfológicos de esfingofilia e 50 espécies de esfingídeos foram coletadas. A análise de variáveis morfológicas aponta a possibilidade de existência de três grupos distintos de espécies esfingófilas, o que também ocorre para a comunidade de esfingídeos locais. O padrão fenológico destes grupos de plantas sugere a existência de um mecanismo de facilitação entre as espécies da guilda, pois se observa uma acentuada sobreposição das épocas de floração. Tal convergência fenológica pode estar associada ao comportamento da distribuição temporal da comunidade de esfingídeos a qual apresenta maior riqueza e abundância no período de maior sobreposição de floração das espécies da guilda.

*Abstract:* (The hawkmoth-flowers assemblage and the Sphingidae community in Atlantic Rain Forest of Brazil: composition, flowering phenology and some aspects of morphology between plant and pollinators). Plant-hawkmoth interactions were studied in the Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. The flowering species diversity with sphingophilous traits and the Sphingidae community was recorded, as well as the respective phenology along the years 2005 and 2007. Thirty species presented sphingophilous traits and 50 hawkmoth species were collected. Analysis of morphometric variables point to three functional groups in the plant species and also in the hawkmoths species. The phenological pattern of the plant species suggests the association of a facilitation mechanism among the species, as there was a strong overlap of the

periods. This phenological convergence could be linked to the asymmetric pollinator distribution pattern, as most Sphingid species occurred during the period of major flowering overlap.

## **Introdução**

Dentre as diversas categorias de interação planta-polinizador, a esfingofilia, isto é, a polinização feita por esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae), é uma das mais importantes em ecossistemas tropicais (Haber & Frankie 1989, Bawa 1990, Oliveira 1991), porém, quanto à estruturação e organização desta guilda especificamente, os avanços limitam-se a estudos de caso (Grant & Grant 1983, Nilsson et al. 1985, 1987, 1988, Silva & Sazima 1999, Loccatelli & Machado, Darrault & Schilindwein 2001, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1975, Oliveira 1996, Wasserthal 1997, Vesprini & Galetto 2000, Nattero et al. 2003, Oliveira et al. 2004, Moré et al. 2006) sendo que em nível de guilda são bastante incipientes (Miller 1997), podendo ser citado até o presente momento apenas o estudo de Haber & Frankie (1989) em Floresta Tropical Seca na Costa Rica.

Estudos antecológicos em comunidades vegetais no Brasil têm sido desenvolvidos com o objetivo de caracterizar e relacionar possíveis padrões e causas na estrutura de diferentes guildas de plantas (quiropterófilas, melitófilas e ornitófilas, por exemplo) em distintas localidades (Araújo 1996, Sazima et al. 1996, Sazima et al. 1999, Fischer 2000). Esta abordagem em maior escala é fundamental para o entendimento dos diferentes papéis de forças como competição ou facilitação e da possível coexistência de espécies simpátricas que compartilham polinizadores (Grant & Grant 1968, Brown & Kodric-Brown 1979, Palmer et al. 2003) e neste sentido, a disponibilidade e a variação espacial e temporal de polinizadores podem ser interpretada como

constituintes do nicho ecológico de uma espécie vegetal (Pielou 1972, Gotelli & Graves 1996). Sendo assim, a diversificação de estratégias fenológicas relativas à época de floração, sincronia da população e o grau de agregação ou segregação das épocas de floração na comunidade podem ser consequência das interações inter-específicas dentro da guilda em distintas condições, atuais e passadas da disponibilidade destes recursos florais (Ratchke 1984, Fleming & Partridge 1984, Palmer et al. 2003).

Variações na morfologia floral devem também estar envolvidas na história evolutiva da guilda em questão mediante as interações entre os componentes que compartilham determinadas dimensões do nicho, porém com aspectos mais restritivos filogeneticamente (Muchhala & Potts 2007). Sendo assim, observações fenológicas e morfológicas podem então contribuir para o entendimento dos processos ecológicos e evolutivos de sistemas mutualísticos (Stiles 1977, Waser 1978, 1983, Inouye 1980, Schemske 1981, Ranta & Lundberg 1980, Borrel 2005, Agosta & Janzen 2005).

Historicamente, em sistemas plantas-polinizadores, prevalece a hipótese de que longos tubos florais e aparatos bucais bastante longos dos polinizadores (por ex. esfingídeos e beija-flores) tenham sido resultado de um processo coevolutivo que levou a uma especialização recíproca dessas plantas e consequentemente de seus polinizadores (Darwin 1862, Nilsson 1988, 1989). Atualmente, tal idéia tem sido criticada por alguns estudos que apontam uma ampla ocorrência de interações assimétricas e generalistas em interações mutualísticas do tipo planta-polinizador (Jordano 1987, Waser et al. 1996), o que diminuiria a força das associações extremamente especializadas na coevolução de ambos grupos (Bronstein 1994). Assim, poderiam ter maior papel selecionador para as plantas as características mais frequentes na guilda de polinizadores como um todo, e vice-versa, o que levaria a chamada coevolução difusa (Janzen

1980). Além disso, embora com outro enfoque, para as interações plantas-esfingídeos particularmente, Wasserthal (1997) propõe que a evolução de longas probóscides dos esfingídeos seria um evento independente da evolução floral e do ajustamento aos comprimentos das corolas florais que utilizam, sendo mais provavelmente resultado da pressão seletiva associada à estratégia de evitar predação durante as visitas às flores. Tal especulação resulta em uma discussão sobre a adequação do termo “coevolução” para este sistema particular, pois não estariam envolvidas modificações morfológicas recíprocas e convergentes nos pares mutualísticos (Jermy 1999, Thompson 2005).

Sendo assim, o presente estudo teve como objetivo principal responder as questões: ocorre convergência temporal na adequação morfológica da guilda esfingófila e da comunidade de esfingídeos? Isto quer dizer, espécies vegetais com longos tubos florais apresentam convergência temporal com os esfingídeos de maiores comprimentos de probóscide e vice-versa? Tal padrão fenológico de floração pode ser resultado das interações biológicas com os polinizadores ou simplesmente reflete eventos estocásticos atuantes neste sistema? Para responder tais perguntas, procurou-se: i) identificar as espécies vegetais da comunidade que potencialmente são polinizadas por esfingídeos, ii) avaliar sua fenologia reprodutiva e contrastá-la a um modelo nulo e iii) levantar dados de biologia e morfometria floral. Outra questão importante é: existe um padrão de distribuição dos atributos morfológicos similar entre esfingídeos e as plantas que utilizam como recurso? Para responder tal questão procurou-se: iv) avaliar a diversidade da esfingofauna local, v) seu padrão de distribuição temporal e vi) os aspectos morfométricos das espécies de esfingídeos incidentes.

## Material e Métodos

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar, no município de Ubatuba, São Paulo (23° 20' – 23° 22' S; 44° 46' – 44° 51' W). A área de ca. de 8.000 ha se caracteriza pela presença de um mosaico vegetacional que se alterna de acordo com alguns fatores ambientais como altitude e características edáficas e que reflete diferentes formações vegetais como mangue, restinga, floresta de restinga e floresta ombrófila densa.

O clima da região pode ser classificado como tropical chuvoso (tipo Af *sensu* Köeppen 1948). São observadas temperaturas elevadas aliadas a altos índices pluviométricos (Silveira 1964). Não há grande variação sazonal, principalmente quanto aos valores de temperaturas médias e também não se observa forte restrição hídrica em período específico (Morellato et al. 2000).

### *A guilda de espécies esfingófilas*

A amostragem seguiu critério de morfologia floral baseado em Vogel (1954) e Faegri & Pijl (1971) para determinação de espécies vegetais potencialmente esfingófilas. Duas áreas de restinga (Praia da Fazenda e Praia do Prumirim), uma área estuarina com presença de mangue (Praia do Puruba, Rio Quiririm) e uma área de floresta ombrófila densa de terras baixas (Casa da Farinha) foram percorridas mensalmente no período de agosto de 2005 a julho de 2007.

### *Fenologia reprodutiva*

As espécies foram acompanhadas mensalmente e seus indivíduos classificados quanto à intensidade de floração em duas categorias: pico de floração (quando a maioria dos indivíduos das populações apresentava floração) e floração eventual (quando somente parte dos indivíduos das populações apresentava flores e em menor intensidade). Os dados obtidos foram categorizados segundo Newstrom et al. (1994). Para contrastar a estrutura fenológica observada na comunidade com um padrão aleatório (sem a possível atuação de mecanismos biológicos em sua estruturação), a matriz de dados fenológico obtida foi comparada com um modelo nulo gerado a partir de 1.000 iterações (matrizes nulas ou pseudo-comunidades) geradas randomicamente com uso do programa EcoSim 700 (Gotelli & Entsminger 2006). As duas métricas utilizadas foram: i) a época de floração, entendido como um segmento de comprimento determinado pelos meses de floração e ii) o pico de floração, que corresponde ao mês de maior intensidade deste evento. Quando não observado época de maior intensidade na floração (pico), foi adotado o ponto central do episódio de floração para esta métrica. Foi avaliada a sobreposição do período reprodutivo das espécies par a par, gerando um índice de sobreposição de eventos fenológicos observados (“*niche overlap*”) e criado um histograma de frequência para o conjunto de índices de sobreposição gerados pelas iterações aleatórias (Gotelli & Graves 1996). A probabilidade de eventos reprodutivos foi equitativamente distribuída para todos os meses do ano, pois a área de estudo não apresenta um padrão sazonal em termos climáticos, o que não justifica diferentes probabilidades de ocorrência de floração em alguma época do ano (Ratchke 1983, Gotelli & Graves 1996). O índice gerado para a matriz real foi então comparado com os índices gerados em 1.000 iterações aleatórias e avaliados quanto a sua significância estatística ( $p < 0,05$ ).

### *Biologia floral, morfometria e grupos funcionais*

As espécies em fase de floração foram observadas quanto aos esfingídeos associados (através de observação direta e análise polínica), à longevidade floral e horário de abertura das flores e à produção de odores. O néctar foi avaliado quanto ao seu volume e concentração com utilização de microseringa e refratômetro manual. Além disso, amostras de néctar foram coletadas em papel filtro Whitman nº 1 e submetidos à cromatografia gasosa para avaliação de sua composição química para algumas espécies da guilda estudada. A morfometria floral (comprimento de tubo floral e diâmetro de tubo da corola) foi avaliada com auxílio de paquímetro digital.

Comprimento de corola, diâmetro de corola e forma floral (n = 10 flores) foram utilizadas na análise multivariada de agrupamento para a verificação da possível existência de grupos funcionais (FITOPAC, Shepherd 2007). Os dados foram estandardizados por se tratarem de dados quantitativos e categóricos e foram utilizadas média de grupo (UPGMA) como métrica de agrupamento e Coeficiente de Gower como medida de similaridade (G. Shepherd, com. pess.).

### *A comunidade de Sphingidae*

Os esfingídeos foram coletados mensalmente em noites de novilúnio com utilização de armadilha luminosa de agosto de 2005 a julho de 2006. Foram tomadas medidas de comprimento de probóscide, asa anterior e posterior com paquímetro digital e a biomassa (peso seco) foi avaliada com balança analítica de precisão. Estas variáveis foram analisadas quanto a sua normalidade (Teste de Shapiro-Wilk) e quanto as possíveis associações entre elas (Teste de Correlações de Spearman). Com os valores de comprimento de probóscide e biomassa foi realizada análise multivariada de agrupamento com auxílio do software FITOPAC (Shepherd

2007), utilizando-se média de grupo (UPGMA) e distância euclidiana simples. As espécies de esfingídeos coletadas foram identificadas (D'Abrera 1986, Kitching & Cadiou 2000, Moré et al. 2005) e depositadas no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas. Análises estatísticas foram realizadas com uso do software STATISTICA 5.0.

A análise de co-ocorrência temporal foi realizada através de matriz binária, sendo que as espécies foram plotadas nas linhas e os meses referentes ao ano de amostra nas colunas, onde “0” referiu-se a não ocorrência da espécie em determinado mês e “1” sua presença na amostra. O índice de co-ocorrência “checkerboard score” (C-score) (para maiores detalhes q.v. Gotelli 2000) e os modelos nulos desta matriz de dados foram gerados com o auxílio do software EcoSim 700 (Gotelli & Entsminger 2006).

## **Resultados**

### *1) A guilda de espécies esfingófilas*

Foram registradas 30 espécies vegetais (28 nativas e 2 exóticas) distribuídas em 13 famílias que apresentam características de esfingofilia (Tab. I). As duas espécies exóticas (*Hedychium coronarium* e *Carica papaya*) constituem importante fonte de recurso aos esfingídeos ao longo de todo ano o que justifica sua inclusão no estudo. Nota-se amplo predomínio da família Rubiaceae (12 espécies) seguida por Fabaceae-Mimosoidae (03 espécies).

Hábito arbóreo foi encontrado na maioria das espécies (12 spp.), seguida de espécies arbustivas (08 spp), herbáceas (04 spp.), lianas (02 spp.) e apenas uma espécie epífita. A maior parte da flora esfingófila foi considerada rara em sua distribuição espacial com poucos indivíduos

encontrados e não foi observado predomínio de ocorrência entre os ambientes amostrados (Floresta Ombrófila Densa e Restinga) (Tab.I).

### 1.1) *Biologia floral*

A morfologia floral variou de espécies com corolas hipocrateriformes, infundibuliformes, tubulares, corolas campanuladas (tubo expandido), flores peniciladas com os estames em grande número dispostos como “pincel” (“*brush-flower*”) ou ainda com as pétalas livres sem constituir tubo verdadeiro (“*dish-flower*”). A grande maioria das espécies apresentou forma floral do primeiro tipo (70 %,  $\chi^2 = 55,2$ ,  $p < 0,01$ ) e sistema sexual bissexuado foi também predominante (80 %).

Antese noturna (43 %) ou no fim do dia (crepúsculo) (17 %) foi observada na maioria das espécies da guilda estudada. Porém, embora com suas flores abrindo apenas à noite, *Posoqueria acutifolia* não apresentou um padrão quanto ao horário de abertura. Algumas flores foram observadas abrindo no início da noite (17:00h -18:00 h) enquanto que outras foram observadas em antese mais tardia, abrindo às 21:00 h. O restante das espécies da guilda, ou apresentavam abertura de suas flores a partir da metade do dia (*Inga* sp. e *Abarema lusoria*), ou ainda um sistema misto, com flores abrindo parte de dia e parte a noite, como ocorre em *Inga subnuda* subsp. *lushnatiana*. As flores de *Cereus fernambuscensis* abriam entre 20h00 e 22h00 e permaneciam abertas até o início da manhã (05h00) decorrendo sua senescência a partir desse horário.

A emissão de odores fortes e adocicados foi característica marcante na guilda estudada (Tab.1), embora foram observadas espécies nas quais a emissão de odores não foi perceptível.

A maior parte das espécies apresentou alguma quantidade de néctar no início da noite (“*nectar standing-crop*”), porém, a oferta de recurso aos polinizadores apresentou alta variação inter-específica. Algumas disponibilizavam altos volumes de néctar no início da noite como, *Crinum americanum* ( $109 \pm 71 \mu\text{l}$ ) e *Solandra grandiflora* ( $\approx 300 \mu\text{l}$ ) enquanto algumas outras apresentavam quantidades muito pequenas ou nenhum néctar disponível. Este último padrão foi observado em *Lantana undulata*, *Abarema lusoria*, *Citharexylum myrianthum* e *Tabernaemontana* spp. Ainda quanto a este atributo, foi observada grande variação em concentração de açúcares (Tab.1), com valores entre 3 a 40 % de equivalentes de sacarose. Além disso, a variação intra-específica para este atributo floral foi bastante freqüente para as espécies avaliadas (Tab.1).

No néctar secretado de 10 espécies avaliadas foram observados os três tipos de açúcares (glucose, frutose e sacarose) em sua composição, porém, ocorreu amplo predomínio de sacarose em todas estas espécies amostradas. *Tocoyena bullata* (Rubiaceae), *Solandra grandiflora* (Solanaceae) e *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) apresentaram mais de 98% da composição de seu néctar constituído por sacarose e somente *Hippobroma longiflora* (Campanulaceae) apresentou maiores porcentagens de outro açúcar (frutose) (Fig.1).

A freqüência de visitantes florais apresentou praticamente o mesmo padrão para todas as espécies observadas, com poucas visitas por noite de observação com algumas exceções. Este foi o caso de *Hillia parasitica* que embora com tubo da corola bastante longo ( $> 70 \text{ mm}$ ) apresentou elevada freqüência de visitas noturnas. As espécies de mariposas *Agrius cingulata*, *Manduca* aff. *diffisa* e *Cocytius* sp. foram observadas como polinizadores efetivos desta espécie. Outra exceção foi *Inga subnuda* subsp. *lushnatiana* que mostra um sistema de polinização bastante generalista com extremos valores para freqüência de visitas durante toda a noite por várias espécies de

esfingídeos (*Pachilioides resumens*, *Xylophanes chiron*, *Erynnis* sp., *Pseudosphinx tetrio*, *Cocytius* sp. e *Manduca* sp.) e uma espécie de morcego (*Glossophaga soricina*), além de visitantes diurnos como beija-flores e insetos lepidópteros e hymenópteros (*Eulaemma* sp., *Bombus* sp., *Apis mellifera* e uma espécie de vespa não identificada) (q.v. capítulo 4).

### 1.2) Grupos funcionais dentro da guilda de espécies esfingófilas

Foram incluídas nesta avaliação somente espécies que apresentavam corola com tubo verdadeiramente constituído, podendo pertencer a qualquer outro tipo floral (ex. *Inga* spp., *Abarema lusoria* e *Pseudobombax grandiflorum*). Foi observada grande amplitude no comprimento do tubo da corola das espécies avaliadas (de 4,61 mm a 252,59 mm). Com essas medidas somadas às variáveis, forma floral e diâmetro de tubo da corola, foram distinguidos três grupos na análise de agrupamento (UPGMA e Coeficiente de Gower, Coeficiente de Correlação Cofenética = 0,9) (Fig.2):

1) *Flores de tubo estreito e muito longo* (FEML): O primeiro grupo foi constituído por espécies de flores hipocrateriformes com comprimento floral acima de 72 mm. Este grupo parece ser o mais especializado quanto à polinização por esfingídeos e nele foram agrupadas espécies como *Solandra grandiflora* (Solanaceae), *Posoqueria acuminata* e *P. latifolia* (Rubiaceae), *Tocoyena bullata* (Rubiaceae), *Hillia parasitica* (Rubiaceae), *Hippobroma longiflora* (Campanulaceae), *Crinum americanum* (Amaryllidaceae) e *Hedichium coronarium* (Zingiberaceae). *Solandra grandiflora* foi enquadrada neste grupo embora tenha corola infundibuliforme, porém com tubo extremamente longo.

2) *Flores de tubo estreito e curto* (FEC): este segundo conjunto agrupou espécies que apresentavam flores com corolas hipocrateriformes e uma espécie com corola tubular sem

expansões dos lacínios (*Cestrum* sp.) com comprimentos de tubo da corola entre 9 e 25 mm (curtas) como *Guettarda* sp. e *Randia armata* (Rubiaceae).

3) *Flores campanuladas e/ou peniciladas* (FCP): Neste conjunto foram agrupadas espécies com morfologia do tipo penicilada (“*brush-flower*”) e/ou campanuladas com maiores diâmetros de corola e com menores comprimentos o que propicia maior facilidade no acesso ao néctar por vários grupos de polinizadores. *Inga* spp., *Abarema lusoria* (Fabaceae, Mimosoidae), *Coutarea hexandra* (Rubiaceae) são exemplos deste terceiro grupo (Fig. 2). *Pseudobombax grandiflora* (Malvaceae, Bombacoidea) embora não apareça neste grupo no dendograma, poderia ser considerada como pertencente a este grupo funcional, pois apresenta atributos morfológicos compatíveis. O fato de possuir tubo da corola bastante longo em relação às outras espécies deste grupo talvez tenha colaborado para sua separação no dendograma (Fig. 2).

### 1.3) Fenologia de floração

Cerca de metade das espécies amostradas (47%) apresentou padrão de floração anual (*sensu* Newstrom et al. 1994). Neste conjunto de espécies com floração anual foi observado um gradiente em relação à duração desta fenofase. Espécies com curtos episódios de floração com um mês ou menos de duração (*Tabernaemontana* sp.1, *Capparis* sp., *Guettarda viburnoides*, *Faramea* sp., *Coussarea* sp., *Cestrum* sp. e *Citharexylum mirianthum*) a espécies com longo período de duração deste evento (*Crinum americanum*, *Tabernaemontana* sp.2, *Hippobroma longiflora*, *Tocoyena bullata* e *Solandra grandiflora*) foram observadas. Comportamento sub-anual (com mais de um episódio reprodutivo por ano) foi constatado em 33% das espécies, também apresentando variações na duração do episódio. Nesta categoria, o padrão bi-anual (com dois eventos reprodutivos por ano) foi observado para as espécies de Fabaceae-Mimosoidae

*Abarema lusoria*, *Inga subnuda lushnatiana* e *Inga* sp. Floração contínua (mais de sete meses) foi observada em *Carica papaya*, *Lantana undulata*, e *Hedychium coronarium*, espécies subespontâneas em ambientes de Floresta Atlântica (Fig. 3).

As espécies apresentaram, em sua maior parte, baixa emissão de flores por indivíduo, principalmente as pertencentes ao primeiro grupo funcional, supostamente, mais especializadas à polinização por esfingídeos (com exceção de *H. parasitica*). O contrário foi observado em espécies com flores peniciladas (“*brush flowers-type*”) como *Inga* spp. e *Abarema lusoria* que emitiram grande número de flores nos períodos reprodutivos observados.

A maioria das espécies dos três grupos funcionais floresceu predominantemente no período de outubro a fevereiro (Fig. 3) e este padrão agregado da guilda como um todo apresenta maiores valores para os índices de sobreposição desta variável tanto para o período de pico de floração quanto para todo o período de floração da guilda, o que poderia ser indício da atuação de mecanismos biológicos na estruturação da fenologia de floração destas espécies (Pico de floração, Índice de sobreposição observado = 0,25, Média dos índices simulados = 0,059,  $p < 0,001$  e Período de floração, Índice de sobreposição observado = 0,226, Média dos índices simulados = 0,098,  $p < 0,001$ ). A análise de comparação do padrão fenológico observado com um padrão gerado aleatoriamente foi feita distintamente para os três grupos funcionais observados na análise de agrupamento, pois como as espécies de cada grupo apresentam padrões morfométricos similares seria mais evidente a atuação de interações competitivas na estruturação fenológica dentro dos grupos funcionais. Para as espécies do primeiro grupo (corolas hipocrateriformes mais longas) os picos de floração apresentaram um padrão significativamente agregado (Índice observado = 0,23, Média dos índices simulados = 0,08,  $p_{\text{obs} > \text{esp}} = 0.003$ ) o que não ocorreu para o comprimento do período de floração (Índice observado = 0,62, Média dos índices simulados =

0,566,  $p_{\text{obs} > \text{esp}} = 0.32$ ) (Tab. 2). Para o segundo grupo (espécies com flores hipocrateriformes com tubo mais curto) foi observado o padrão agregado para todo o período de floração (Índice observado = 2,4, Média dos índices simulados = 0,568,  $p_{\text{obs} > \text{esp}} = 0.001$ ) o que não ocorreu para os períodos de pico deste evento reprodutivo (Índice observado = 0,192, Média dos índices simulados = 0,249,  $p_{\text{obs} > \text{esp}} = 0,366$ ) (Tab. 2). O terceiro grupo constituído por espécies de flores do tipo “*brush-flower*” e de tubos de corolas menores e campanuladas apresentou padrão diferente do aleatório para o período de floração (Índice observado = 2,567, Média dos índices simulados = 0,59,  $p_{\text{obs} > \text{esp}} < 0,0001$ ) e uma estrutura aleatória para os picos de floração (Índice observado = 2,467, Média dos índices simulados = 1,198,  $p_{\text{obs} > \text{esp}} = 0,06$  para o pico) (Tab. 2).

## 2) A comunidade de Sphingidae

Foram amostradas 50 espécies de esfingídeos em um ano de coletas mensais. *Agrius cingulata* (Fabricius, 1775) foi contabilizada apenas por observação em visita às flores de *Hillia parasitica* (Rubiaceae). As três subfamílias estão representadas, porém, Macroglossinae é a mais abundante (30 spp.), seguida de Sphinginae (15 spp.) e Smerinthinae (05 spp.). Dentre as tribos, Dilophonotini (Macroglossinae) é a mais numerosa em espécies na região de estudo. Os gêneros *Xylophanes* e *Manduca* são os mais representativos em número de espécies (10 spp. e 08 spp. respectivamente) (Tab. 3). As espécies apresentaram uma grande variabilidade na abundância das populações amostradas. As espécies com maior abundância foram em ordem decrescente: *Xylophanes chiron* (17 indivíduos), *Adhemarius gannascus* (15 indivíduos) e *Manduca florestan* (12 indivíduos), enquanto que 30,6 % da comunidade foi representada por apenas um indivíduo da espécie.

### 2.1) Fenologia de Sphingidae

A distribuição temporal da comunidade apresentou comportamento similar à da flora esfingófila. Houve decréscimo na riqueza e abundância nos meses de menor número de espécies esfingófilas em floração e menores valores de temperatura e pluviosidade médias (maio a julho) (Fig. 4). Somente no mês de maio não ocorreram esfingídeos na amostra. A partir de setembro (mês de maior riqueza) observou-se uma flutuação no número de espécies em direção aos meses subsequentes. A grande abundância das espécies citadas acima foi associada também a maior distribuição temporal das mesmas, sendo que *Xylophanes chiron* esteve presente em oito dos 12 meses amostrados e *A. gannascus*, *M. florestan*, *Pachilioides resumens* em sete meses. Contrariamente a este comportamento, grande número de espécies foi bastante restrito em sua época de incidência. A análise de co-ocorrência das espécies da comunidade apresentou um índice de sobreposição temporal observado de 2,69 enquanto a média do índice de sobreposição temporal simulado foi 4,27, sendo que esta diferença foi altamente significativa ( $p < 0,001$ ), o que aponta que existe muito menos co-ocorrência temporal entre as espécies de esfingídeos do que o esperado ao acaso.

### 2.2) Morfometria dos esfingídeos e grupos funcionais

Foi observado o predomínio de espécies com menores valores médios para peso corporal e comprimento de probóscide, indicando forte desvio de normalidade e alta assimetria na distribuição destes parâmetros na comunidade (Teste de Shapiro-Wilk,  $W_{\text{prob}} = 0,75911$ ,  $p < 0,001$ , Assimetria  $_{\text{prob}} = 1,934$ ,  $SE = 0,346$ ;  $W_{\text{biom}} = 0,89579$ ,  $p < 0,005$ , Assimetria  $_{\text{biom}} = 0,944$ ,  $SE = 0,346$ ) (Fig.5). Notou-se tendência de distribuição bi-modal na distribuição dos comprimentos de probóscide na comunidade, pois há uma ligeira elevação em direção à classe de maior valor para este atributo após decréscimo das frequências de espécies nas classes

intermediárias (Fig. 5). Comportamento similar pode ser notado para a frequência de espécies vegetais esfingófilas com relação aos valores de comprimento de tubo de corola (Fig. 5).

As variáveis morfológicas avaliadas apontaram forte associação entre si (Correlação de Spearman, probóscide e biomassa  $r = 0,704$ ,  $p < 0,0001$ ; probóscide e asa anterior,  $r = 0,714$ ,  $p < 0,0001$ , probóscide e asa posterior,  $r = 0,723$ ,  $p < 0,0001$ , biomassa e asa anterior,  $r = 0,836$ ,  $p < 0,0001$ ; biomassa e asa posterior,  $r = 0,821$ ,  $p < 0,0001$  (Fig. 6).

A análise de agrupamento levou em consideração características morfológicas da fauna de Sphingidae que são relevantes no uso do recurso floral, pois estão relacionadas com, capacidade de vôo (comprimento de asas), necessidade energética (peso) e alcance do néctar nas flores (comprimento de probóscide) e são determinantes no seu papel como polinizadores. Tais variáveis proporcionaram o estabelecimento de distintos grupos na comunidade (Fig. 7):

Grupo1) Esfingídeos com probóscides muito longas: Nitidamente o grupo com maiores amplitudes para todas as variáveis mensuradas. Nele foram agrupadas espécies como *Amphimoea walkery* e *Neococytius cluentius*.

Grupo2) Esfingídeos com probóscides longas: espécies predominantemente do gênero *Manduca*.

Grupo 3) Esfingídeos com médias e curtas probóscides: neste grupo está a ampla maioria das espécies .

## Discussão

### *A flora esfingófila*

As espécies esfingófilas encontradas na área de Floresta Atlântica estudada mostraram alta similaridade com os táxons (famílias e gêneros) encontrados por Haber & Frankie (1989) em Floresta Tropical Seca da Costa Rica, além disso, os valores de riqueza em ambos estudos são bastante próximos (30 spp. no presente estudo e 33 spp. na Costa Rica). As duas comunidades compartilham o predomínio de espécies de Rubiaceae e Fabaceae. Somente Euphorbiaceae não foi encontrada no presente estudo em comparação à flora esfingófila da Costa Rica, porém com indícios de interação encontrados pela presença de pólen desta família nos esfingídeos capturados em armadilha (q.v. cap.2). Tal similaridade entre as comunidades estudadas poderia ser resultado de diversos fatores, tais como, fortes restrições filogenéticas nos táxons ou ainda a uma similaridade nas histórias evolutivas relativas a formação destas duas comunidades vegetais. Porém, cabe ressaltar que a ampla ocorrência de Rubiaceae em Floresta Atlântica deve contribuir para seu predomínio na guilda estudada.

### *Grupos funcionais e biologia floral*

O conjunto das espécies avaliadas no presente estudo apresentou todos os tipos florais postulados para a síndrome, segundo Vogel (1954) e Faegri & Pijl (1971). Embora esfingídeos visitem flores com tais características, existe um pequeno sub-grupo de espécies dentro da guilda que poderia ser mais representativo para o conceito de esfingofilia. Flores com corolas hipocrateriformes compõem a maior parte do grupo estudado ( $\chi^2 = 55,2$ ,  $p < 0,001$ ) e o grupo 1 (Fig. 3) com espécies que possuem flores hipocrateriformes, brancas e corolas bastante longas

pode ser considerado como o mais especializado, pois restringem o acesso ao néctar a outros visitantes florais. Tal observação também foi feita por Haber & Frankie (1989), o que colabora para o fato de que há um grande número de espécies vegetais que embora apresentem alguns atributos de esfingofilia podem apresentar diversos outros tipos de agentes polinizadores, o que as enquadraria em um sistema de polinização mais generalista do que o conceito de síndrome pressupõe (Waser et al. 1996). Visitas de outros grupos animais foram observadas em um grande número de espécies esfingófilas deste estudo. Beija-flores foram observados em visitas as flores de *Sabicea villosa*, *Coutarea hexandra*, *Abarema lusoria*, *Inga* spp. e *Citharexylum miryanthum* (Rocca & Sazima 2005) além de várias espécies de abelhas em flores das espécies de Fabaceae-Mimosoideae, e morcegos em *Inga* spp., *Genipa infundibuliforme* e *Pseudobombax grandiflorum*. Alguns estudos quantificaram o papel de esfingídeos e outros distintos polinizadores e apontam para o fato de que os esfingídeos realmente possam ser mais eficientes na polinização, porém outros polinizadores contribuiriam para o sucesso reprodutivo destas espécies caracteristicamente esfingófilas (Wolff et al. 2004, Avila Jr. 2005).

Porém, embora ocorra neste estudo grande número de espécies que não são exclusivamente esfingófilas, algumas outras características apresentam forte convergência para a esfingofilia. Antese crepuscular/noturna e odor adocicado são características predominantes na guilda estudada e a composição química do néctar de uma amostra espécies avaliadas mostra um padrão de convergência ainda maior. Predomínio de sacarose foi observado nas 8 espécies avaliadas, tanto de espécies bastante especializadas como *Crinum americanum* e *Tocoyena bullata* (grupo 1) quanto nas mais generalistas como *Inga subnuda* subsp. *lushnatiana* (grupo 3) corroborando os dados de Baker & Baker (1983) que prediziam tal característica do néctar de espécies esfingófilas e da comprovada preferência por este tipo de açúcar pelos esfingídeos

(Kelber 2003). Tal fato pode ser indicativo de que algumas características poderiam ser moduladas mais facilmente pela pressão seletiva exercida pelos polinizadores mais eficientes (Stebbins 1970) e que a composição química do néctar, horário de abertura floral e características dos odores emitidos são atributos bastante evidentes da associação entre flores e esfingídeos ao longo da história evolutiva desta interação.

### *Fenologia de floração*

O período de floração de espécies vegetais é um dos importantes mecanismos envolvidos na otimização do seu processo reprodutivo. Muitas hipóteses têm sido postuladas sobre as forças estruturadoras dos distintos padrões observados em diferentes guildas estudadas (Stiles 1977, Waser 1978, Brown & Kodric-Brown 1979, Schemske 1981). Sem dúvida, alguns destes trabalhos têm apontado que um importante fator estaria vinculado às interações competitivas entre espécies simpátricas que compartilham polinizadores. A ação da competição atual ou mesmo passada poderia estruturar a fenologia de modo a promover uma menor sobreposição dos períodos reprodutivos das espécies (padrão segregado). Porém, o que foi observado nos dados do presente estudo, é a existência de um padrão agregado da floração, ou seja, a maior parte das espécies estaria selecionando períodos sobrepostos nesta fase reprodutiva. Este padrão foi observado para todo o conjunto das espécies da guilda e nos três distintos grupos funcionais (ou para todo o período ou para os picos de floração, ver resultados). Esta característica convergente foi também observada em alguns outros grupos de espécies sob as mesmas condições de partilha de polinizadores e simpatria (Rathcke 1983, Moller 1994, Gross et al. 2000, Muchalla & Potts 2007). Tal estrutura fenológica poderia estar associada a um mecanismo de facilitação no sentido de aumentar o display sexual de todo o conjunto de espécies da guilda. Isso pode ser melhor

compreendido quando observa-se que a maioria das espécies apresenta um comportamento de produzir poucas flores e por maiores períodos de tempo, salvo algumas exceções (Fabaceae-Mimosoidae). Além disso, a maior parte das espécies do estudo apresenta uma distribuição espacial com baixa densidade de indivíduos (muito raras) o que também colaboraria para o padrão de convergência morfológica e fenológica aliada a uma baixa emissão de flores por períodos maiores (Brown & Kodric-Brown 1979). Pela alta demanda energética que requerem os esfingídeos (Miller 1997) torna-se necessário um comportamento de forrageamento de visita a várias espécies, favorecendo a polinização dentro da guilda (Feldman et al. 2004). Na observação mais detalhada do primeiro grupo (flores mais longas e mais especializadas), os mecanismos florais destas espécies podem atuar no sentido de minimizar os efeitos de sobreposição de floração. Embora sem medições sistemáticas, as espécies apresentam distintos posicionamentos de suas partes reprodutivas nas flores o que poderia estar diminuindo possíveis efeitos negativos de cargas de pólen inter-específicas transportadas pelos esfingídeos, o que foi chamado de “hipótese da arquitetura sexual” (Murcia & Feisinger 1996, Ghazoul 2006, Muchalla & Potts 2007).

O padrão fenológico encontrado apresenta indícios significativos de ser resultado de mecanismos biológicos e não de eventos aleatórios na sua estruturação (Tab. 2). Neste sentido, a disponibilidade de polinizadores poderia ser considerada como um destes possíveis mecanismos estruturadores. Tal disponibilidade pode apresentar flutuações temporais e/ou espaciais e o que foi observado no presente estudo aponta justamente para um padrão sazonal da ocorrência das espécies de esfingídeos (Fig. 5), o que parece ser um comportamento bastante comum em diversas comunidades de esfingídeos estudados até o momento (Laroca & Mielke 1975, Haber & Frankie 1989, Darrault & Schilindwein 2002, Duarte & Schilindwein 2003, Amorin et al. 2008).

Sendo assim, a tendência de sobreposição dos períodos de floração da guilda esfingófila de Picinguaba parece estar respondendo ao período de maior incidência de polinizadores e que tal padrão fenológico poderia não acarretar prejuízos reprodutivos mediante os mecanismos reprodutivos das espécies envolvidas, sendo este um importante aspecto a ser avaliados em estudos futuros.

*A comunidade de Sphingidae: composição, distribuição temporal e morfologia*

A riqueza observada em apenas um ano de coleta foi alta quando comparada a outros levantamentos já realizados no Brasil (Laroca & Mielke 1975, Motta & Andreazze 1999, Marinoni et al. 1999, Darrault & Schindwein 2002, Duarte & Schindwein 2005a, 2005b, Avila Jr. 2005, Amorin et al. 2008). Tal fato condiz com o estudo de Schreiber (1978), que aponta a região de Floresta Atlântica da Serra do Mar no sudeste do Brasil como um importante centro de diversidade deste grupo taxonômico e corrobora a presença de grandes áreas de florestas úmidas como bom preditor de diversidade deste táxon em comunidades avaliadas na Malásia (Beck 2006).

A sazonalidade observada na distribuição temporal da comunidade em Ubatuba/Picinguaba também foi encontrada em outros estudos que avaliaram a fenologia deste grupo de Lepidoptera (Haber & Frankie 1989, Duarte & Schindwein 2005, Avila Jr. 2005, Amorin et al. 2008). Pela primeira vez, a forte sazonalidade da fauna de esfingídeos mostrou-se não associada a eventos sazonais climáticos, visto que não são observadas flutuações climáticas significativas na região. Tal fato contrasta com as características sazonais nas outras localidades estudadas até então e contradiz os resultados encontrados por Beck et al. (2006) para esfingofaunas asiáticas, nas quais foi observada forte associação entre riqueza de esfingídeos e sazonalidade climática. Porém, a comunidade vegetal (fonte de recursos alimentares) apresenta

forte prevalência de ocorrência da época floração ao longo do ano e este comportamento poderia estar bastante associado a maiores valores de abundância e riqueza em determinadas épocas.

A distribuição dos comprimentos de probóscide na comunidade estudada apresentou similaridade no padrão assimétrico encontrado na comunidade da Costa Rica (Agosta & Janzen 2005) e com uma comunidade avaliada em Floresta Atlântica Montana do sudeste do Brasil (Avila Jr. 2005) com a grande maioria das espécies apresentando comprimentos menores das probóscides diminuindo a frequência de espécies em direção as maiores classes de valores para este atributo. O comprimento da probóscides deste grupo de lepidópteros parece ser uma característica fortemente selecionada por fatores ambientais e não tão restrita filogeneticamente (Kitching 2002), o que a torna suscetível a interações tais como competição inter-específica por recurso floral. Além disso, a presença de três distintos grupos funcionais de esfingídeos mediados pelos comprimentos de probóscide reflete o padrão encontrado para a guilda de espécies vegetais esfingófilas neste estudo e corrobora o encontrado para outra comunidade na Argentina (Moré et al. 2007). Espécies com maiores comprimentos de probóscide podem ser consideradas como forte competidoras, pois tal característica lhes atribui uma maior possibilidade de acesso ao néctar em flores de distintos comprimentos de tubo floral (Haber & Frankie 1989, Wasserthal 1997). Sendo assim, poderia estar ocorrendo ao longo da história evolutiva do modelamento deste atributo, um distanciamento por parte das outras espécies da comunidade para valores de comprimento de probóscides menores evitando interações competitivas inter-específicas com espécies de maior potencial competitivo (Palmer 2003) atuando de maneira a formar distintos grupos dentro da comunidade. Em outra direção, o baixo valor do índice de co-ocorrência encontrado para a distribuição temporal dos esfingídeos poderia ser um indicativo da ocorrência de uma estratégia

de minimizar tais efeitos, que poderiam ter sido mais fortes em situações passadas na guilda estudada.

Sendo assim, alguns importantes padrões podem ser descritos com este estudo para esta guilda do sudeste do Brasil: Existe um conjunto grande de plantas com atributos morfológicos de esfngofilia, porém existe um sub-conjunto bastante menor de espécies especializadas, sendo que a grande maioria das espécies preditas como esfingófilas podem ser compartilhadas com outros tipos polinizadores diurnos. A distribuição de classes de tamanho de atributos importantes nesta interação (comprimento de tubo de corola e probóscide) parece ter um padrão convergente, o que corrobora outros estudos para esta guilda. Tal fato pode ser um indicador de ajustamento seletivo destes atributos. A fenologia dos dois grupos também parece estar sujeita a um ajuste evolutivo moldado pela interação, sendo que o padrão agregado de floração das espécies vegetais está bastante associado ao maior período de riqueza e abundância das espécies de esfingídeos.

Tais padrões observados apontam que os processos coevolutivos podem estar ocorrendo nesta guilda, porém, a força seletiva recíproca estaria vinculada a guilda como um todo (coevolução difusa) preferencialmente às relações especializadas e particulares entre pares de espécies.

Agradecimentos: para G.S. Girardi, M.T.Pinheiro e M.B.F. Canela pelo auxílio em trabalhos de campo, FAPESP (bolsa para R. S. Avila Jr., proc. n° 04/14354-0 e Auxílio à Pesquisa para M. Sazima, proc. n° 05/01354-4) e CNPq. Este trabalho também foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente

Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade ([www.biota.org.br](http://www.biota.org.br)). Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005.

### Referências bibliográficas

- Agosta, S. J. & Janzen, D.H. 2005. Body size distributions of large Costa Rican dry Forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. **Oikos** 108: 183-193.
- Amorin, F.W., Avila Jr., R.S., Camargo, A., Oliveira, P.E. 2008. A hawkmoth crossroad: Species richness, seasonality and affinities in a Sphingidae community in a Cerrado of Brazil. **Journal of Biogeography**.
- Araújo, A. 1996. **Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Avila Jr., R.S. 2005. Biologia da polinização de *Randia itatiaiae*: espécies dióica polinizada por lepidópteros diurnos e noturnos no Parque Nacional do Itatiaia, RJ. **Dissertação de Mestrado**, Escola Nacional de Botânica Tropical/ Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ.
- Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. **Quarterly Review and Biology** 36: 64-73.

- \_\_\_\_\_ & Baker, I. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. *In*: Nitecki, M.H. (ed.). **Biochemical aspects of evolutionary biology**. University of Chicago Press, Chicago.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *In*: Jones, C.E. & R.J. Little (eds.). **Handbook of experimental pollination biology**, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in the Tropical Rain Forest. **Annual Review of Ecology and Systematics** 21, 399-422.
- Beck, J., Kitching, I, Linsemair, K.E. 2006. Determinants of regional species richness: an empirical analysis of the number of hawkmoths (Lepidoptera, Sphingidae) species on the Malesian archipelago. **Journal of Biogeography** 33:694-703.
- Borrel, B.J. 2005. Long tongues and loose niches: evolution of Euglossine bees and their nectar flowers. **Biotropica** 37 (4): 664-669.
- Bronstein, J.L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* 69:31-55.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. **Ecology** 60 (5): 1022-1035.
- D'Abrera, B. 1986. **Sphingidae mundi- Hawkmoths of the world**. Classey, 226 p., Faringdon.
- Darrault, R. & C., Schlindwein 2001. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) no tabuleiro paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. **Revista Brasileira de Zoologia** 19 (2): 429-443.
- Darwin, C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects**. Murray, London.

- Duarte, J.A.D. & Schilindwein, C. 2003. The highly seasonal hawkmoth fauna (Lepidoptera: Sphingidae) of the caatinga of the northeast Brazil: a case study in the state of Rio Grande do Norte. **Journal of the Lepidopterists Society** 59 (4): 212-218.
- Faegri, K. & L. van der Pijl 1971. **The Principles of pollination ecology**. Pergamon Press, New York.
- Feldman, T.S., Morris, W.F., Wilson, W.G. 2004. When can two plants species facilitate each other's pollination? **Oikos** 105: 197-207.
- Fischer, E.A. 2000. **Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllostominae em floresta de terra firme na Amazônia Central**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Fleming, T.H. & Partridge, B.L. 1984. On the analysis of phonological overlap. **Oecologia** 62: 344-350.
- Ghazoul, J. 2006. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. **Biological Review** 80: 413-443.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology** 81(9): 2606-2621.
- \_\_\_\_\_ & Graves, G.R. 1996. **Nulls models in ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- \_\_\_\_\_ & Entsminger 2006. EcoSim 700.
- Grant, V. & Grant, K.A. 1968. **Hummingbirds and their flowers**. Columbia University Press. New York. USA.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 1983. Behavior of hawkmoths on flowers of *Datura meteloides*. **Botanica Gazete** 144 (2): 280-284.

- Gross, C., Mackay, L., Whalen, M.A. 2000. Aggregated flowering phenologies among three sympatric legumes. **Plant Ecology** 148:13-21.
- Haber, W.A. & G. Frankie 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican Dry forest Sphingidae. **Biotropica** 21(2):155-172.
- Inouye, D.W. 1980. The effects of proboscis and corolla tube lengths on pattern and rates of flower visitation by bumblebees. **Oecologia** 45: 197-201.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? **Evolution** 34: 611-612.
- Jermey, T. 1999. Deep flower for long tongues: a final word. **Tree** 14 (1): 34.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. **The American Naturalist** 129 (5): 656-676.
- Kelber, A. 2003. Sugar preferences and feeding strategies in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. **Journal of Comparative Physiology A** (189): 661-666.
- Koeppen, W. 1948. **Climatologia**. México: Fondo de Cultura Econômica. 213 p.
- Laroça, S. & Mielke, O.H. 1975. Ensaio sobre a ecologia de comunidade em Sphingidae na Serra do Mar, Paraná, Brasil (Lepidoptera). **Revista Brasileira de biologia** 34: 1-19.
- Loccatelli, E. & I.C.S. Machado 1999. Floral biology of *Cereus fernambuscensis*: a sphingophilous cactus of Restinga. **Bradleya** 17: 86-94.
- Miller, W.E. 1997. Diversity and evolution of tongue length in hawkmoths (Sphingidae). **Journal of the Lepidopterists Society** 51 (1): 9-31.
- Moller, D.A. 1994. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. **Ecology** 85 (12): 3289-3301.
- Moré, M., Sersic, A., Coccuci, A. 2005. **Esfingidos del Argentina**. LOLA, Córdoba.

- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii* a legume species with brush-type flowers. **Biological Journal of Linnean Society** 88: 579-592.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 2007. Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in three long-tongued hawkmoth-pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoideae). **Annals of Missouri Botanical Garden** 94: 485-504.
- Morellato, L.P., Talora, D.C., Takahashi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C., Ziparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32 (4b): 811-823.
- Murcia, C., Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. **Ecology** 77: 550-560.
- Nattero, J., M. Moré, A. N. Sérsic, A.A. Cocucci 2003. Possible tobacco progenitors share long-tongued hawkmoths as pollen vectors. **Plant Systematic and Evolution**, 241: 47-54.
- Newstrom, L. E., Frankie, G.W., Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** 26: 141- 159.
- Nilsson, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tube. **Nature**, 334:147-149.
- \_\_\_\_\_, L. Jonsson, L. Rason, E. Randrianjohany 1985. Monophily and pollination mechanisms in *Angreacum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawkmoths (Sphingidae) in Madagascar. **Biological Journal of the Linnean Society**, 26: 1-19.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, 1987. Angreoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination system and generalist foragers. **Biotropica**, 19: 310-318.

- \_\_\_\_\_, E. Rabakonandrianina 1988. Hawk-moth scale analysis and pollination specialization in the epilithic Malagasy endemic *Aerangis ellisii* (Reichenb. Fil.) Schltr. (Ochidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 97: 49-61.
- Oliveira, P.E.A.M. 1991. **Reproductive Biology of Woody Plants in Cerrado Community of Central Brazil**. PhD Tesis. University of St. Andrews, St. Andrews, UK.
- \_\_\_\_\_ 1996. Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae ): uma espécie de Cerrado polinizada por mariposas. **Revista Brasileira de Botânica**, 19(1): 49-53.
- \_\_\_\_\_ Barbosa, A.A., Gibbs, P.E. 2004. Moth pollination of wood species in the cerrados of the Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Systematic and Evolution* 245: 41-54.
- Palmer, T., Stanton, M.L., Young, T.P. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain the diversity within mutualistic guilds. **American Naturalist** 162 (supplement).
- Pielou, E.C. 1972. Niche width and niche overlap: a method for measuring them. **Ecology** 53:687-692.
- Ranta, E. & Lundberg, H. 1980. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. **Oikos** 35: 298-302.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In : Real, L. (ed.). **Pollination biology**. Academic press, Florida, USA.
- Rocca, M., & Sazima, M. 2005. The dioicous, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollinations and visitor diversity. **Flora**
- Sazima, I., Buzato, S., Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in Southeastern Brazil. **Botanica Acta**, 109:149-160.

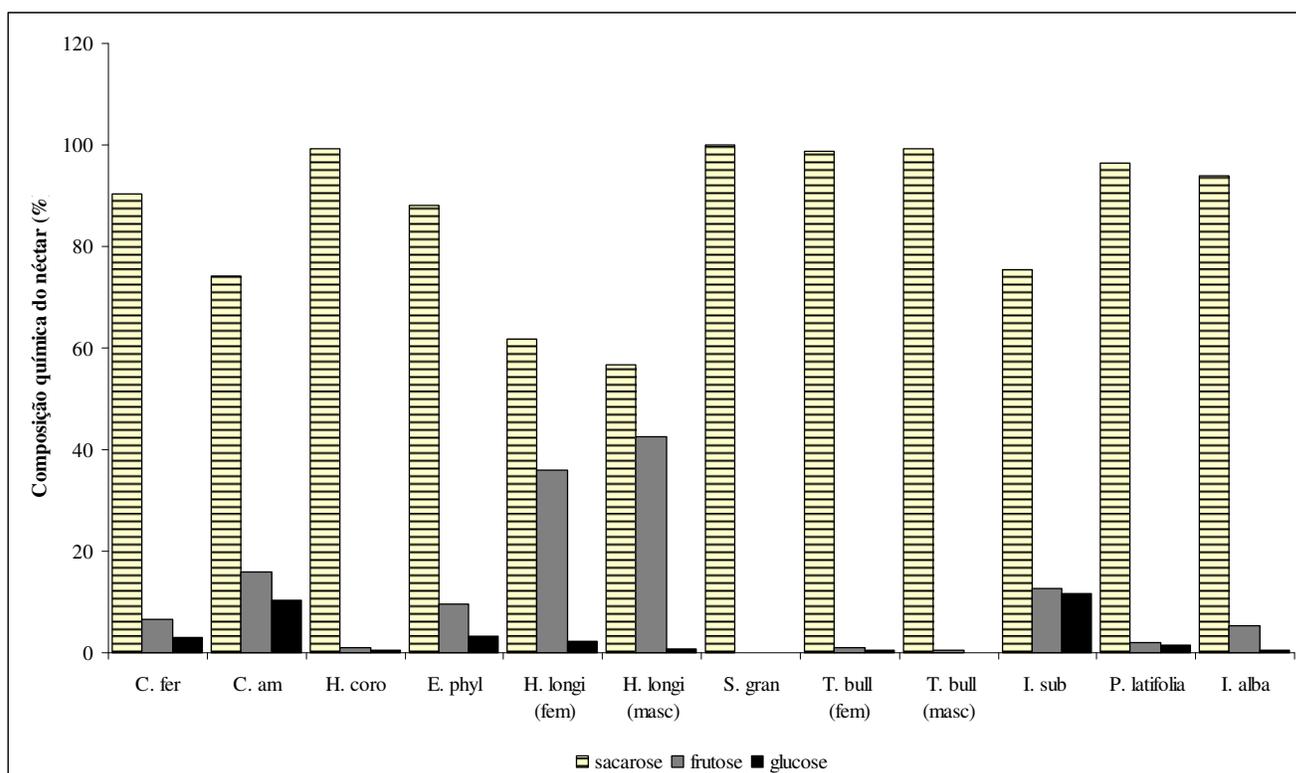
- Sazima, M., Buzato, S., Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, 83:705-712. Sazima et al. 1996,
- Schemske, D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. **Ecology** 62: 946-954.
- Schreiber, H. 1978. Dispersal Centres of Sphingidae (Lepidoptera) in the Neotropical Region. **Biogeographica**, 10.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. **Science** 185: 27-39.
- Shepherd, G. 2007. FitopacShell. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & G., Gottsberger 1975. Uber sphingophile Angiospermen brasiliens. **Plant Systematic and Evolution**, 123: 157-184.
- Silva, W. & M., Sazima 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from Southeastern Brazil. **Flora**, 190: 362-376.
- Silveira, J.P. 1964. Morfologia do litoral. In: Azevedo, A. (coord.). **A terra e o homem: as bases físicas**. Ed. Nacional. São Paulo. 1: 253-305.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1:307-326.
- Stiles, F.G. 1977. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconian* species. **Ecology** 56: 285-301.
- Thompson, J.N. 2005. **The geographical mosaic coevolution**. University of Chicago Press.
- Vesprini, J.L. & Galetto, L. 2000. The reproductive of *Jaborosa integrifolia* (Solanaceae): why its fruits are so rare? **Plant Systematics and Evolution** 225:15-28.
- Vogel, S. 1954. Blütenökologische Typen als Element der Sippengliederung. **Bot. Stud.** 1: i-v, 1-338.

- Waser, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. **Ecology** 59(5): 934-944.
- \_\_\_\_\_, 1983. Competition for pollinator and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. *In*: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.) **Handbook of experimental pollination biology** . New York, USA.
- \_\_\_\_\_, Chittka, L., Price, M.V., Williams, N., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** 77, 1043-1060.
- Wasserthal, L.T. 1997. The pollination of the Malagasy star orchids *Angreacum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinators shift. **Botanica Acta**, 110: 343-359.
- Wolff, D., Braun, M. & Liede, S. 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): a sphingophilous plant visited by hummingbirds. **Plant biology** 5: 71-78.

**Tabela I:** Composição e atributos morfológicos (média  $\pm$  d.p., medidas em mm) e da biologia floral das espécies esfingófilas no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba.

*diam* = diâmetro; *sist.sexual* = sistema sexual; *long*= longevidade floral; *ab*= abundância (c=comum, o=ocasional, r=rara); *hipo*=hipocrateriforme, *camp*=campanulada; *herm*=hermafrodita, *prot*=protândrica, *andromon*=andromonóica; *arbo*= arbórea, *herb*=herbácea, *arbu*=arbustiva; *diu*=diurna, *not*= noturna.

Família/ espécie	corola	diâm	forma	sist. sexual	hábito	antese	odor	long	ab	néctar
<b>Amaryllidaceae</b>										
<i>Crinum americanum</i>	171,48 $\pm$ 21	4,84	hipo	herm	herb	not (início)	forte	2	c	3- 17%
<b>Apocynaceae</b>										
<i>Tabernaemontana laeta</i>	9,91 $\pm$ 0,82	2,31	hipo	herm	arbo	not(início)	forte		r	–
<i>Tabernaemontana histrix</i>	9,02 $\pm$ 0,75	19,78	hipo	herm	arbo	not(início)	forte		r	–
<b>Cactaceae</b>										
<i>Cereus fernambuscensis</i>	115,35 $\pm$ 10	12	hipo	herm	herb	not (meio)	leve	12 h	o	16 - 22 %
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	176,93 $\pm$ 12	4,28	hipo	herm	epíf	not (meio)	leve	1	r	9- 20 %
<b>Capparidaceae</b>										
<i>Capparis</i> sp.	0	0	prato	herm	arbo		leve		r	
<b>Campanulaceae</b>										
<i>Hippobroma longiflora</i>	89,08 $\pm$ 11,2	2,45	hipo	herm/prot	herb	diu (fim)	forte	3	c	4- 10 %
<b>Caricaceae</b>										
<i>Carica papaya</i> (flores masc.)	25,81 $\pm$ 0,98	2,94	hipo	dióica	arbu		forte		c	
<b>Convolvulaceae</b>										
<i>Ipomoea alba</i>	116,09 $\pm$ 11,3	5,44	hipo	herm	liana	not (início)	forte	1	o	32- 40%
<b>Leguminosae- Mimosoidae</b>										
<i>Abarema lusoria</i>	4,61 $\pm$ 0,21	2,11	pincl	andromon	arbu	diu (meio)	leve	1	c	
<i>Inga subnuda lushnatiana</i>	18,65 $\pm$ 2,2	4,88	pincl	andromon	arbo	diu/ not	leve	1	c	13 - 22,4 %
<i>Inga</i> sp.	16,77 $\pm$ 1,67	2,6	pincl	andromon	arbo	diu (fim)	leve	1	c	18 - 26 %
<b>Malvaceae</b>										
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	32,42 $\pm$ 0,9	5,27	pincl	herm	arbo	not	leve	1	r	
<b>Rubiaceae</b>										
<i>Coussarea nodosa</i>	16,10 $\pm$ 0,82		hipo	herm	arbu	not(início)	forte		r	
<i>Coutarea hexandra</i>	50,58 $\pm$ 0,43	12,23	camp	herm	arbo	not	leve	2	r	
<i>Fareamea</i> sp.	16,37 $\pm$ 0,52		hipo	herm			forte		r	
<i>Genipa infundibuliforme</i>	26,81 $\pm$ 0,33	16,14	camp	dióica	arbo	not	forte		r	
<i>Guettarda uruguensis</i>	10,89 $\pm$ 0,56		hipo	herm	arbu	not			r	
<i>G. viburnoides</i>			hipo	herm	arbu	not	forte		r	
<i>Hillia parasitica</i>	72,98 $\pm$ 22,12	3,17	hipo	herm	arbu	diu (fim)	forte	3	r	11 - 19 %
<i>Posoqueria acutifolia</i>	206,08 $\pm$ 12,78	3,90	hipo	herm	arbu	not (início)	forte	2	r	12-21 %
<i>P. latifolia</i>	135,24 $\pm$ 9,76	3,73	hipo	herm	arbo	not (início)	forte	2	r	14- 22 %
<i>Randia armata</i>	20,39 $\pm$ 0,98	2,33	hipo	herm	arbo	not (início)	forte	1	r	19 - 23 %
<i>Sabiceae vilosa</i>	10 $\pm$ 0,43	1,7	hipo	herm	liana	diu	nenhum		o	
<i>Tocoyena bullata</i>	109,75 $\pm$ 11,7	3,63	hipo	herm	arbu	diu (fim)	forte	3	o	19%
<b>Solanaceae</b>										
<i>Cestrum</i> sp.	16,20 $\pm$ 1,5	1,25	tubo	herm	arbo	not	forte		r	
<i>Solandra grandiflora</i>	252,59 $\pm$ 29,8		camp	herm	arbu	not (início)	forte	1	r	31- 33 %
<b>Verbenaceae</b>										
<i>Citharexylum mirianthum</i>	16,71 $\pm$ 1,12	3,02	tubo	dióica	arbo	not	forte	1	c	–
<i>Lantana undulata</i>	12,15 $\pm$ 0,54	1,94	tubo	herm	arbu	diu	nenhum		c	–
<b>Zingiberaceae</b>										
<i>Hedychium coronarium</i>	87,04 $\pm$ 12	3,13	hipo	herm	herb	diu (fim)	forte	2	c	17- 26 %



**Figura 01:** Constituição química do néctar secretado em 10 espécies esfingófilas no Parque

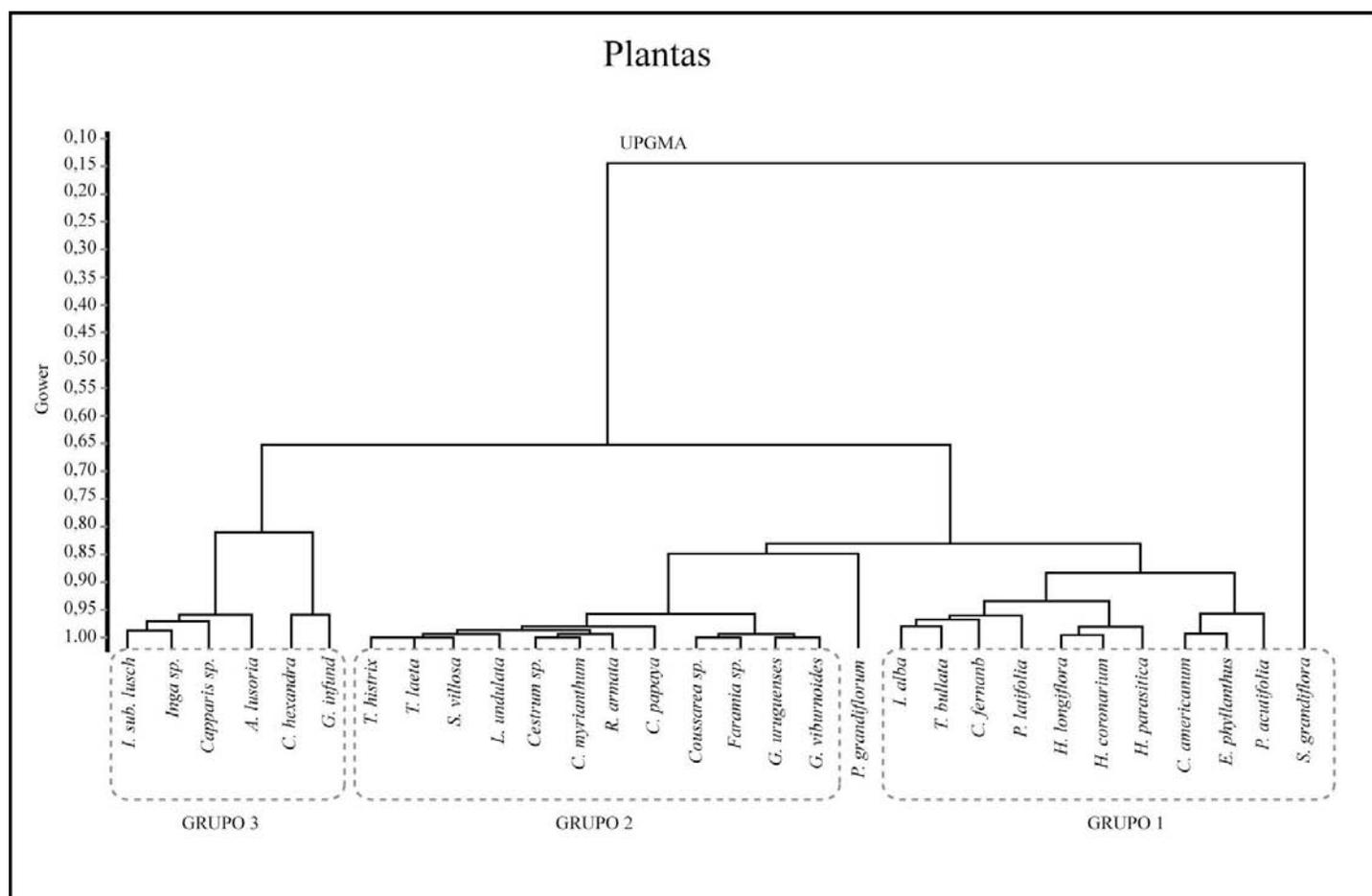
Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguba. *C.fer*= *Cereus fernambuscensis*; *C.am*= *Crinum americanum*;

*H.coro*= *Hedychium coronarium*; *E.phyl*= *Epyphilum phyllanthus*; *H. long (fem)*= *Hippobroma longiflora* flores em

fase feminina; *H.longi*= *Hippobroma longiflora*, flores em fase masculina; *S.gran*= *Solandra grandiflora*; *T.bull*

(*fem*)= *Tocoyena bullata*, flores em fase feminna, *T.bull (masc)*=*Tocoyena bullata*, flores em fase masculina; *I.sub*=

*Inga subnuda* subsp. *lushinatiana*; *P.latifolia*= *Posoqueria latifolia*, *I.alba*= *Ipomoea alba*.



**Figura 02:** Dendrograma das espécies esfingófilas da guilda do Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba), Ubatuba. (coeficiente de correlação cofenética= 0,9).

Espécies	Meses do ano												tubo (mm)	grupo
	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar		
<i>Hedychium coronarium</i>	—		■					■	■	■	■	■	87.04	1
<i>Ipomoea alba</i>					■	■	■	■	■	■			116.09	1
<i>Posoqueria acuminata</i>	—					■	■	■					135.24	1
<i>Cereus fernambuscensis</i>						■	■	■	■	■			115.35	1
<i>Crinum americanum</i>	—							■	■	■	■	■	171.48	1
<i>Isotoma grandiflora</i>	—							■	■	■			89.08	1
<i>Hillia parasitica</i>								■	■	■	■	■	72.96	1
<i>Tocoyena bullata</i>	—								■	■	■	■	109.75	1
<i>Solandra grandiflora</i>	—									■	■	■	252.59	1
<i>Posoqueria latifolia</i>									■	■			206.08	1
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	—								■	■	■	■	176.93	1
<i>Sabiceae vilosae</i>	—				■	■	■	■	■	■				2
<i>Lantana undulata</i>	—	—	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	12.15	2
<i>Randia armata</i>							■	■					20.39	2
<i>Tabernaemontana histrx</i>							■	■	■	■				2
<i>Tabernaemontana laeta</i>								■	■				9.91	2
<i>C. mirianthum</i>								■	■	■	■	■	16.71	2
<i>Faramea</i> sp.									■	■			16.37	2
<i>Coussarea nodosa</i>									■	■			16.1	2
<i>Cestrum</i> sp.									■	■	■	■	16.2	2
<i>Guettarda viburnóides</i>										■	■			2
<i>Carica papaya</i>							■	■	■	■	■	■	25.81	2
<i>Genipa infundibuliforme</i>	■												26.81	3
<i>Inga s. lushnatiana</i>	—				■	■	■	■	■	■			18.65	3
<i>Abarema lusoria</i>	—							■	■	■	■	■	4.61	3
<i>Capparis</i> sp.								■	■	■	■	■	0	3
<i>P. grandiflorum</i>				■	■	■	■	■	■	■			32.42	3
<i>Coutarea hexandra</i>	—								■	■	■	■	50.58	3
<i>Inga</i> sp.							■	■	■	■				3

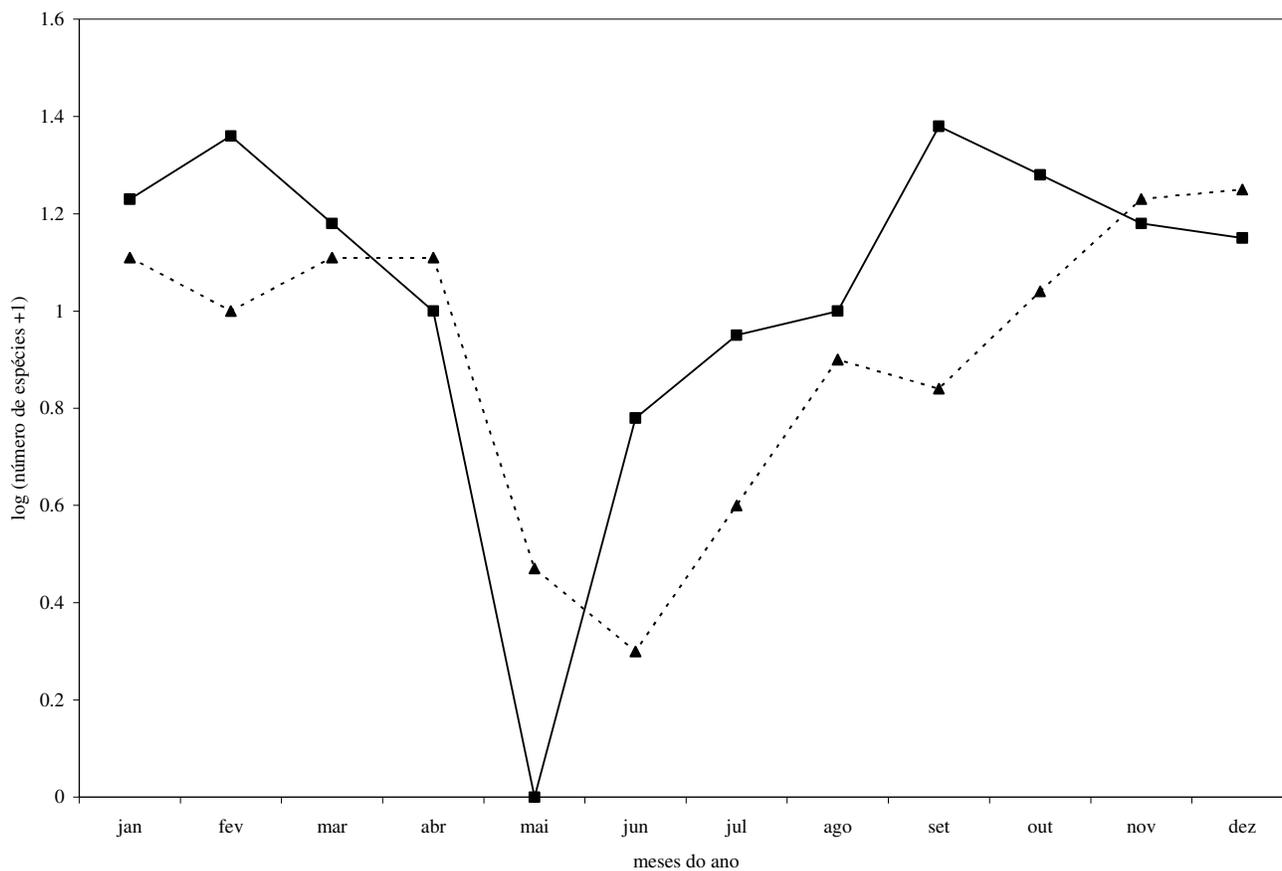
**Figura 03:** Distribuição temporal das épocas de floração das espécies esfingófilas do Núcleo Picinguba, Ubatuba (2005-2007). As duas colunas da direita da figura referem-se ao comprimento do tubo floral (média em mm) e o grupo a que pertencem na análise de agrupamento.

**Tabela II:** Resultados da análise de sobreposição de período de floração na guilda de espécies esfingófilas do Núcleo Picinguaba, Ubatuba (2005-2007). A média dos índices simulados refere-se a 1.000 simulações (os números acima dos valores dos índices refletem diferenças estatisticamente significativas ao nível de  $p < 0,001$ ).

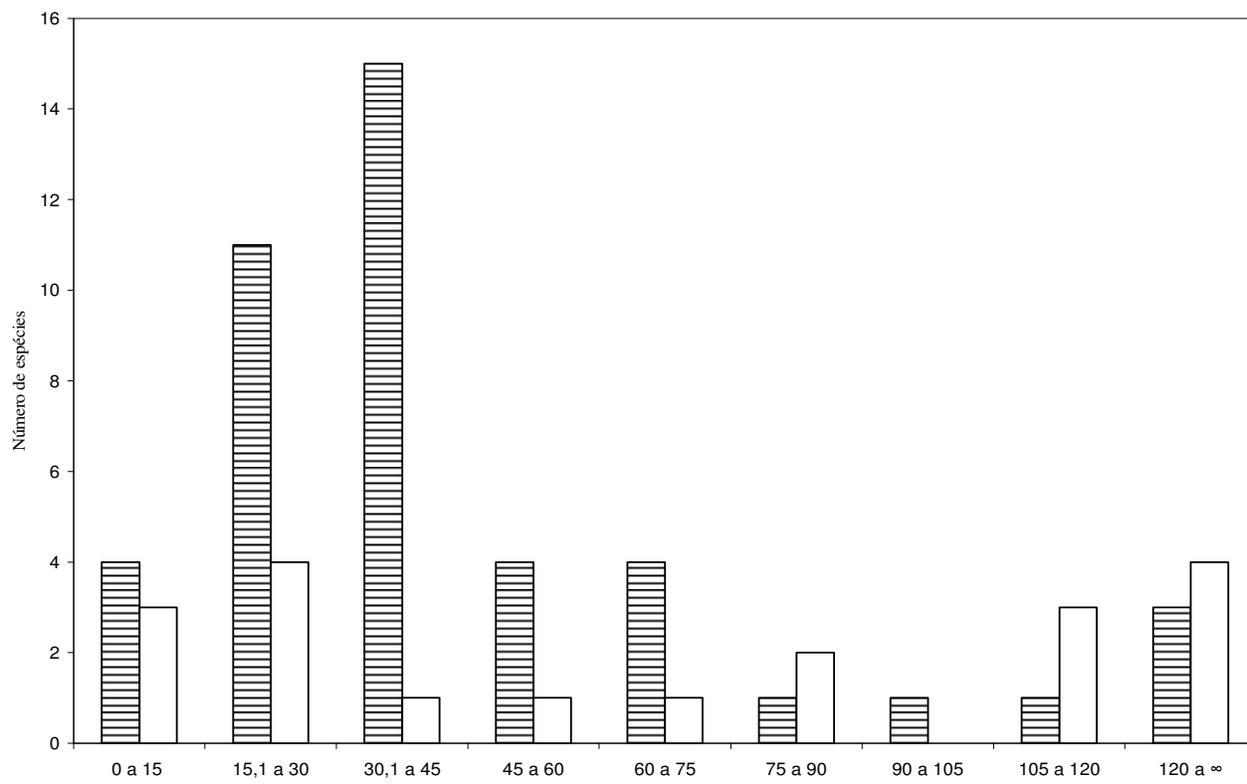
		Médias dos índices de sobreposição			
		grupo 1	grupo 2	grupo 3	guilda
Pico	simulado	0,08 <sup>1</sup>	0,249 <sup>1</sup>	1,198 <sup>1</sup>	0,059 <sup>1</sup>
	observado	0,23 <sup>2</sup>	0,192 <sup>2</sup>	2,467 <sup>2</sup>	0,25 <sup>2</sup>
Floração	simulado	0,566 <sup>1</sup>	0,568 <sup>1</sup>	0,366 <sup>1</sup>	0,098 <sup>1</sup>
	observado	0,62 <sup>2</sup>	2,4 <sup>2</sup>	2,567 <sup>2</sup>	0,226 <sup>2</sup>

**Tabela III:** Espécies de Sphingidae coletados no período de agosto de 2005 a julho de 2006. As variáveis morfológicas estão representadas por suas médias (mm). Os tipos polínicos referem-se a quantidades de morfo-espécies encontradas através da análise palinológica.

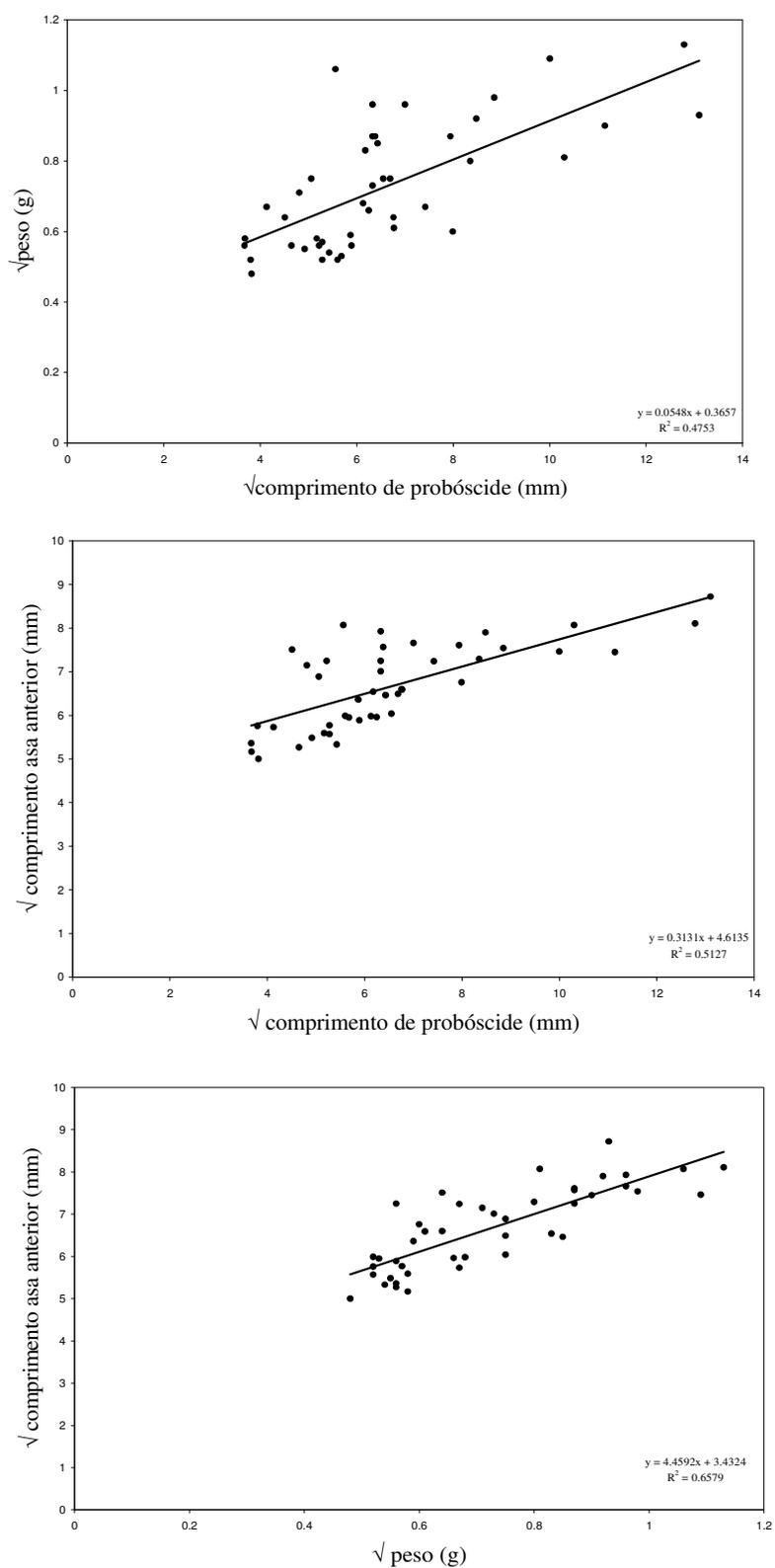
<b>Espécie</b>	<b>prob.</b>	<b>peso</b>	<b>asa anterior</b>	<b>asa posterior</b>	<b>tipos polínicos</b>
<i>Adhemarius gannascus</i>	23.11	0.51	51.15	26.73	5
<i>A. palmeri</i>	20.31	0.41	56.43	28.48	4
<i>Amphimoea walkeri</i>	171.69	0.86	76.08	40.58	9
<i>Callionima inuus</i>	14.42	0.27	33.19	20.24	2
<i>C. nomius</i>	17.07	0.45	32.92	18.82	3
<i>Cocytius anteaus</i>	78.28	0.97	56.83	29.56	10
<i>C. duponchel</i>	71.95	0.84	62.4	33.72	1
<i>Cocytius sp.1</i>	99.95	1.19	55.7	32.44	1
<i>Erynnis alope</i>	38.23	0.69	42.83	24.91	0
<i>Erynnis oenotrus</i>	37.63	0.47	35.76	19.54	4
<i>Erynnis sp.1</i>	27.86	0.27	31.04	19.32	0
<i>Enyo gorgon</i>	13.56	0.34	26.71	14.28	8
<i>E. ocypete</i>	21.65	0.31	27.79	15.65	5
<i>Eumorpha fasciatus</i>	44.82	0.56	42.12	26.04	2
<i>Eum. phorbes</i>	40.1	0.75	52.64	30.76	10
<i>Eum. satellita</i>	48.84	0.93	58.65	33.5	2
<i>Hemeroplanes triptolemus</i>	39.13	0.44	35.54	20.51	2
<i>Madoryx pluto</i>	41.37	0.72	41.69	23.71	3
<i>Manduca brasiliensis</i>	69.71	0.64	53.18	30.27	4
<i>M. florestan</i>	63.11	0.75	57.91	32.33	13
<i>M. lefeburei</i>	55.09	0.45	52.41	26.56	1
<i>M. rustica</i>	124.04	0.81	55.52	30.5	3
<i>Manduca sp.1</i>	40.08	0.54	49.16	27.76	5
<i>Manduca sp.2</i>		0.69	55.03	31.31	0
<i>Manduca sp.3</i>	63.91	0.36	45.75	26.09	0
<i>Manduca sp.4</i>	106.2	0.66	65.09	36.87	0
<i>Isognathus sp.1</i>	26.72	0.34	31.3	11.06	0
<i>Neococytius cluentius</i>	163.68	1.27	65.73	31.8	0
<i>Nyceryx coffeae</i>	13.45	0.31	28.71	17.95	2
<i>Perigonia pallida</i>	14.61	0.23	25.06	14.77	2
<i>Perigonia sp.1</i>	24.2	0.3	29.99	18.56	2
<i>Pseudosphinx tetrio</i>	40.1	0.92	62.87	34.63	2
<i>Protambulyx strigilis</i>	27.26	0.32	52.51	23.03	1
<i>Protambulyx sp.1</i>		0.46	54.36	26.37	0
<i>Protambulyx sp.2</i>	30.91	1.12	65.13	31.29	0
<i>Pachylia ficus</i>	40.68	0.76	57.35	32.37	6
<i>Pachylioides resumens</i>	25.65	0.56	47.44	27.98	14
<i>Xylophanes cosmius</i>	31.32	0.27	35.93	21.11	5
<i>X. ceratomioides</i>	34.45	0.35	40.44	23.83	2
<i>X. anubus</i>	45.77	0.41	43.56	25.12	6
<i>X. chiron</i>	42.95	0.57	36.45	19.37	4
<i>X. elara</i>	34.68	0.32	34.65	19.81	5
<i>X. porcus</i>	27.87	0.33	33.29	17.69	6
<i>X. titana</i>	45.78	0.37	43.41	25.22	2
<i>X. tersa</i>	32.25	0.28	35.42	19.68	1
<i>X. thyelia</i>	29.51	0.29	28.45	16.47	8
<i>Xylophanes sp.1</i>		0.31	36.57	20.51	0



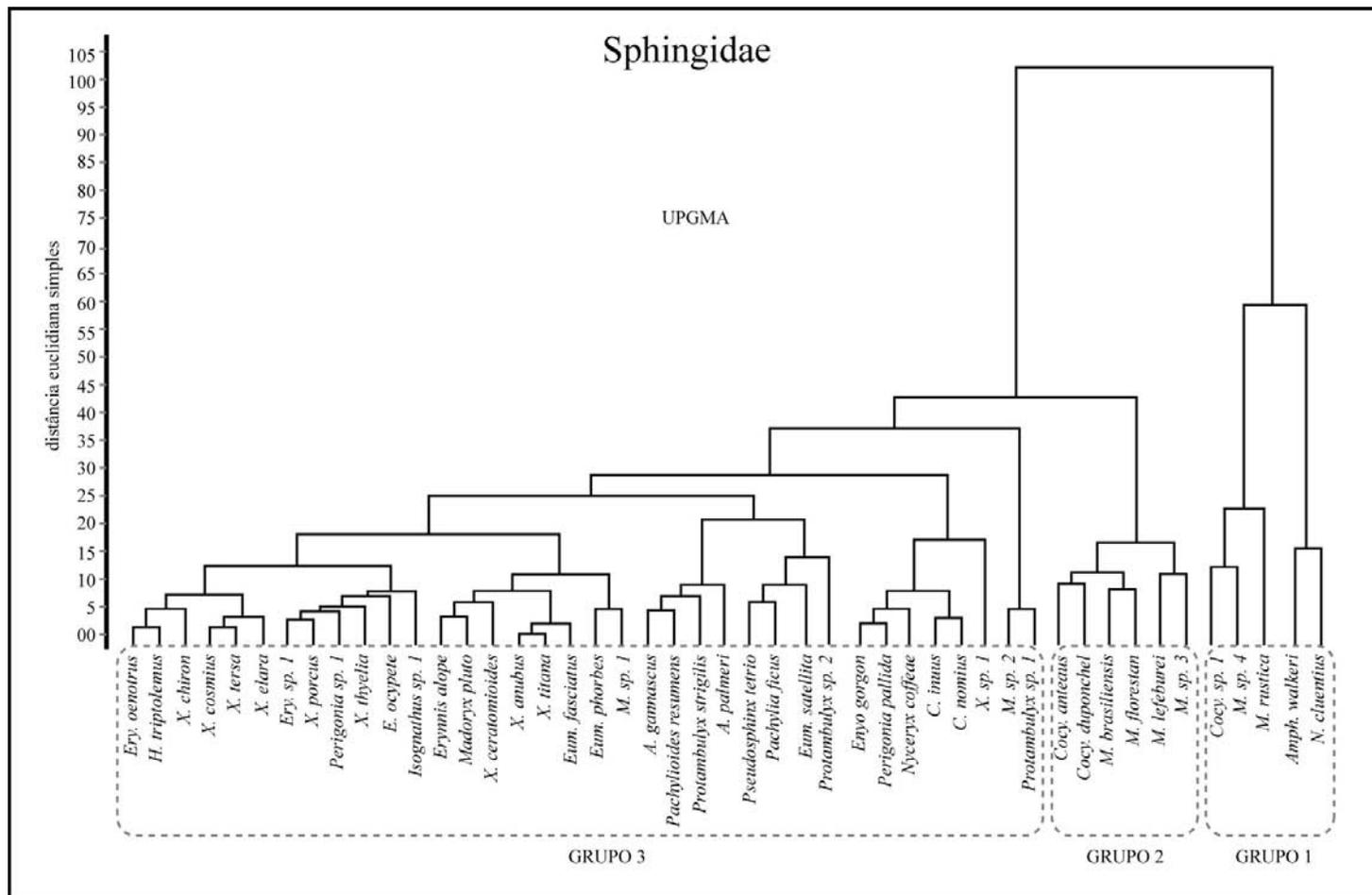
**Figura 04:** Número de espécies de esfingídeos (linhas completas) e espécies esfingófilas em floração (linha pontilhada) por meses no período de agosto de 2005 a julho de 2006. Os dados foram transformados ( $\log + 1$ ).



**Figura 05:** Frequência das espécies de esfingídeos (colunas hachuradas) e plantas esfingófilas (colunas em branco) distribuídas de acordo com o comprimento de probóscide e o comprimento de tubo de corola. As classes (eixo x) estão em intervalos de 15 mm.



**Figura 06:** Relações alométricas entre as variáveis morfológicas avaliadas através de Correlação de Spearman. Os dados morfológicos foram transformados (raiz-quadrada).



**Figura 07:** Dendrograma das espécies de Sphingidae avaliadas quanto a atributos morfológicos no Parque Estadual da Serra do Mar de agosto de 2005 a julho de 2006.

## CAPÍTULO II

### **Caracterização dos tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em Floresta Atlântica do sudeste do Brasil: utilização de técnicas palinológicas no estudo de interações ecológicas<sup>1</sup>**

Rubem Samuel de Avila Júnior<sup>2,4</sup>, Maria Amélia Vitorino da Cruz-Barros<sup>3</sup>, Ângela Maria da Silva Correa<sup>3</sup> e Marlies Sazima<sup>2</sup>

1. Parte da tese de Doutorado do primeiro autor, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
  2. Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Caixa Postal 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.
  3. Instituto de Botânica de São Paulo, Caixa Postal 3005, 01061-970, São Paulo, SP, Brasil.
  4. Autor para correspondência: rubemavila@yahoo.com.br
-

**ABSTRACT** – (Characterization of pollen types found on hawkmoths (Lepidoptera, Sphingidae) in Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil: palinological methods in the studies of ecological interactions). The floral resources used by a hawkmoth community (Lepidoptera, Sphingidae) were recorded through pollen types collected on the bodies of the specimens in a Tropical Rain Forest of Southeastern Brazil. A total of 63 pollen types of 27 families were recorded, which showed asymmetrical temporal distribution during the study. Species of Rubiaceae, Bromeliaceae and Fabaceae predominated in the records. The *Inga* (Mimosaceae) pollen type was present in almost all the recorded months and in many of the hawkmoths species. Pollen types of species that did not present sphingophilous traits were the most common in the samples, a fact that could be related with the generalist foraging pattern of this group of Lepidoptera. This study demonstrates the utility of palinological skills for ecological studies in plant-pollinator interactions in the tropics.

**RESUMO** – (Caracterização dos tipos polínicos encontrados sobre esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em Floresta Atlântica do Sudeste do Brasil: utilização de técnicas palinológicas no estudo de interações ecológicas). Foram avaliados os recursos florais utilizados por uma comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) através da avaliação dos tipos polínicos que os espécimes apresentavam sobre seus corpos, em uma área de Floresta Atlântica do Sudeste do Brasil. Foram registrados 63 tipos polínicos de 27 famílias distribuídos assimetricamente ao longo do ano. Houve grande predomínio de espécies de Rubiaceae, Bromeliaceae e Fabaceae. Pólen do tipo *Inga* (Mimosaceae) esteve presente em quase todos os meses amostrados e em grande número de espécies de esfingídeos. Tipos polínicos relativos a famílias que não apresentam atributos morfológicos adaptativos ao uso por Sphingidae foram responsáveis pela

maior parte da amostra, o que demonstra um forte aspecto generalista no comportamento de forrageamento deste grupo de lepidópteros. Tal estudo reforça a utilidade do uso de técnicas palinológicas no entendimento de padrões de interações inseto-planta em ambientes tropicais.

### **Introdução**

Mariposas da família Sphingidae (Lepidoptera) constituem um grupo taxonômico bastante diverso (ca. de 1.050 spp.) com ampla distribuição mundial (D'Abreu 1986, Kitching & Cadiou 2000) possuindo características utilizáveis no biomonitoramento da qualidade ambiental de ecossistemas (Hilty & Merenlender 2000). Soma-se a isso, o fato de serem agentes polinizadores de inúmeras espécies em ecossistemas tropicais (Bawa 1990, Oliveira 1991), tendo assim, importante papel na estruturação e na dinâmica de populações vegetais. Tal função poderia ser avaliada e medida, por exemplo, pelo número de espécies vegetais que dependem do serviço de polinização deste grupo de insetos. Porém, esfingídeos apresentam comportamento quase exclusivamente noturno, o que torna a observação das visitas às flores bastante restrita e conseqüentemente a avaliação de sua importância no sistema é dificultada, baseando-se quase que totalmente em taxas de sucesso reprodutivo nas espécies que apresentam atributos de esfingofilia. Tal fato não ocorre em sistemas de interações diurnas (como plantas e beija-flores ou plantas e abelhas) que podem ser mais facilmente observadas e avaliadas quanto à eficiência do polinizador. Neste sentido, a utilização de outras metodologias em estudos reprodutivos de espécies vegetais esfingófilas, principalmente em nível de comunidade, torna-se fundamental.

A evidência de visitas às flores por parte do polinizador/visitante pode ser indiretamente acessada pela presença de pólen em partes de seu corpo (Kislev *et al.* 1972, Singer & Cocucci

1997, Nattero *et al.* 2003, Alexandersson & Johnson 2002, Marques-Souza *et al.* 2007). Neste sentido, a associação da ecologia da polinização com técnicas de palinologia é de extrema importância, porém, poucos estudos com esfingídeos têm utilizado tal associação em nível comunitário (Haber & Frankie 1989, Darrault & Schilindwein 2002). Embora nem sempre tal associação possibilite interpretar a eficiência do polinizador, pode colaborar muito para a confirmação de possíveis interações não registradas anteriormente pelas dificuldades da observação noturna.

O presente estudo teve como objetivos responder as seguintes perguntas: i) Qual é a composição dos recursos alimentares para a comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) na área de Floresta Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar medida através dos tipos polínicos? ii) Tal composição dos recursos alimentares reflete as características de esfingofilia preditas para esta interação? iii) Existem itens mais importantes e como estão distribuídos temporalmente? Além disso, o presente estudo teve como objetivo comprovar a utilização da técnica de amostragem de tipos polínicos como indicadores da interação planta-polinizador.

### **Material e métodos**

O estudo foi realizado em uma área de Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil (Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, 23°20'-23°22' S; 44°46'-44°51' W) ao longo de um ano de coletas mensais (agosto de 2005 a julho de 2006). Os esfingídeos foram coletados por meio de armadilha luminosa em noites de novilúnio e identificados com bibliografia especializada (D'Abrera 1986, Kitching & Cadiou 2000, Moré *et al.* 2005). Os grãos-

de-pólen encontrados em diferentes partes dos corpos dos espécimes capturados foram coletados e armazenados em ácido acético glacial. A preparação do material polínico foi feita segundo o método de acetólise de Erdtman (1960). Os grãos de pólen foram submetidos à ação da solução de anidrido acético e ácido sulfúrico (9:1), durante o período de 1 minuto e 30 segundos, em banho-maria, à temperatura de aproximadamente 100 °C, sendo, a seguir, montados em lâminas com gelatina glicerinada. Posteriormente procedeu-se à análise e identificação dos tipos polínicos, com base na coleção de referência da Palinoteca da seção de Dicotiledôneas do Instituto de Botânica e em literatura especializada (Melhem *et al.* 1984, Roubik & Moreno 1991). As lâminas com o material polínico encontram-se depositadas na palinoteca da Seção de Dicotiledôneas do Instituto de Botânica. Os tipos polínicos foram contabilizados quanto à sua frequência em cada mês e estabelecido um valor de importância para cada espécie/tipo polínico relativo à sua proporcionalidade no total da flora e quanto a sua incidência na comunidade de esfingídeos. Tal metodologia foi estabelecida com o intuito de minimizar os possíveis efeitos das diferentes cargas polínicas de cada espécie e as possíveis presenças acidentais na amostra. Assim, adotaram-se os seguintes parâmetros:

$$\text{- Índice de proporcionalidade (ip)} = \frac{\text{n}^\circ \text{ de grãos-de-pólen da espécie } i}{\text{n}^\circ \text{ total de grãos-de-pólen das spp do mês } j} \times 100$$

$$\text{- Índice de ocorrência (io)} = \frac{\text{n}^\circ \text{ de spp. de esfingídeos com presença de pólen } i}{\text{n}^\circ \text{ total de esfingídeos do mês } j}$$

$$\text{- Valor de importância (vi)} = ip \times io$$

## Resultados

Nas 49 espécies de Sphingidae amostradas houve registro de 63 tipos polínicos de angiospermas pertencentes a 27 famílias com predomínio de espécies de Rubiaceae (16%), Bromeliaceae (8%) e Fabaceae (4,6%). Maior número de espécies/tipos polínicos foi observado nos meses de novembro (20 spp.), outubro (19 spp.), dezembro (16 spp.), janeiro (15 spp.) e fevereiro (13 spp.) (tabela 1). Das 27 famílias registradas, apenas sete apresentam registro de interações com esfingídeos (Apocynaceae, Convolvulaceae, Caesalpinaceae, Malvaceae, Fabaceae - Mimosoidae, Scrophulariaceae e Rubiaceae) (figura 1). Apesar da grande diversidade de táxons encontrados, a distribuição temporal apresenta grande variação no número de espécies observadas com meses apresentando cinco tipos polínicos e outros com 20 tipos polínicos encontrados nos esfingídeos (tabela 1).

Quanto à importância dos táxons vegetais nas interações com esfingídeos, notou-se uma relação entre o índice de proporcionalidade ( $ip$ ) e o valor de importância ( $vi$ ) para todos os meses amostrados (Correlação de Pearson,  $r = 0,55$ ,  $p = 0,001$ ) nos quais as espécies com maior  $ip$  foram também as espécies com maior valor de  $vi$  (tabela 1). Porém, foi observada a existência de casos em que o tipo polínico mais abundante, ou seja, com maior valor de  $ip$ , não foi o mais freqüente nas espécies de esfingídeos em determinado mês, diminuindo, assim, o seu  $vi$ . Tal comportamento foi observado nos meses de janeiro, fevereiro, março e outubro (tabela I).

A estimativa do valor de importância ( $vi$ ) reflete a associação entre abundância do tipo polínico e sua distribuição na comunidade de esfingídeos. O tipo polínico *Inga* (figura 1) apresentou maiores valores deste atributo em três dos 11 meses de ocorrência de esfingídeos (janeiro, fevereiro e março) e, ainda, o segundo maior valor deste parâmetro em outros dois

meses. *Guettarda viburnoides* (figura 1) apresentou o maior valor de  $v_i$  em dois meses (novembro e dezembro) (tabela 1).

Dos tipos polínicos amostrados, 54% tiveram ocorrência restrita a apenas um mês, 22,2% foram observados em dois meses, 9,5% em três meses e 14,5% foram encontrados nos espécimes de esfingídeos em quatro ou mais meses da amostragem. O gênero *Inga* (figura 1) foi o tipo polínico com maior frequência na amostra, sendo observado em nove dos onze meses de incidência de esfingídeos. Ainda com ampla distribuição temporal observou-se o tipo polínico 3-colporado, reticulado (oito meses), pólen das famílias Myrtaceae e Poaceae (seis meses), Melastomataceae (cinco meses) e da espécie *Guettarda viburnoides* (quatro meses) (tabela 1 e figura 1).

### Discussão

O predomínio de tipos polínicos da família Rubiaceae corrobora o que foi encontrado por Darrault & Schilindwein (2002) em região de cerrado do nordeste do Brasil. Embora com fitofisionomias bastante distintas, a prevalência de espécies desta família nos dois estudos aponta para a grande convergência de características florais adaptadas à utilização de esfingídeos como visitantes/polinizadores em Rubiaceae. Alguns estudos sobre biologia da polinização baseados em características florais têm apontado, para esta família, uma convergência de caracteres florais compatíveis com a polinização por esfingídeos. Espécies de Fabaceae (Mimosoidae) também são conhecidas como parcialmente associadas com a fauna de esfingídeos, embora com um padrão muito mais generalista, devido à sua morfologia floral (Haber & Frankie 1989). Por outro lado, esta grande representatividade de Rubiaceae e Fabaceae na amostragem polínica encontrada no

presente estudo poderia refletir o fato de ambas serem famílias com grande diversidade em Floresta Atlântica (Sanches *et al.* 1999).

Apocynaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae e Sapindaceae foram grupos taxonômicos similares aos encontrados por Darrault & Schilindwein (2002) em região savânica do nordeste brasileiro. Porém tipos polínicos de Bromeliaceae, Arecaceae, Begoniaceae, Celastraceae, Combretaceae, Cyperaceae, Erythroxylaceae, Malvaceae, Moraceae, Melastomataceae, Piperaceae, Poaceae, Polygonaceae, Sapotaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Ulmaceae e Verbenaceae (figura 1) tiveram seu primeiro registro como fonte de recursos florais de esfingídeos, no presente estudo, embora os tipos polínicos destes grupos tenham aparecido com menores valores de *ip* e *vi*. O fato de existir grande número de tipos polínicos não identificados pode interferir nesta análise, subestimando a importância de algum táxon ou mesmo não apontando uma interação mais condizente com as características florais da esfingofilia. Deve-se ressaltar, no entanto que estes são tipos polínicos pouco frequentes. Além disso, devido à morfologia floral, as espécies de Poaceae e Cyperaceae, embora tenham aparecido em mais de um mês e em mais de uma espécie de esfingídeo, poderiam ser resultado de interações indiretas. Outro ponto importante a ressaltar é que algumas espécies de lepidópteros diurnos podem incrementar a dieta nectarífera com pólen como fonte de aminoácidos (L. Galetto, com. Pess.). O grande número de espécies vegetais com flores tipicamente de pólen poderia ser indício que o mesmo comportamento poderia estar acontecendo neste táxon noturno.

A importante presença de espécies de *Inga* e *Guettarda* neste estudo condiz com o encontrado por Darrault & Schilindwein (2002), confirmando o papel chave das espécies destes grupos nas comunidades de esfingídeos estudadas. Porém, a importante função de espécies do

gênero *Inga* na associação com a esfingofauna de Picinguaba pode estar superestimada devido às dificuldades de identificação palinológica dentro do gênero, o que coloca no mínimo três espécies ocorrentes na área (obs. pess.) como um único tipo polínico.

A grande riqueza de táxons encontrados no presente estudo poderia ser indício de que o comportamento de forrageamento de esfingídeos apresente um padrão mais generalista, contradizendo as interações bastante específicas que o conceito de síndrome de polinização prediz (Faegri & van der Pijl 1971). Padrão generalista nas interações mutualísticas tem sido encontrado em diferentes sistemas planta-polinizador (Jordano 1987, Waser *et al.* 1996, Gómez & Zamora 1999) e uma grande variação nos recursos utilizados também foi apontada por Kislev *et al.* (1972) estudando apenas uma espécie de esfingídeo. No entanto, vale ressaltar que os dados obtidos no presente estudo fazem inferência à amplitude de utilização de recurso alimentar por parte da comunidade de esfingídeos, não indicando, necessariamente, que estes sejam utilizados pelas espécies vegetais como vetores de pólen.

Agradecimentos: ao Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba e ao Instituto Florestal pela concessão de licença de pesquisa, a G. S. Girardi e M. Pinheiro pelo auxílio nos trabalhos de campo, à FAPESP (bolsa para R. S. Avila Jr., proc. n° 04/14354-0 e Auxílio à Pesquisa para M. Sazima, proc. n° 05/01354-4) e ao CNPq. Este trabalho também foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade ([www.biota.org.br](http://www.biota.org.br)). Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005.

### Referências bibliográficas

- Alexandersson, R. & Johnson, S.D. 2002. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:631-636.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in the Tropical Rain Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- D'Abrera, B. 1986. *Sphingidae mundi- Hawkmoths of the world*. Classey Books, Faringdon.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology- a practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Darrault, R. & Schlindwein, C. 2001. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) no tabuleiro paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:429-443.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method in a revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54:561-564.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1971. *The Principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York.
- Gómez, J.M. & Zamora, R. 1999. Generalization vs. Specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80:796- 805.
- Haber, W.A. & Frankie, G. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican Dry forest Sphingidae. *Biotropica*, 21:155-172.
- Hilty, J. & Merenlender, A. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation* 92:185-197.

- Kislev, M.E., Z. Kravitz, J. Lorch 1972. A study of hawkmoth pollination by a palinological analysis of the proboscis. *Israel Journal of Botany* 21:57-75.
- Kitching, I. & J.M. Cadiou 2000. Hawkmoths of the world: an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae). Cornell University Press, London.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* 129 (5): 656-676.
- Marques-Souza, A.C., Absy, M.L. & Kerr, W.S. 2007. Pollen harvest features of the Central Amazonian bee *Scaptotrigona fulvicutis* Moure 1964 (Apidae: Meliponinae), in Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 21:11-20.
- Melhem, T.S., Makino, H., Silvestre, M.S.F., Cruz, M.A.V. & Jung-Mendaçolli, S.L. 1984. Planejamento para a elaboração da “Flora Polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil)”. *Hoehnea* 11:1-7.
- Moré, M., Sersic, A. & Coccuci, A. 2005. Esfingidos del Argentina. LOLA, Córdoba.
- Nattero, J., Moré, M., Sérsic, A.N. & Cocucci A.A. 2003. Possible tobacco progenitors share long-tongued hawkmoths as pollen vectors. *Plant Systematics and Evolution* 241:47-54.
- Oliveira, P.E.A.M. 1991. Reproductive Biology of Woody Plants in Cerrado Community of Central Brazil. PhD Tesis, University of St. Andrews, St. Andrews.
- Roubik, D.W. & Moreno P., J.E. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. *Monographs in Systematic Botany* 36:1-268.
- Sanchez, M., Pedroni, F. & Leitão-Filho, H.F. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22:31- 42.

- Singer, R. & Cocucci, A.A. 1997. Eye attached hemipollinaria in the hawkmoth and settling moth pollination of *Habenaria* (Orchidaceae): a study of functional morphology in 5 species from subtropical South America. *Botanica Acta* 110: 328-337.
- Waser, N.M., Chitka, L., Price, M.V. & Williams, N.M. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043-1060.

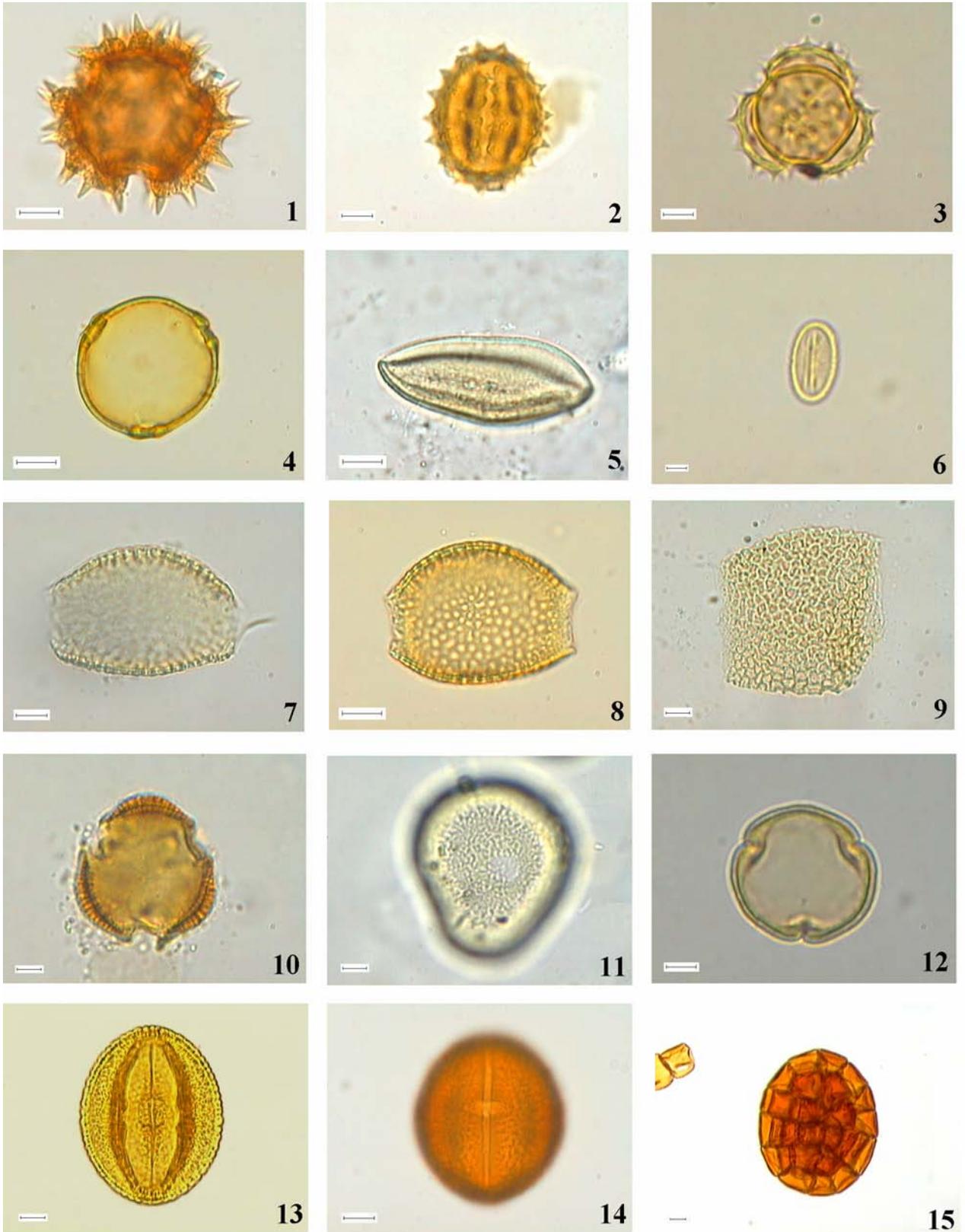
**Tabela I:** Tipos polínicos/ espécies encontradas em espécimes de Sphingidae coletados de agosto de 2005 a julho de 2006 no Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba, Picinguaba). IP= índice de proporcionalidade e VI= valor de importância.

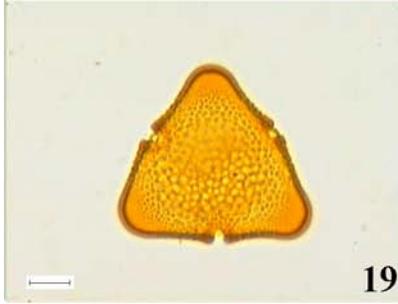
Família/ Espécie	JAN	FEV	MAR	ABR	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
	IP (%) / VI	IP (%) / VI	IP (%) / VI	IP (%) / VI	IP (%) / VI	IP (%) / VI	IP (%) / VI	IP (%) / VI			
ASTERACEAE											
Asteraceae 1	–	–	–	–	0,6/ 0,12	–	–	–	26/ 15,6 <sup>1</sup>	–	–
Asteraceae 2 (com cava)	–	–	–	79/ 8,78 <sup>1</sup>	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vernonia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	2/ 0,22	–	–	–	–
APOCYNACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Peltastes peltastus</i>	2,3/ 0,14	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ARECACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Arecaceae 1	2,3/ 0,14	–	–	–	–	–	–	–	–	0,08/ 0,01	–
BEGONIACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Begonia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,3/ 0,02	–	0,23/ 0,02
BROMELIACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Aechmea</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,3/ 0,02	–	–
<i>Neoregelia</i> sp.	–	0,8/ 0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nidularium</i> sp.	–	–	–	–	0,6/ 0,12	–	–	1,5/ 0,07	0,3/ 0,02	–	0,23/ 0,02
<i>Tillandsia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,3/ 0,02	–	–
<i>Vriesea</i> sp.	–	–	–	1/ 0,01	–	–	–	–	–	–	–
CELASTRACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Maytenus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9/ 0,06	–	–
COMBRETACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Combretaceae 1	–	0,8/ 0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CONVOLVULACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Jacquemontia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	3/ 0,33	0,4/ 0,02	–	–	–
CYPERACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cyperaceae 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,08/ 0,01	0,23/ 0,02
EUPHORBIACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pera</i> sp.	–	12,29/ 0,58	–	–	–	–	–	–	27,4/ 1,83 <sup>3</sup>	3/ 0,21	–
<i>Sapium</i> sp.	–	–	–	–	21/ 12,6 <sup>2</sup>	50/ 18,75 <sup>1</sup>	–	–	0,3/ 0,02	–	–
ERYTHROXYLACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Erythroxyllum</i> sp.	–	–	–	–	–	–	46/ 25,55 <sup>1</sup>	9,74/ 1,9 <sup>2</sup>	–	–	–
FABACEAE	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Cont.



Família/ Espécie	JAN		FEV		MAR		ABR		JUN		JUL		AGO		SET		OUT		NOV		DEZ	
	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI	IP (%)	VI
<i>Citrus</i> sp.	–		0,8/	0,04	–		–		–		–		–		–		–		–		–	
<i>Zanthoxylum</i> sp.	–		–		–		–		–		1/	0,12	–		–		–		–		–	
SAPINDACEAE																						
<i>Allophylus</i> sp.	–		–		–		–		–		–		1/	0,11	–		–		–		–	
<i>Serjania</i> sp.	–		–		–		–		–		–		2/	0,22	–		–		–		–	
<i>Paullinia</i> sp.	–		1,64/	0,08	–		–		–		–		–		–		–		–		–	
SAPOTACEAE																						
<i>Pouteria</i> sp.	–		0,8/	0,04	–		–		77/	15,4 <sup>1</sup>	–		–		–		–		–		–	
SCROPHULARIACEAE																						
<i>Capraria</i> sp.	–		–		–		–		–		33/	12,37 <sup>2</sup>	5/	1,11	82/	15,62 <sup>1</sup>	–		3,7/	0,26	–	
Scrophulariaceae 1	–		–		–		–		–		–		–		2,25/	0,21 <sup>3</sup>	–		–		–	
SOLANACEAE																						
Solanaceae 1	–		0,8/	0,04	–		–		–		–		2/	0,22	–		–		–		–	
ULMACCEAE																						
<i>Trema</i> sp.	2,3/	0,14	–		–		–		–		–		–		–		0,3/	0,02	0,5/	0,07	–	
Ulmaceae 1	–		–		–		–		–		1/	0,12	–		–		–		–		–	
VERBENACEAE																						
<i>Aegiphila</i> sp.	–		–		–		–		–		–		5/	0,55	–		0,9/	0,13	0,24/	0,03	0,23/	0,02
INDETERMINADOS																						
monocot/1-colpado	–		–		–		–		–		–		–		–		–		–		–	
monocot., reticulado	–		–		–		–		–		–		–		–		0,3/	0,02	0,16/	0,01	–	
3-colporado, microreticulado	–		–		–		–		–		–		–		–		–		–		–	
3-colporado, reticulado	25,6 /	6,4 <sup>2</sup>	1,64/	0,08	1,6/	0,16	–		–		5/	0,62	–		0,4/	0,02	7,2/	1,44	4,42/	1,58 <sup>3</sup>	1,37/	0,42
3-colporado, espiculado	2,3/	0,14	–		–		–		–		–		–		–		–		–		–	
3-colporado, rugulado	–		–		1,6/	0,16	3/	0,67	–		–		–		–		–		0,72/	0,1	–	
3-porado	2,3/	0,14	–		–		–		–		–		–		–		–		–		–	
3-porado, psilado	–		–		–		–		–		–		–		–		0,6/	0,04	–		–	
3-colpado	–		–		1,6/	0,16	–		–		–		–		–		–		–		–	
3-colpado, espiculado	–		–		–		–		–		–		–		–		1,3/	0,26	–		–	
4-colporado, rugulado	2,3/	0,14	–		–		–		–		3,2/	0,4	–		–		–		–		–	
total	15		13		7		6		5		10		10		9		19		20		16	







Legendas:

**Tabela I:** Distribuição temporal e composição dos tipos polínicos encontrados em espécimes de Sphingidae no Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba) de agosto de 2005 à julho de 2006. IP= índice de proporcionalidade, VI= valor de importância.

**Figura 01:** 1-15. Fotomicrografias dos grãos de pólen encontrados nos esfingídeos. 1. -3. Asteraceae. 1. *Vernonia* sp. 2. Asteraceae 1. 3. Asteraceae . 4. Apocynaceae. *Peltastes peltastus* . 5. Arecaceae 6. Begoniaceae, *Begonia* sp. 7-9. Bromeliaceae. 7. *Aechmea* sp. 8. *Neoregelia* sp. 9. *Nidularium* sp. 10. Celastraceae. *Maytenus* sp. 11. Cyperaceae. 12-13. Euphorbiaceae. 12. *Pera* sp. 13. *Sapium* sp. 14. Erythroxylaceae. *Erythroxylum* sp. 15. Fabaceae . *Inga* sp. Escalas: figuras 1-2, 4-5, 7- 8, 13-14 = 10  $\mu\text{m}$ ; figuras 3, 6, 9-12 = 5  $\mu\text{m}$ ; figura 15 = 20  $\mu\text{m}$ .

**Figura 01:** 16 – 30. Fotomicrografias dos grãos de pólen encontrados nos esfingídeos. 16 – 17. Fabaceae. 16. *Mimosa selloviana*. 17. *Stylosanthes* sp. 18 – 19. Malvaceae. 18. *Bombacopsis* sp, 19. *Pseudobombax* sp. 20. Moraceae. *Sorocea* sp. 21. Melastomataceae. 22. Myrtaceae. 23. Piperaceae. 24. Poaceae. 25. Polygalaceae. *Diclidanthera* sp. 26- 27. Rubiaceae. 26. *Alibertia* sp. 27. *Coussarea* sp. Escalas: figuras 16, 18-19, 21, 24-25 = 10  $\mu\text{m}$ ; figuras 17, 20, 22-23, 26-27 = 5  $\mu\text{m}$ .

**Figura 01:** 28 – 39. Fotomicrografias dos grãos de pólen presos nos esfingídeos. 28-33. Rubiaceae. 28. *Faramea* sp. 29. *Genipa infundibuliforme*. 30. *Guetarda viburnoides*. 31. *Randia* sp. 32. *Sabicea* sp. 33. *Tocoyena* sp. 34. Sapindaceae. *Serjania* sp. 35. Sapotaceae. *Pouteria* sp. 36. Scrophulariaceae. *Capraria* sp. 37. Solanaceae. 38. Ulmaceae. *Trema* sp. 39. Verbenaceae. *Aeghiphyla* sp. Escalas: figuras 29, 31, 34, 36, 39 = 10  $\mu\text{m}$ ; figuras 28,30, 32-33, 35, 37-38, = 5  $\mu\text{m}$ .

### CAPÍTULO III

#### **Uso dos recursos florais por esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em área de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro: estrutura da rede de interações e coexistência<sup>1</sup>**

Rubem S. de Avila Jr.<sup>2</sup>, Marlies Sazima<sup>3</sup>

1 Parte da Tese de Doutorado do primeiro autor,

2 Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas,

3 Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brasil.

4 Autor para correspondência: rubemavila@yahoo.com.br

**Resumo** Foi estudada a rede de interações entre esfingídeos e plantas no Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba), Ubatuba, SP, de agosto de 2005 a julho de 2006. Nos 49 espécies de Sphingidae coletados foram encontrados 63 espécies de tipos polínicos associados. A topologia da rede de interações apresenta padrão similar ao encontrado em diferentes estudos de interações mutualísticas com forte assimetria das interações (poucas espécies convergindo a maior parte das interações), padrão aninhado ( $N= 0,9$ ), distribuição dos valores de  $k$  com comportamento de lei-de-potência para o conjunto das plantas e decaindo de forma truncada para o conjunto dos esfingídeos. Porém, o resultados das principais métricas avaliadas muda tão longo do ano, contrastando como encontrado na análise da matriz de interações como um todo. Não houve atributos morfológicos associados a maiores valores de  $k$  para as espécies de Sphingidae, porém, a abundância está fortemente relacionada ao grau de conexões ( $k$ ). A comunidade de Sphingidae foi avaliada quanto à sobreposição do uso de recursos florais em dois meses da amostra anual e não foi encontrado indício de que as diferenças entre os valores de comprimento de probóscide e peso corporal estejam associadas a menores índices de sobreposição de recurso florais.

## Introdução

Sistemas mutualistas, como interações planta-polinizador, proporcionam um modelo de estudo bastante interessante quanto à caracterização dos processos e padrões envolvidos na estrutura da complexa dinâmica das interações e para o entendimento do fenômeno coevolutivo (Jordano 1987, Lewinsohn & Prado 2006, Waser & Ollerton 2006). Dado o fato de que plantas podem utilizar-se de vários polinizadores e estes utilizarem muitas espécies de plantas como fonte de recursos, é possível visualizar o sistema como uma teia ou uma rede de interações ecológicas de dois níveis tróficos distintos (Jordano 1987, Jordano et al. 2003, Memmot et al. 2004, Guimarães Jr. et al. 2006). Estudos sobre redes de interações ecológicas têm aumentado efusivamente nos últimos anos (Ings et al. 2009) e assim, alguns padrões resultantes da análise das diversas comunidades estudadas podem ser observados, tais como, a ampla ocorrência de espécies generalistas dentro das guildas, a assimetria nas interações (espécies especialistas interagindo com generalistas e vice-versa), a característica de aninhamento das guildas estudadas (maior número de interações entre generalistas-generalistas e generalistas-especialistas, com baixa frequência de interações do tipo especialista-especialista) e a conectância (i.e. média do número de interações de cada espécie) correlacionada com a riqueza da comunidade avaliada (Jordano 1987, Jordano et al. 2003, Bascompte et al. 2003, Waser & Ollerton 2006).

O sistema de interações em determinado conjunto de espécies de plantas e seus polinizadores (guilda ecológica) pode ser estruturado por fenômenos biológicos, como a fenologia de floração das espécies vegetais, os ciclos de vida de seus polinizadores, e ainda pelas restrições morfológicas entre aparatos bucais dos polinizadores e aspectos morfométricos das plantas, tais como os comprimentos dos tubos florais (Corbet et al. 1995, Corbet 1997). Alguns

estudos atuais começam a tentar avaliar as redes de interações entre pares mutualísticos ou antagonísticos levando em conta tais aspectos restritivos (Stang et al. 2007).

Portanto, os estudos de guildas ecológicas contribuem para o entendimento da dinâmica de comunidades tropicais, subsidiam a interpretação dos processos coevolutivos e permitem agregar dados para a discussão sobre os riscos a que certas espécies vegetais podem estar submetidos em situações de forte pressão antropogênica, como é o caso da Floresta Atlântica brasileira (Kremen & Ricketts 2000, Myers et al. 2000, Memmott et al. 2004, Ghazoul 2005a, 2005b, Steffan-Dewenter 2005). Além disso, a análise dos processos envolvidos nas interações dentro de guildas específicas pode ser vantajosa no sentido de limitar a ocorrência de interações improváveis (“*forbidden links*”), visto que a probabilidade de restrições às possíveis interações poderia ser menor.

Embora os estudos desta natureza venham crescendo exponencialmente nos últimos anos, os mesmos se limitam a sistemas de interações mutualísticas diurnas, visto as vantagens de visualização e interpretação mais acurada da existência e força da interação. Em sistemas de interações noturnas (o que ocorre em guildas de plantas esfingófilas e quiropterófilas), a evidência da interação fica a critério dos métodos utilizados para a observação e a mensuração das distintas forças que os diferentes pares inter-atuantes tornam-se mais deficientes. Neste sentido, medidas como o conteúdo polínico dos corpos dos visitantes florais, podem trazer evidências diretas de interação e propiciam melhor entendimento da estrutura da rede de interações, porém ainda não tão evidentes quanto à eficiência do polinizador (Kislev 1972, Haber & Frankie 1989, Ings et al. 2009).

Os padrões encontrados nas interações mutualísticas entre plantas e seus polinizadores podem refletir as características de uso e compartilhamento do recurso alimentar por parte dos

polinizadores. Sendo assim, a coexistência de uma guilda de polinizadores que compartilha certo grupo de plantas como recurso alimentar em determinada região ou a existência de interações competitivas entre os mesmos, atuais ou passadas, podem estar associadas à estrutura da rede de interações mutualísticas. Mais uma vez, aspectos morfológicos, como comprimento de aparatos bucais dos polinizadores, poderiam atuar na estruturação do padrão encontrado na rede de interações (Stang et al. 2006) e mecanismos competitivos poderiam atuar na seleção de características fenotípicas adaptativas divergentes (deslocamento de caracteres) que propiciem distintas amplitudes do nicho alimentar dos polinizadores de determinada guilda (Strong 1979).

As associações entre plantas esfingófilas e esfingídeos são comumente vistas como bons exemplos de extrema especialização (Faegri & Pijl 1971, Johnson et al 2004) e realmente alguns exemplos mostram que determinadas características fenotípicas ligadas a mecanismos de especialização apresentam vantagens em termos do valor adaptativo destas espécies de plantas (Nilsson 1988) e alguns casos de ruptura destas interações extremamente especializadas podem acarretar em perdas reprodutivas por parte das plantas (Johnson et al. 2004). Sendo assim, este trabalho teve como objetivo principal responder as seguintes questões: i) As interações planta-esfingídeos são realmente mais especializadas em uma guilda específica do sudeste do Brasil ou interações específicas são apenas exceções dentro do conjunto? ii) Existe variação temporal nas principais características topológicas da rede de interações planta-esfingídeos? iii) Existem atributos morfológicos dos Sphingidae que favorecem o número de interações com as plantas? E, iv) Poderia haver relação entre as características de uso do recurso floral pelos esfingídeos e a topologia da rede de interações na guilda em questão?

## Material e Métodos

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba, 23° 20' – 23° 22' S; 44° 46' – 44° 51' W), um importante remanescente de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil (Myers et al. 2000) quanto à diversidade vegetal e também um centro de diversidade de Sphingidae (Schreiber 1978). Embora a área se caracterize por diferentes formações fitofisionômicas que se alternam quanto à altitude e quanto às características edáficas, o ponto de coleta da esfingofauna foi o mesmo durante o ano de amostragem restringindo-se a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Núcleo Picinguaba).

### *Inferência das interações planta-esfingídeo*

Os espécimes de Sphingidae capturados nas amostras mensais ao longo de um ano de coletas (de julho de 2005 a junho de 2006) foram submetidos à intensa inspeção sob lupa estereoscópica para verificação de presença de grãos-de-pólen em partes de seu corpo (para detalhes veja ver cap.2). A presença de algum tipo polínico em distintas partes do corpo do esfingídeo foi utilizada como evidência de interação e constituía um item na interpretação de uso de recurso alimentar. Os grãos-de-pólen foram contabilizados quanto à abundância e determinados taxonomicamente por especialistas do laboratório de Palinologia do Instituto de Botânica de São Paulo de acordo com coleção de referência e com amostras de pólen das espécies vegetais coletadas em campo e em exemplares de herbário ao longo dos dois anos do estudo (para maiores detalhes q.v capítulo 2). A morfometria dos indivíduos foi realizada com

auxílio de paquímetro digital e os dados foram transformados (log) para análise de regressão simples com atributos da rede.

#### *Análise das interações plantas-esfingídeos*

Com as espécies de esfingídeos e os tipos polínicos encontrados nos espécimes (ver capítulo 2) foi elaborada uma matriz binária de interações. Nas linhas da matriz encontram-se as espécies de esfingídeos ( $A$ ) e nas colunas os tipos polínicos encontrados nos esfingídeos ( $P$ ). No caso de existência de interação entre a espécie de planta determinada pelo tipo polínico (coluna  $i$ ) e a espécie de esfingídeos (linha  $j$ ) tem-se o valor “1”. Para a ausência da interação tem-se o valor “0”. Foram elaboradas 11 matrizes de acordo com a coleta mensal (somente um mês não houve esfingídeos incidentes na armadilha, para detalhes q.v. capítulo 1) e uma matriz com os dados de todo o conjunto de meses amostrados.

Foram realizadas as análises das principais métricas estruturais do sistema, como a conectância ( $C$ ), entendida como a razão entre o número de conexões observadas e o produto do número de espécies de plantas e de esfingídeos ( $A \times P$ ) incidentes em cada mês (estimativa das possíveis interações), o tamanho da rede ( $N$ ) que reflete a soma das espécies de plantas e esfingídeos em cada mês, o potencial de interações possíveis ( $A \times P$ ) e o grau ( $k$ ) de cada espécie para os dois conjuntos que reflete o número de interações realizadas por cada ponto do sistema (grau de especialização). As análises de métricas topológicas e da estrutura da rede de interações foram realizadas com auxílio do software Pajek (Batagelj & Mrvar 1996) e para avaliação do grau de aninhamento (através da medida de temperatura,  $T$ ), o software Nestedness Calculator (Atmar & Patterson 1995) com comparação de modelos nulos gerados a partir do software Aninhado (Guimarães & Guimarães Jr. 2008). O aninhamento da rede pode ser entendido como o

inverso da temperatura medida através de  $N = (100 - T^\circ) / 100$ , sendo que os valores vão de 0 a 1 (valores mais próximos a “1” indicam maior aninhamento) (Bascompte et al. 2003). Para a comparação da matriz real e as matrizes geradas aleatoriamente, foi utilizado o modelo nulo “ce”, no qual a probabilidade de uma célula  $aij$  apresentar uma presença de interação é  $(P_i/C + P_j/R)/2$ , na qual  $P_i$  é o número de presenças na linha  $i$ ,  $P_j$  é o número de presenças na coluna  $j$ ,  $C$  é o número de colunas e  $R$  é o número de linhas. Esse modelo parece ser mais conservativo quanto à probabilidade real de uma interação (Bascompte *et al.* 2003).

#### *Avaliação da sobreposição de uso do recurso floral*

Foi avaliado o quanto as espécies da comunidade de Sphingidae compartilhavam os recursos florais (“*food niche overlap*”) mensalmente através da análise dos tipos polínicos encontrados para cada espécie proporcionalmente aos tipos polínicos ocorrentes em toda a amostra mensal. Para isso, foi utilizado o Índice de Similaridade Proporcional (PS) (q.v. Feinsinger et al.1981 para maiores detalhes):

$$PS = \sum \min (p_i a, p_i b); \quad p_i = \frac{\text{Número de grãos-de-pólen do recurso } i}{\text{Total de grãos-de-pólen de todos os recursos}}$$

Este índice consistiu no somatório das mínimas proporções dos itens partilhados por um par de espécies (a e b). Para dois meses da amostra (janeiro e março), foi realizada uma análise pareada para relacionar a diferença entre atributos morfológicos (as médias de comprimento de probóscides e de peso) e sobreposição dos itens alimentares (recurso floral) entre elas medida através do Índice de Similaridade Proporcional (PS). Com estes dados procurou-se avaliar se

haveria alguma relação entre maiores diferenças deste atributo morfológico e menor sobreposição do nicho alimentar dos pares de espécies. Para isto foi realizada análise de regressão simples ( $p < 0,05$ ) com auxílio do programa BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007).

## Resultados

### *Esfingídeos e tipos polínicos*

Das 49 espécies de esfingídeos coletadas (sumarizadas com suas abreviaturas na Tab.I), apenas oito (16,33 %) não apresentaram algum tipo de pólen no corpo. As espécies mais importantes em número de espécies vegetais associadas foram, *Eumorpha phorbes* (16 interações), *Manduca florestan* (13 interações), *Xylophanes porcus* (11 interações), *Pachylioides resumens* (11 interações) e *Cocytius anteaues* (10 interações).

Para os tipos polínicos encontrados, foi registrada ampla predominância de interações associadas com *Inga* sp. (25 spp. de esfingídeos), *Guettarda viburnoides* (14 spp.), 3-colporado-reticulado (12 spp.), Asteraceae (09 spp.) e Myrtaceae (08 spp.) (para detalhes, q. v. capítulo 2).

### *Características da rede de interações*

A estrutura da rede apresentou forte aspecto assimétrico com algumas espécies de plantas concentrando muitos esfingídeos em suas interações e algumas espécies de esfingídeos concentrando muitas espécies vegetais. Além disso, espécies de ambos os grupos com menor grau de conexões (mais especializadas) estão conectadas a espécies generalistas (Fig.1). Isto fica evidente quando vemos a distribuição das probabilidades de interações,  $p(k)$ , para os dois conjuntos de dados separadamente (plantas e esfingídeos). No caso das plantas, foi observada

uma distribuição dos valores de  $p(k)$  que se comportam de acordo com uma lei de potência (“*power law*”) em relação a  $k$ . Para o conjunto dos esfingídeos, observou-se um padrão truncado desta distribuição (“*truncated power law*”), com uma queda abrupta dos valores de  $p(k)$  (Fig. 2).

As principais métricas da rede de interação estão sumarizadas na Tabela II. O tamanho da rede de interações ( $N$ ) variou mensalmente acompanhando o número de esfingídeos incidentes e com o número de espécies vegetais inferidas pelos tipos polínicos (Tab.II). Foi observado que em meses de maior tamanho de rede ( $N$ ), há um decréscimo significativo nos valores de conectância ( $C$ ) ( $r = -0,85$ ,  $p = 0,0009$ ) (Fig.3). A conectância apresentou menor valor quando a rede foi tratada como um único conjunto com todos os meses da amostra ( $C = 0,07$ ). Janeiro, fevereiro e setembro foram os meses em que esta métrica mais se aproximou do valor de todo conjunto ( $C = 0,08$ ), e em meses como agosto assumiu o maior valor ( $C = 1,67$ ). Para todas as outras métricas avaliadas observaram-se valores mensais que se diferenciaram dos valores calculados para a rede contendo um único conjunto de todos os meses (Tab. II). O aninhamento da rede estudada foi de  $N = 0,9$  com forte confirmação através dos modelos nulos ( $p < 0,001$ ).

#### *Atributos morfológicos e grau de conexões (k)*

As características morfológicas avaliadas nos indivíduos das 49 espécies de esfingídeos capturados não apresentaram relação com o número de interações ( $k$ ) (probóscide e  $k$ ,  $F= 0,374$ ,  $p= 0,55$ ; peso e  $k$ ,  $F= 0,012$ ,  $p= 0,91$  e asa anterior e  $k$ ,  $F= 0,024$ ,  $p= 0,872$ ) (fig. 4). Porém, o número de interações estabelecidas por cada espécie de esfingídeo parece estar bastante associado à abundância de cada uma delas na comunidade estudada ( $F= 42,69$ ,  $p < 0,001$ ).

### *Sobreposição de nicho alimentar e variação dos atributos morfológicos*

Foram analisados os dados morfométricos (comprimento de probóscide e peso corporal) referentes a dois meses (janeiro e março) do total de 11 amostras de esfingídeos (maio não houve incidência de esfingídeos). Não foi observada relação significativa entre as diferenças desses atributos com a quantidade de sobreposição dos recursos florais utilizados na análise pareada (janeiro, PS e diferenças de probóscide,  $F= 1,362$ ,  $p= 0,24$ ; PS e diferenças do peso corporal,  $F= 0,267$ ,  $p= 0,61$ ; março, PS e diferença de probóscides,  $F= 5,13$ ,  $p= 0,02$  e PS e diferença de peso corporal,  $F= 5,09$ ,  $p= 0,02$ ) (fig. 5).

### **Discussão**

As espécies mais importantes em número de interações ( $k$ ) no presente estudo, tanto de esfingídeos quanto de plantas utilizadas como recursos florais parecem ser claramente resultado da atuação das diferentes condições de abundância nos dois grupos. Isto fica mais evidente quando observamos algumas características das espécies de *Inga* (tipo polínico com maior valor de  $k$ ) na região do estudo. Constitui um grupo de espécies com alta densidade populacional e com um padrão de floração caracterizado pela elevada emissão de flores por normalmente dois períodos durante o ano (Koptur 1983). Tais características atuam no sentido de promover uma elevada produção e oferta de recursos florais aos esfingídeos resultando no grande número de conexões, como foi observado em *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (q.v. capítulo 4). Stang et al. (2006) apontam que a densidade populacional que reflete a quantidade de flores disponíveis também foi responsável pela estruturação em uma rede de interações em região de vegetação Mediterrânea. Tal fato corrobora a necessidade da inserção de diversos aspectos da ecologia dos grupos mutualísticos neste tipo de análise (P.I. Prado, com.pess.).

Quanto aos esfingídeos, embora a abundância esteja fortemente relacionada com os valores de  $k$ , é necessário frisar que esta análise foi feita para interpretar características da guilda como um todo, sendo que, embora os resultados do presente estudo apontem algumas espécies como amplamente generalistas pelos valores de  $k$  que apresentam, tal característica não deve descartar a possibilidade de haver níveis de especialização individual subjacentes em nível populacional resultantes de possíveis condições de competição intra-específicas (Bolnick et al. 2007). Além disso, as espécies de esfingídeos mais importante em termos de alto valor de número de interações ( $k$ ) foram amplamente distribuídas ao longo do ano, o que pode contribuir para esta característica de maior número de interações (generalistas).

O decréscimo dos valores de conectância ( $C$ ) com o aumento do tamanho da rede foi uma característica encontrada nas interações entre esfingídeos e plantas do presente estudo que corrobora o mesmo padrão encontrado em outros sistemas avaliados (Jordano 1987, Basílio 2006). Porém, os dados do presente trabalho confirmam a variação intra-anual que pode ocorrer na estrutura e nas principais métricas da rede de interações em sistemas planta-polinizador, o que pode trazer novos aspectos da importância da dinâmica temporal na distribuição das interações e conseqüentemente nos aspectos estruturais de sistemas mutualísticos (Alarcón et al. 2008, Olesen et al. 2008, Basílio et al. 2006). Tal característica dinâmica na topologia das interações da guilda estudada pode ser reflexo da flutuação na disponibilidade das espécies de polinizadores (Alarcón et al. 2008). Este fato foi bem marcante tanto para a comunidade estudada (q.v. capítulo 2), quanto para outras localidades avaliadas para a fauna de Sphingidae (Darrault & Schlindwein 2002, Duarte Jr. & Schlindwein 2005).

Outro aspecto compartilhado com outras comunidades avaliadas é a distribuição das probabilidades de interação. Caso as interações fossem totalmente resultado da aleatoriedade, o

comportamento da distribuição de  $p(k)$  apresentaria comportamento exponencial (Vázquez 2005) ou não se observaria uma queda abrupta (“*truncated*”) caso houvesse maior número de especialistas interagindo com outros especialistas (P.R. Guimarães Jr., com. pess.).

Outra métrica avaliada que coopera na interpretação de interações generalistas entre plantas e esfingídeos na área de estudo é o padrão aninhado destas interações. A medida de temperatura do aninhamento do sistema indica o quanto o sistema está distante de um padrão aleatório de interações ou de um padrão compartimentalizado (Lewinsohn et al. 2006). Sistemas mutualísticos avaliados até o momento apresentam grande prevalência de aninhamento na estrutura das interações (Olesen et al. 2003). Tais sistemas caracterizam-se por apresentarem “cores” de interações, com poucas espécies convergindo grande parte das conexões. O que vemos no presente estudo é que guildas específicas se comportam como grandes sistemas mutualísticos, porém tal característica poderia estar refletindo falhas em não incorporar outras variáveis (como abundância) que poderiam atuar no sentido de melhor entender tal comportamento.

Os atributos morfológicos medidos nas espécies de Sphingidae parecem não estar relacionados com o número de interações de cada espécie ( $k$ ). Outros estudos apontam o tamanho corporal como uma variável estruturadora da rede de interações em teias tróficas (Woodward et al. 2005), porém, o mesmo não ocorreu para os dados de plantas e esfingídeos. A hipótese de que maiores probóscides, pela maior acessibilidade ao néctar, ou maior tamanho corporal, pela maior necessidade energética, estarem atuando de maneira a favorecer o maior número de interações não pode ser observada como ocorreu para outros grupos polinizadores (Ranta & Lundberg 1980, Borrel 2005). Tal resultado poderia ser reflexo de que existe uma distinção no uso do recurso floral independente dos traços morfológicos atualmente e que talvez em momentos anteriores da história evolutiva desta guilda, a competição inter-específica tenha resultado em tamanha

variação de comprimentos de probóscides que conseqüentemente minimizou os efeitos competitivos.

Também associado ao discutido logo acima, está o fato de que existe baixa sobreposição no uso dos recursos entre as espécies de Sphingidae avaliadas nos meses de janeiro e março. Tanto espécies com maiores diferenças em atributos morfológicos quanto as com menores diferenças apresentaram baixos valores de PS. O que se poderia esperar em uma comunidade com ação de competição inter-específica atuante, seria maiores índices de PS para os pares de espécies com menores diferenças, principalmente quanto ao comprimento de probóscides. Porém, tal característica não foi observada, o que poderia estar indicando que em termos de uso dos recursos florais, a comunidade de Sphingidae deve apresentar outros mecanismos atuantes para sua coexistência.

Agradecimentos: para G.S. Girardi, M.T.Pinheiro e M.B.F. Canela pelo auxílio em trabalhos de campo, P.R.Guimarães Jr. pelas sugestões no início do trabalho, FAPESP (bolsa para R. S. Avila Jr., proc. n° 04/14354-0 e Auxílio à Pesquisa para M. Sazima, proc. n° 05/01354-4) e CNPq. Este trabalho também foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade ([www.biota.org.br](http://www.biota.org.br)). Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005.

### Referências bibliográficas

- Alarcón, R., N.M. Waser, J. Ollerton. 2008. Year-to year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. **Oikos** 117:1796-1807.
- Atmar, W & B.D. Patterson 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia** 96, 373-382.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. Mélian, J.M. Olesen 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **PNAS** 100 (16): 9383-9387.
- Basílio, A.M., D. Medán, J.P., Torreta, N.J. Bartoloni. 2006. A year-long plant pollinator network. **Austral Ecology** 31(8):
- Bolnick, D.I., R. Svanbäck, M.S. Araújo, L. Persson. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. **PNAS** 104(24): 10075-10079.
- Borrel, B.J. 2005. Long tongues and loose niches: evolution of Euglossinae bees and their nectar flowers. **Biotropica** 37(4): 664-669.
- Darrault, R. & C. Schlindwein 2002. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) do Tabuleiro Paraibano, Nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com as plantas esfingófilas. **Rev. Bras. Zool.** 19 (2): 429-433.
- Duarte Jr, J.L. & C. Schlindwein. 2005. Riqueza, Abundância e sazonalidade em Sphingidae (Lepidoptera) num fragmento de Mata Atlântica de Pernambuco, Brasil. **Rev. Bras. Zool.** 22(3):662-666.
- Faegri, K. & L. van der Pijl 1971. **The Principles of pollination ecology**. Pergamon Press, New York.

- Feisinger, P., Spears, J., Poole, M. 1981. A simple measure of niche breath. **Ecology** 62: 27-32.
- Ghazoul, J. 2005 a. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. **TREE** 20 (7): 367-372.
- \_\_\_\_\_. 2005 b. Response to Steffan-Dewenter et al.: Questioning the global pollination crisis. **TREE** 20 (12):652-653.
- Guimarães., P.R., Rico-Gray, V., Reis, S.F., Thompson, J.N. 2006. Asymetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. **Proc. R. Soc. B** 273: 2041-2047.
- \_\_\_\_\_, P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling and Software**. 21: 1512-1513.
- Ings, T. C., Montoya ,J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., van Veen, F.J. F., Warren, P. H., Woodward, G. 2009. Ecological networks – beyond food webs. **Journal of Animal Ecology** 78:254-269.
- Johnson, S.D., P.R. Neal, C.I. Peter, T.J. Edwards. 2004. Fruiting failiure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). **Biological Conservation** 120 (1):31-39.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. **The American Naturalist** 129 (5): 656-676.
- \_\_\_\_\_, Bascompte, J., J. Olesen 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. **Ecology letters** 6: 69-81.
- Kislev, M.E., Z. Kravitz, J. Lorch 1972. A study of hawkmoth pollination by a palinological analysis of the proboscis. **A Israel Journal of Botany** 21: 57-75.

- Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoidae). **Systematic Botany** 8(4): 354-368.
- Kremen, C. & T. Ricketts 2000. Global Perspectives on Pollination Disruptions. **Conservation Biology** 14(5): 1226-1228.
- Lewinsohn, T.M., P.I.K. Prado, P. Jordano, J. Bascompte. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos** 113(1): 174-184.
- Memmot J., N.M. Waser, M. Price 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proc. R. Soc. Lond.**( B) 271, 2605-2611.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. Fonseca, J. Kent 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403, 853-858.
- Nilsson, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tube. **Nature** 334:147-149.
- Olesen, J.M. & P. Jordano 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. **Ecology** 83(9): 2416- 2424.
- \_\_\_\_\_, J.Bascompte, H. Elberling, P. Jordano. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. **Ecology** 89 (6): 1573-1582.
- Ranta, E. & H. Lundberg. 1980. Resource partitioning in bumble-bees the significance of differences in proboscies length. **Oikos** 35: 298-302.
- Schreiber, H. 1978. Dispersal Centres of Sphingidae (Lepidoptera) in the Neotropical Region. **Biogeographica** 10.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L., van der Meijden, E. 2006. Size constrains and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitors web. **Oikos** 112: 111-121.
- Steffan-Dewenter, I., S.G. Potts, L. Packer 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. **TREE** 20 (12): 651-652.

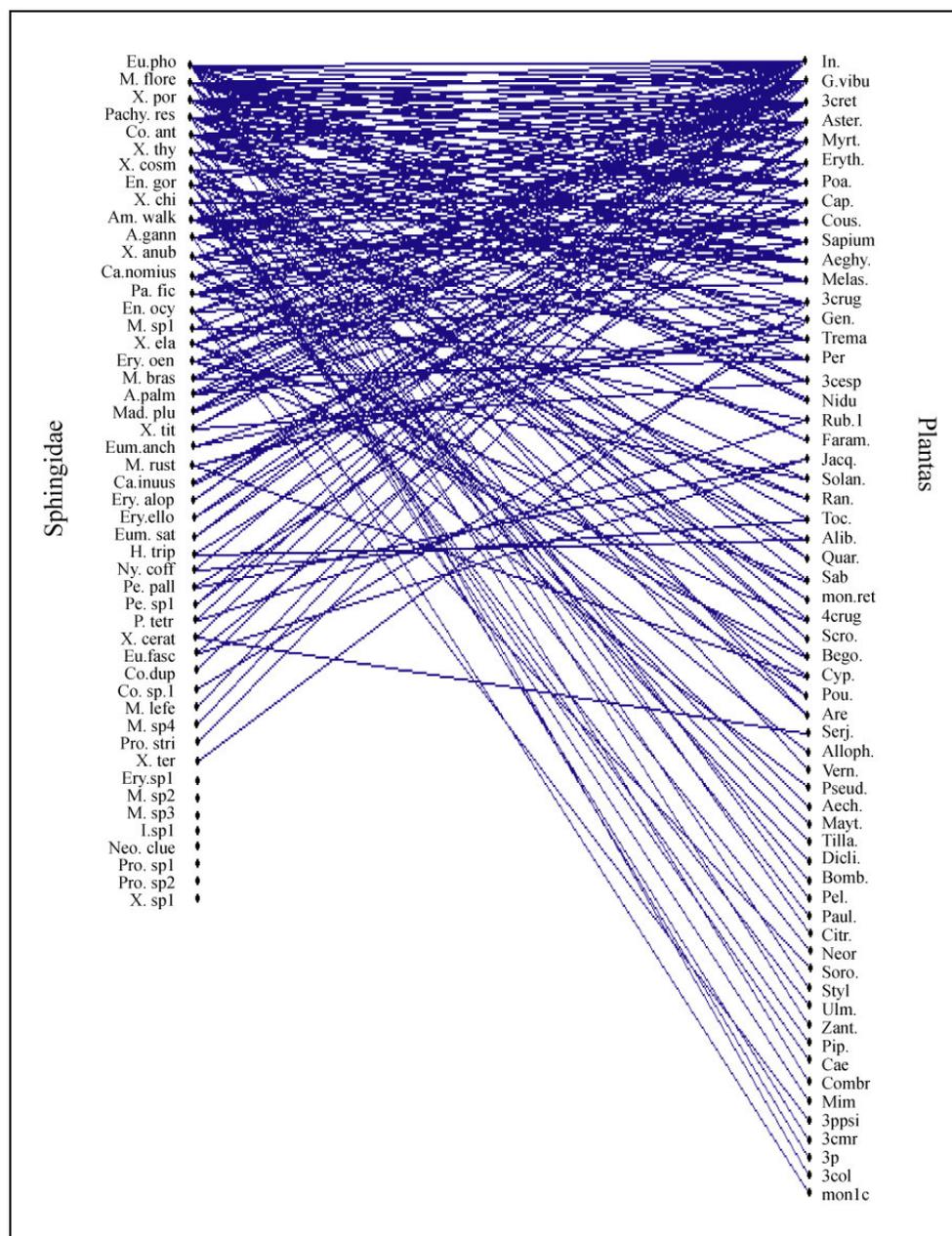
Vázquez, D.P. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualística network: forbidden links or random interactions? **Oikos** 108 (2): 421-426.

Woodward, G., B., Eberman, M., Emmerson, J. M. Montoya, J. M. Olesen, A. Valido, P.H.

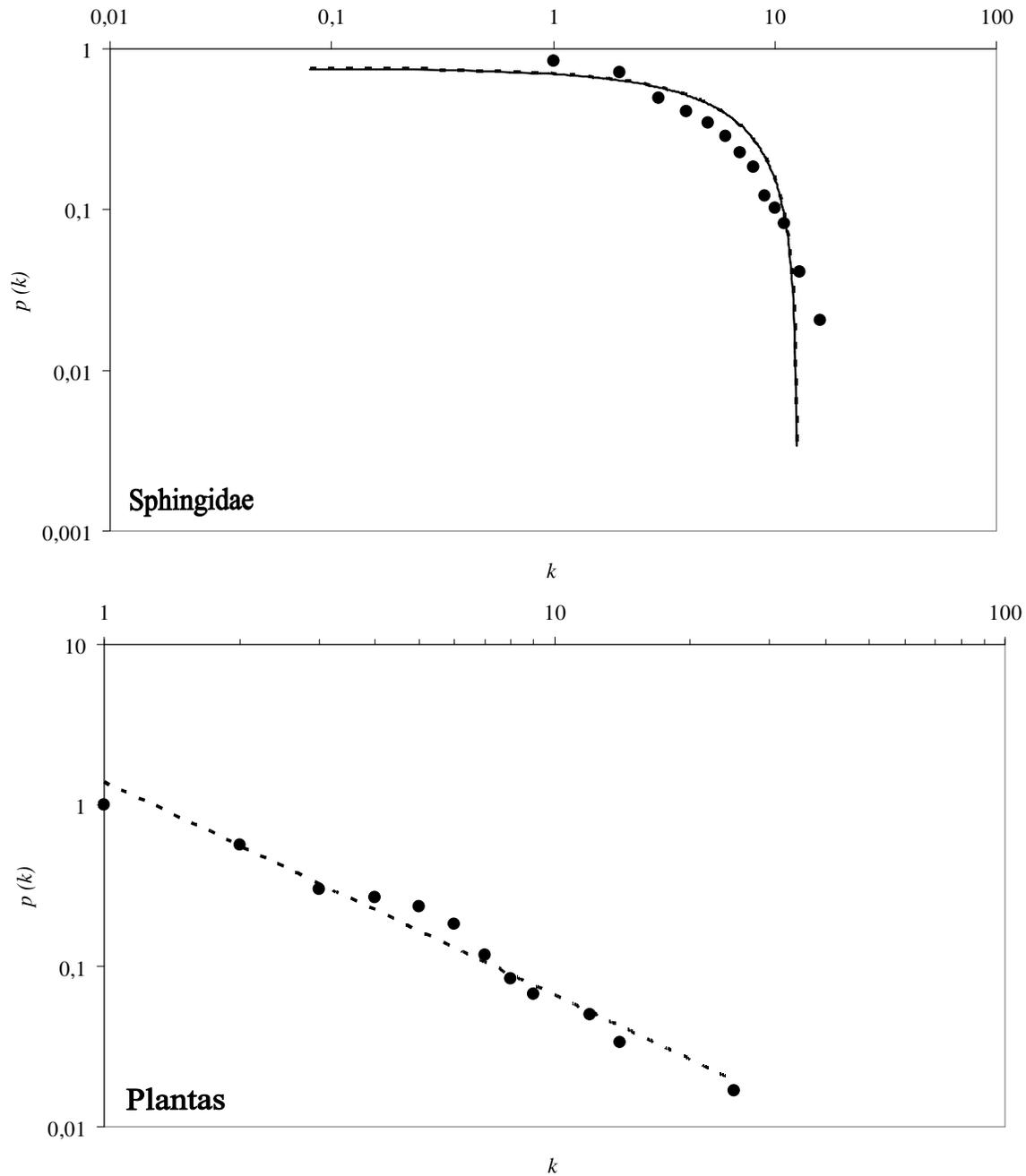
Warren. 2005. Body size in a ecological networks. **TREE** 20(7): 402-409.

**Tabela I:** Espécies de Sphingidae (A) e tipos polínicos (P) encontrados de agosto de 2005 à julho de 2006 no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, SP com suas abreviaturas.

Espécies vegetais	abreviatura	Espécies de Sphingidae	abreviatura
<i>Aechmea</i> sp.	<i>Aech.</i>	<i>Adhemarius gannascus</i>	<i>A.gann</i>
<i>Aeghyphilum</i> sp.	<i>Aeghy.</i>	<i>Adhemarius palmeri</i>	<i>A.palm</i>
<i>Alibertia</i> sp.	<i>Alib.</i>	<i>Amphimoea walkeri</i>	<i>Am. walk</i>
<i>Allophylum</i> sp.	<i>Alloph.</i>	<i>Callionima inuus</i>	<i>Ca.inuus</i>
Apocynaceae	<i>Apoc.</i>	<i>Callionima nomius</i>	<i>Ca.nomius</i>
Areaceae	<i>Are</i>	<i>Cocytius anteaues</i>	<i>Co. ant</i>
Ateraceae	<i>Aster.</i>	<i>Cocytius duponchel</i>	<i>Co.dup</i>
<i>Begonia</i> sp.	<i>Bego.</i>	<i>Cocytius</i> sp.1	<i>Co. sp.1</i>
<i>Bombacopsis</i> sp.	<i>Bomb.</i>	<i>Enyo gorgon</i>	<i>En. gor</i>
<i>Caesalpinia</i> sp.	<i>Cae</i>	<i>Enyo ocypete</i>	<i>En. ocy</i>
<i>Capparis</i> sp.	<i>Cap.</i>	<i>Erynnis alope</i>	<i>Ery. alop</i>
<i>Citrus</i> sp.	<i>Citr.</i>	<i>Erynnis ello</i>	<i>Ery.ello</i>
Combretaceae	<i>Combr.</i>	<i>Erynnis oenotrus</i>	<i>Ery. oen</i>
<i>Coussarea</i> sp.	<i>Cous.</i>	<i>Erynnis</i> sp.1	<i>Ery.sp1</i>
Cyperaceae	<i>Cyp.</i>	<i>Eumorpha anchemolus</i>	<i>Eum.anch</i>
<i>Diclinantera</i> sp.	<i>Dicli.</i>	<i>Eumorpha fasciatus</i>	<i>Eu.fasc</i>
<i>Erithroxyllum</i> sp.	<i>Eryth.</i>	<i>Eumorpha phorbes</i>	<i>Eu.pho</i>
Fabaceae-Mimosoidae	<i>Mim</i>	<i>Eumorpha satellita</i>	<i>Eum. sat</i>
<i>Faramea</i> sp.	<i>Faram.</i>	<i>Hemeroplanes triptolemus</i>	<i>H. trip</i>
<i>Genipa infundibuliformis</i>	<i>Gen.</i>	<i>Isognathus</i> sp.1	<i>I.sp1</i>
<i>Guettarda viburnoides</i>	<i>G.vibu</i>	<i>Madoryx pluto</i>	<i>Mad. plu</i>
<i>Inga</i> sp.	<i>In.</i>	<i>Manduca brasiliensis</i>	<i>M. bras</i>
<i>Jacquemontia</i> sp.	<i>Jacq.</i>	<i>Manduca florestan</i>	<i>M. flore</i>
<i>Maytenus</i> sp.	<i>Mayt.</i>	<i>Manduca lefeburei</i>	<i>M. lefe</i>
Melastomataceae	<i>Melas.</i>	<i>Manduca rustica</i>	<i>M. rust</i>
mono.reticulado	<i>mon.ret</i>	<i>Manduca</i> sp. 1	<i>M. sp1</i>
Myrtaceae	<i>Myrt.</i>	<i>Manduca</i> sp.2	<i>M. sp2</i>
<i>Neoreogelia</i> sp.	<i>Neor</i>	<i>Manduca</i> sp.3	<i>M. sp3</i>
<i>Nidularium</i> sp.	<i>Nidu.</i>	<i>Manduca</i> sp.4	<i>M. sp4</i>
<i>Paulinia</i> sp.	<i>Paul.</i>	<i>Neococytius cluentius</i>	<i>Neo. clue</i>
<i>Peltastes peltatus</i>	<i>Pel.</i>	<i>Nyceryx coffeae</i>	<i>Ny. coff</i>
<i>Pera</i> sp.	<i>Per.</i>	<i>Pachylia ficus</i>	<i>Pa. fic</i>
Piperaceae	<i>Pip.</i>	<i>Pachylioides resumens</i>	<i>Pachy. res</i>
Poaceae	<i>Poa.</i>	<i>Perigonia pallida</i>	<i>Pe. pall</i>
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	<i>Pseud.</i>	<i>Perigonia</i> sp.1	<i>Pe. sp1</i>
<i>Puteria</i> sp.	<i>Pou.</i>	<i>Protambulyx</i> sp.1	<i>Pro. sp1</i>
<i>Quararibae</i> sp.	<i>Quar.</i>	<i>Protambulyx</i> sp.2	<i>Pro. sp2</i>
<i>Randia armata</i>	<i>Ran.</i>	<i>Protambulyx strigilis</i>	<i>Pro. stri</i>
Rubiaceae sp.1	<i>Rub.1</i>	<i>Pseudosphinx tetrio</i>	<i>P. tetr</i>
<i>Sabiceae villosa</i>	<i>Sab</i>	<i>Xylophanes anubus</i>	<i>X. anub</i>
<i>Sapium</i> sp.	<i>Sapium</i>	<i>Xylophanes ceratomioides</i>	<i>X. cerat</i>
Scrophulariaceae	<i>Scro.</i>	<i>Xylophanes chiron</i>	<i>X. chi</i>
<i>Serjania</i> sp.	<i>Serj.</i>	<i>Xylophanes cosmius</i>	<i>X. cosm</i>
Solanaceae	<i>Solan.</i>	<i>Xylophanes elara</i>	<i>X. ela</i>
<i>Sorocium</i> sp.	<i>Soro.</i>	<i>Xylophanes</i> sp.1	<i>X. sp1</i>
<i>Stylosanthes</i> sp.	<i>Styl</i>	<i>Xylophanes tersa</i>	<i>X. ter</i>
<i>Tillandsia</i> sp.	<i>Tilla.</i>	<i>Xylophanes thyelia</i>	<i>X. thy</i>
<i>Tocoyena bullata</i>	<i>Toc.</i>	<i>Xylophanes titana</i>	<i>X. tit</i>
<i>Trema</i> sp.	<i>Trem.</i>	<i>Xylophanes porcus</i>	<i>X. por</i>
Ulmaceae	<i>Ulm.</i>		
<i>Vernonia</i> sp.	<i>Vern.</i>		
<i>Zanthoxylum</i> sp.	<i>Zant.</i>		
3-colporado	<i>3col</i>		
3-colporado, espiculado	<i>3cesp</i>		
3-colporado, mucronado	<i>3cmr</i>		
3-colporado, reticulado	<i>3cret</i>		
3-colporado, rugulado	<i>3crug</i>		
3-porado	<i>3p</i>		
3-porado, psilado	<i>3ppsi</i>		
4-colporado, rugulado	<i>4crug</i>		



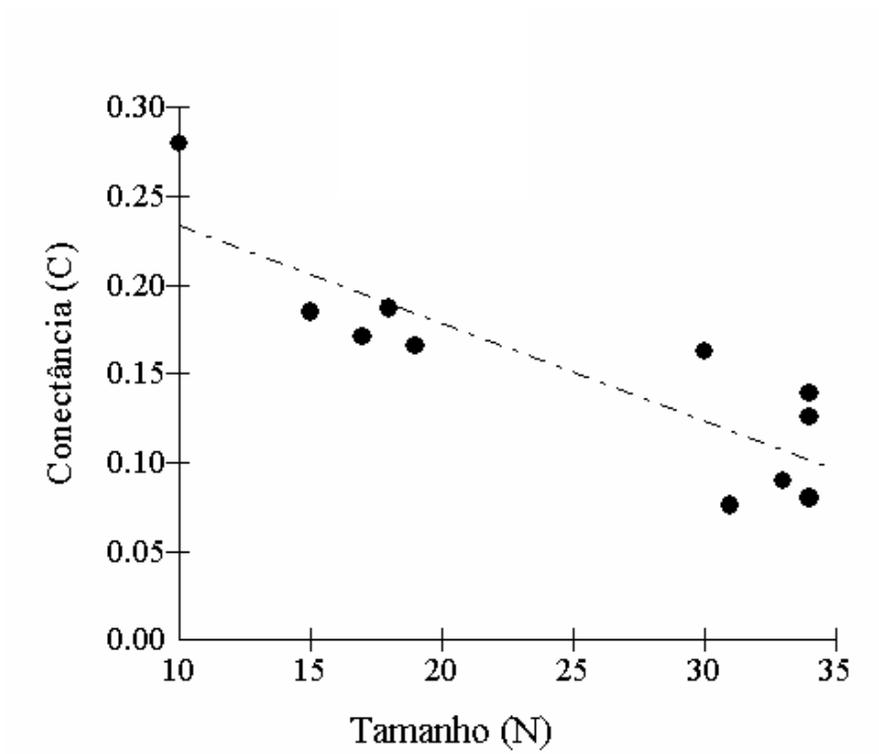
**Figura 01:** Grafo bi-partido das interações registradas entre esfingídeos e plantas inferidas através de tipos polínicos no Parque Estadual da Serra do Mar de agosto de 2005 a julho de 2006.



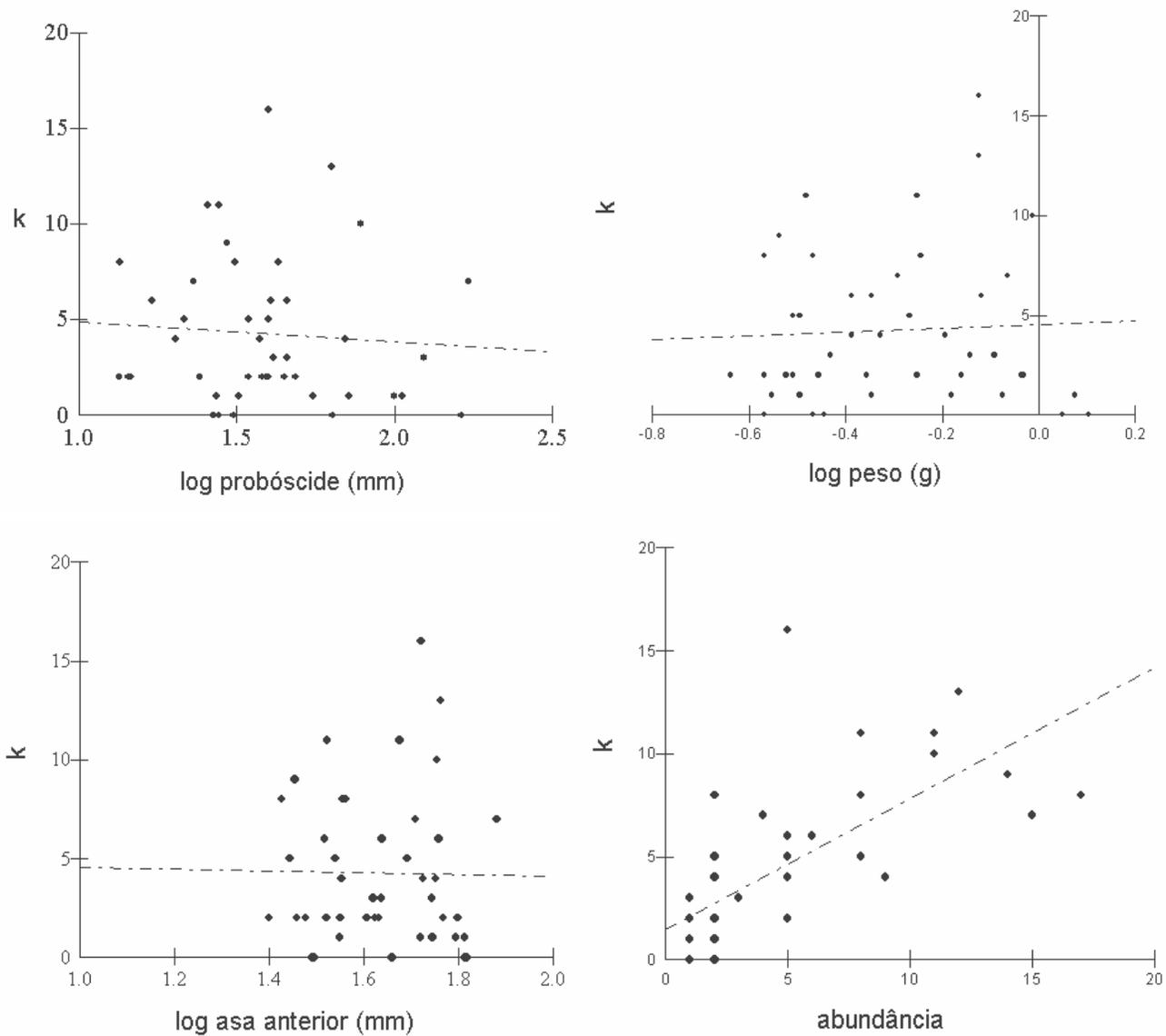
**Figura 02:** Distribuição do grau das interações observadas para os dois grupos avaliados (esfingídeos acima e plantas abaixo). A linha tracejada representa o melhor ajuste da reta aos valores de  $k$  acumulados.

**Tabela II:** Valores sumarizados das principais métricas avaliadas no sistema planta-esfingídeos estudado no Parque Estadual da Serra do Mar de agosto de 2005 a julho de 2006.

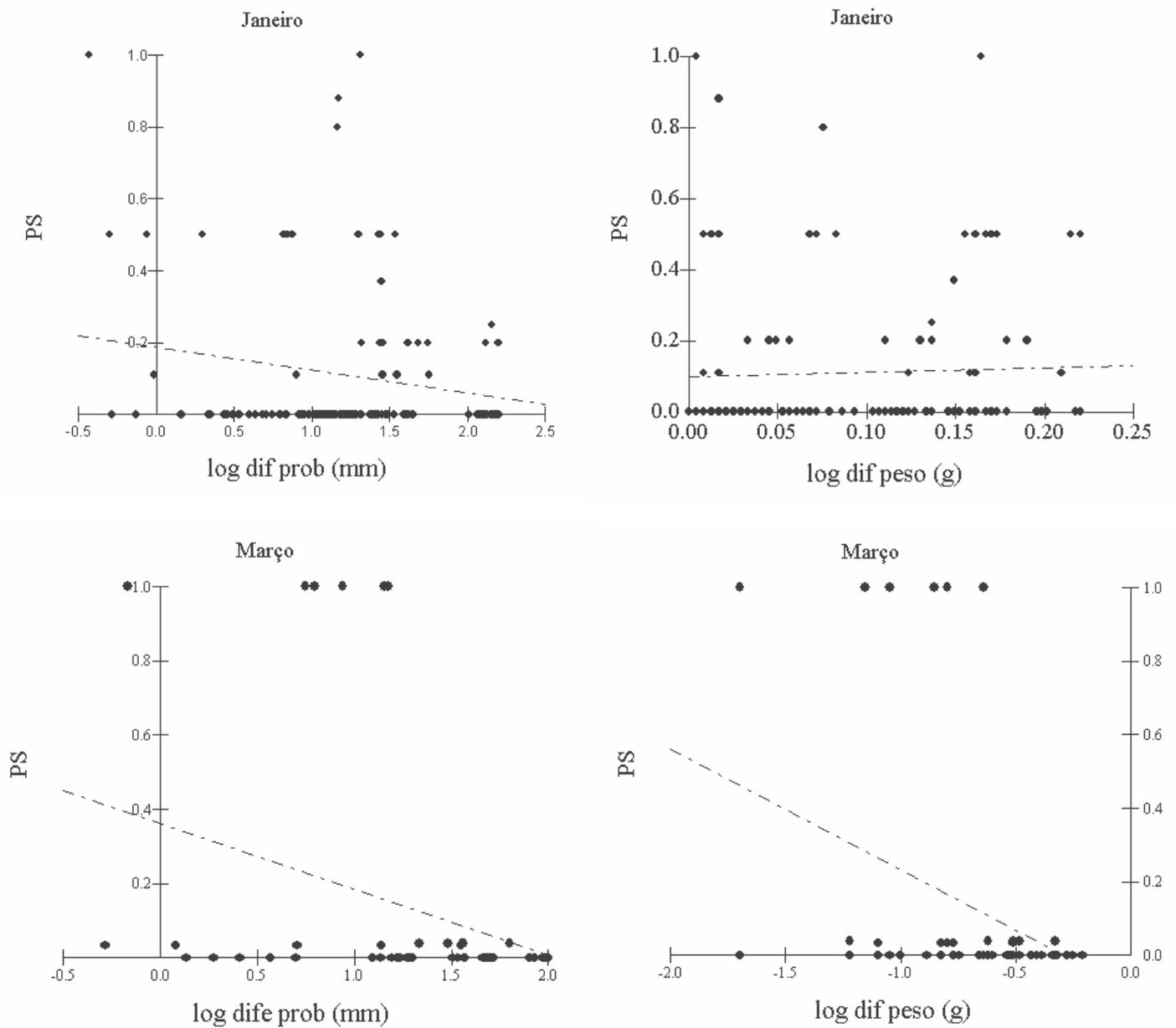
Atributos da rede	jan	fev	mar	abr	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	total
n plantas ( $P$ )	17	13	7	6	5	10	10	10	19	20	17	60
n esfingídeos ( $A$ )	16	21	10	9	5	8	9	21	15	14	13	49
Tamanho da rede ( $N$ )	33	34	17	15	10	18	19	31	34	34	30	109
Interações potenciais ( $P \times A$ )	272	273	70	54	25	80	90	210	285	280	221	2940
Conectância ( $C$ )	0,09	0,08	0,17	0,18	0,28	0,19	1,67	0,08	0,13	0,14	0,16	0,07
$\langle k \rangle$ plantas	1,53	1,77	1,71	1,67	1,4	1,5	1,5	1,6	1,89	1,95	2,12	3,22
$\langle k \rangle$ esfingídeos	1,62	1,09	1,2	1,11	1,4	1,87	1,67	0,76	2,4	2,78	2,77	3,94



**Figura 03:** Correlação entre os valores de conectância ( $C$ ) encontrados mensalmente e o tamanho ( $N$ ) da rede nos mesmos meses.



**Figura 04:** Relações entre atributos morfológicos (log transformados) e número de interações para as espécies de Spingidae no Parque Estadual da Serra do Mar entre agosto de 2005 e julho de 2006.



**Figura 05:** Relações entre as diferenças entre valores de atributos morfológicos (comprimento de probóscide e peso corporal) e o índice de similaridade proporcional (sobreposição do uso dos recursos) avaliados par a par nos meses de janeiro e março.

## CAPÍTULO IV

**Ecologia da polinização de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (Fabaceae-Mimosoidae):  
existem vantagens do sistema generalista de polinização ao sucesso reprodutivo?<sup>1</sup>**

Rubem S. de Avila Jr.<sup>2</sup> & Marlies Sazima<sup>3</sup>

1 Parte da tese de doutorado do primeiro autor.

2 Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas.

3 Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP.,  
Brasil.

4 Autor para correspondência: rubemavila@yahoo.com.br

*Resumo* (Ecologia da polinização de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (Fabaceae-Mimosoidae): existem vantagens do sistema generalista de polinização ao sucesso reprodutivo?). Foi estudada a ecologia da polinização de uma espécie de *Inga* em duas áreas de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro durante os anos de 2007 e 2008. A espécie apresentou elevada taxa de frequência de visitas às flores, tanto diurnas como noturnas e por uma grande diversidade de visitantes florais. As flores apresentam horário de abertura floral preferencialmente no início da tarde, porém algumas flores abrem no fim do período (crepúsculo). A espécie caracterizou-se por uma elevada taxa de secreção de néctar ao longo de suas 24 horas de longevidade floral. Períodos de maiores volumes observados condizem com os de maior número de visitas às flores. Além disso, não há distinção na composição química do néctar secretado por flores diurnas e noturnas, com ambas apresentando predomínio de sacarose. A espécie é mais um caso de baixa produção de frutos em comparação às milhares de flores emitidas. Os dados do presente trabalho apontam o fato de que além de fatores do sistema reprodutivo e da possível limitação na alocação de recursos na formação de frutos, haveria ainda um efeito da alta frequência e do comportamento da maioria dos polinizadores que atuariam retirando parte das políades fixadas nos estigmas.

## Introdução

As interações entre plantas e seus polinizadores estão entre os melhores exemplos de associações mutualísticas, que segundo a teoria, devem acarretar em benefícios mútuos entre o par de organismos atuantes (Janzen 1980). Diversos mecanismos vêm sendo estudados ao longo da história da biologia da polinização que atuariam de maneira a proporcionar, do ponto de vista das plantas, um ganho em suas taxas reprodutivas (produção de frutos e sementes) e no fluxo gênico através da polinização biótica. Neste sentido, a quantidade e a qualidade do serviço dos polinizadores desempenham importante papel (Herrera 1987) na seleção de características adaptativas que favoreçam a interação planta-polinizador.

Interações especializadas entre espécies vegetais e seus polinizadores e os mais atualmente difundidos sistemas generalistas destas associações (Waser et al. 1996, Jordano et al. 2003) podem ser citados como parte destes mecanismos que foram sendo selecionados ao longo da história evolutiva das angiospermas. Neste sentido, a morfologia floral atua decisivamente na determinação do conjunto de contribuintes no processo de polinização.

Flores peniciladas ou “*brush flower-type*” apresentam ampla distribuição filogenética dentro das angiospermas, apresentando grande variação no tamanho da flor, número de peças florais, presença de distintos tipos de recursos oferecidos e em alguns táxons podem ainda ser observados tubos florais formados pela fusão da base dos inúmeros filetes (Endress 1994). A variação no comprimento destas estruturas tubulares pode acarretar em maior ou menor grau de generalização do sistema de polinização, porém, quase sempre este tipo floral está associado a um grande número de visitantes florais (Haber & Frankie 1982, 1989, Koptur 1983, Moré et al. 2006). Espécies do gênero *Inga* são um bom exemplo da presença destas estruturas (Koptur

1994). Alguns estudos têm apontado o sistema de polinização de espécies deste grupo como amplamente generalista com polinizadores de diferentes grupos taxonômicos distantes filogeneticamente (Koptur 1983). Porém, apesar do grande número de possíveis polinizadores associados às espécies do gênero, a taxa de sucesso reprodutivo (produção de frutos) é marcadamente baixa em *Inga* (Koptur 1984). Neste sentido, algumas possíveis causas poderiam estar relacionadas a este fenômeno. A emissão de milhares de flores ao longo do período de floração pode ser considerada um grande atrativo aos polinizadores (Augspurger 1980), porém, caso exista uma baixa frequência de visitas e em poucas flores, a produção de frutos será afetada negativamente pela limitação de polinizadores (Knigh et al. 2005). Além disso, em espécies auto-incompatíveis, o comportamento do polinizador terá grande influência na transferência de pólen intra-específico compatível. Visitas que acarretam em deposição de pólen intra-floral, do mesmo indivíduo (geitonogamia) ou entre indivíduos aparentados, ou ainda de pólen inter-específico podem saturar a superfície estigmática com pólen inadequado ou acarretar perdas por depressão endogâmica (Arroyo 1976, Waser 1978).

A oferta de recursos florais também pode influenciar marcadamente na quantidade de visitantes florais, tanto em termos da composição química do recurso que poderia restringir o espectro de visitantes (Baker & Baker 1961, 1983, porém q.v. Galetto & Bernardelo 2003), como a dinâmica de secreção do néctar (volume e concentração) que pode estar associados a quantidade de recurso disponível para a fauna associada.

As vantagens e desvantagens do grau de especialização e generalização em sistemas de polinização estão sendo atualmente bastante discutidas, sendo que há um consenso de que os sistemas mais especializados seriam menos resilientes a distúrbios no ambiente (Stang et al. 2007), sejam eles estocásticos ou antrópicos, contrariamente ao que ocorreria em sistemas

generalistas que apresentariam maior resiliência a estes possíveis efeitos (Stang et al. 2007). Porém, a vantagem adaptativa selecionada ao longo da história evolutiva entre as espécies vegetais e seus polinizadores poderia estar associada aos êxitos reprodutivos da associação com inúmeros vetores de pólen, favorecendo a fixação de características florais e dos recursos oferecidos adequados à generalização destas interações (Torres & Galetto 2002).

Neste sentido, este estudo teve como objetivos responder as seguintes questões: i) A espécie apresenta o padrão extremamente generalista comum ao gênero? ii) Como é o padrão de oferta e produção de néctar ao longo da vida da flor e quais são suas características químicas? iii) Existe alguma relação entre o sucesso reprodutivo e a frequência e o comportamento dos visitantes florais na espécie?

## Material e Métodos

### *A espécie estudada*

O gênero *Inga* (Fabaceae-Mimosoidae) contempla ca. de 300 espécies arbóreas com distribuição restrita à América Tropical bastante representativo de Florestas Tropicais úmidas na América central e do sul (Pennington 1997). Formações Atlânticas do sudeste brasileiro apresentam relativa diversidade de espécies deste grupo. As espécies podem ser caracterizadas pelas inflorescências de coloração branca com perianto reduzido com flores visitadas por um largo espectro de visitantes florais (Léon 1966, Koptur 1983, 1984). *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* é uma espécie arbórea (4 a 10 m) bastante comum nas áreas estudadas. Apresenta inflorescências racemosas com grande emissão de flores, característica comum ao gênero (Koptur

1983, Pennington 1997). As flores apresentam perianto reduzido de coloração esverdeada com integumento piloso e grande número de estames exsertos e brancos.

### *Área de estudo*

O estudo foi conduzido nos municípios de Ubatuba (agosto e setembro de 2006 e 2007) e Registro (outubro e novembro de 2008), estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Ambas as populações estão localizadas em domínio de Floresta Atlântica de Terras Baixas. Em Ubatuba, os indivíduos estão localizados na área do Núcleo de Desenvolvimento Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar e as observações realizadas no município de Registro foram feitas em área de RPPN (Reserva particular do patrimônio natural).

### *Biologia da polinização*

Foram realizadas observações focais diurnas e noturnas (60 h) de visitantes florais com auxílio de andaimes de construção em indivíduos de fácil acesso (trilhas e áreas abertas). As características de horário de abertura e longevidade floral foram tomadas em flores de distintos indivíduos (n = 10 indivíduos). O néctar foi avaliado quanto ao volume e concentração do néctar (porcentagem de sacarose) secretado após 24 horas de antese em flores isoladas de antese diurna (início da tarde) e quanto a sua disponibilidade em flores sem isolamento prévio (“*nectar standing-crop*”) em flores abertas tanto de dia quanto de noite em diferentes horários com utilização de microseringas de 25 µl e 50 µl e refratômetro manual respectivamente. Após, as quantidades de açúcar no néctar secretado (mg) foram obtidas através dos volumes e concentrações obtidos para cada amostra (Dafni et al. 2005) segundo a fórmula:

$$\text{Açúcar (mg)} = 0,0026 + (0,00937 \cdot \text{concentração} + 0,0000585 \cdot \text{concentração}^2) \cdot \text{Vol}$$

Amostras de néctar em flores abertas à noite e de flores abertas durante o dia foram feitas em papel para cromatografia Whatman (Maidstone, England) #1 e analisadas quanto à composição dos açúcares através de espectrometria gasosa no Instituto Multidisciplinar de Biologia Vegetal da Universidade Nacional de Córdoba, Argentina (para maiores detalhes, q.v. Forcone et al.1997). As variáveis medidas do néctar entre todos os horários avaliados foram comparadas através de Teste de Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ).

#### *Suplementação de carga polínica e ação dos polinizadores*

Para avaliar a possível interferência da maciça visitação em flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* foi realizado um experimento de suplementação de carga polínica (políade) nas duas populações estudadas. Tal experimento consistiu de polinização manual com adição de uma única políade em estigmas de flores que foram posteriormente isoladas por 24 horas (FI) e em flores que foram posteriormente expostas às visitas durante as mesmas 24 horas de vida das flores (FE). As flores de ambos os tratamentos foram previamente emasculadas (somente a antera foi retirada deixando intacto o filete) para não haver possibilidade de inclusão de políades oriundas de autopolinização. O fato de apenas uma políade ser acoplada ao estigma das flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* foi devido a característica das superfícies estigmáticas serem muito diminutas, o que dificultava a adição de mais de uma políade por estigma. Após 24 horas, as flores foram inspecionadas para verificação da permanência da políade no estigma com auxílio de lupa manual. Foram utilizados três indivíduos na população de Ubatuba e 10 indivíduos na população de Registro, e para cada indivíduo foram utilizadas 10 flores sendo cinco para cada tratamento. As políades adicionadas aos estigmas eram oriundas de indivíduos distantes entre si

para evitar qualquer interferência de endogamia na fixação da políade. Para a verificação da possível diferença entre os dois tratamentos foi utilizado o teste de Wilcoxon ( $p < 0,05$ ).

## Resultados

### *Biologia floral*

A floração de *Inga subnuda luschinatiana* apresentou padrão sub-anual com dois períodos de floração observados (agosto-setembro, janeiro e março-abril) (para maiores detalhes, q.v. cap.1). A floração iniciou com flores localizadas na base da inflorescência e sequencialmente em direção ao ápice ao longo do período reprodutivo. A espécie apresentou flores com antese diurna e noturna com longevidade de um dia ( $n = 12$  flores/ 03 indivíduos). As flores diurnas iniciam seu processo de abertura ainda pela manhã (09h00) com a exposição dos estames. Estes se desenrolam e vão se alongando ao longo da manhã, sendo que a partir das 13h00 se encontram quase totalmente eretos. O estilete ainda encontra-se parcialmente enrolado com a superfície estigmática abaixo da posição das anteras e normalmente com o estigma voltado para a base da flor, porém já receptivo nesta hora do dia. As flores com antese noturna apresentaram este processo a partir das 15h00. A receptividade estigmática manteve-se ao longo de todo o período de vida da flor ( $n = 07$  flores/3 indivíduos). A produção de frutos por polinização natural foi de 0,013 % ( $n = 150$  flores).

### *Visitantes florais*

A frequência de visitas às flores de *I. subnuda* subsp. *luschinatiana* foi alta tanto durante o dia quanto à noite. Neste último período, foram observadas cinco espécies de mariposas da família Sphingidae (*Cocytius* sp., *Erynnis* sp., *Pseudosphinx tetrio*, *Xylophanes chiron*, *Pachilioides resumens*) (Fig. 4) e ocasionalmente uma espécie de morcego (*Glossophaga soricina*). A análise da carga polínica nos espécimes de Sphingidae capturados na área de Picinguaba indica que a interação com este grupo polinizador pode ser ainda mais expressiva com 17 espécies contendo políades do gênero *Inga* (corpo, asas e probóscide) (q.v. capítulo 2). Durante o dia as visitas foram realizadas pelo beija-flor territorialista, *Thalurania glaucopis* e por um beija-flor “trap-liner”, *Phaethornis* sp., três espécies de Hymenoptera-Apoidea (*Bombus morio*, *Eulaema* sp. e *Apis mellifera*) e uma espécie não identificada de vespa e ainda por duas espécies de Lepidoptera, *Heliconius* sp. (Nymphalidae) e um Hesperiiidae não identificado. A frequência de visitas (visitas.h<sup>-1</sup>) foi expressivamente maior durante a manhã (08h00 às 09h00, 19 visitas com a grande maioria de *Thalurania glaucopis*) e no meio da tarde (16h00 às 17h00, 16 visitas). Todos os visitantes apresentam comportamento adequado para o serviço de polinização contactando grande parte dos estames e estigma. A morfologia floral de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* permite que mesmo visitantes que apresentam comportamento de vôo adejado, como é o caso de esfingídeos e beija-flores, participem efetivamente da polinização. Os outros visitantes, pela característica de pousarem nas flores e pelo grande tamanho corporal, como é o caso das espécies de himenópteros, também atuam efetivamente como polinizadores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (Fig.4).

### Néctar

O néctar secretado pelas flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* apresentou composição de açúcares prevalentemente constituída por sacarose, seguida de frutose e glucose (Fig.1). Não foi observada diferença na composição de açúcares no néctar secretado em flores abertas de dia e em flores abertas durante a noite (Fig.1). Comparando-se ao padrão de secreção do néctar em flores abertas durante o dia verifica-se um significativo aumento dos volumes de néctar na parte da noite (a partir das 00h30) com o máximo valor para esta variável às 06h30 da manhã (Fig.2). Nas primeiras horas da manhã, após o período de maiores volumes secretados, houve um marcante decréscimo na taxa de secreção até às 09h30 voltando a elevar a taxa de secreção deste horário até o meio da tarde (15h30, 24 horas após a abertura das flores). Os valores de volume secretados foram significativamente distintos entre os horários (Kruskall-Wallis,  $H= 40,47$ ,  $p < 0,001$ ,  $g.l = 7$ ), principalmente entre as primeiras horas de vida das flores (15h30 e 18h30) e os períodos posteriores (03h30 e 06h30) (Fig.2). A concentração também apresentou uma variação ao longo das 24 horas avaliadas. Néctar mais concentrado foi encontrado no meio da noite (00h30) e no período da manhã às 09h30. Contrariamente, néctar mais diluído em açúcares foi obtido nas duas primeiras horas avaliadas (15h30 e 18h30). A variação observada entre as concentrações do néctar foi significativa principalmente entre os dois primeiros horários e o restante dos horários avaliados (Kruskall-Wallis,  $H= 29,74$ ,  $g.l = 7$ ,  $p = 0,0001$ ) (Fig. 2). A quantidade de açúcar (massa em mg) obtida no néctar das flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* apresenta conformidade com os outros dois parâmetros, sendo que a maior disponibilidade foi observada entre 03h30 e 06h30 e com menores valores durante as primeiras horas de vida da flor (15h30).

### *Suplementação polínica e permanência das políades nos estigmas*

Flores escolhidas aleatoriamente ( $n = 125$ ) em cinco indivíduos distintos mostraram que 40 % dos estigmas apresentavam presença de políade, na região de Picinguaba. Para o experimento de suplementação polínica, os indivíduos de *Inga subnuda* subsp. *lushinatiana* utilizados nas duas localidades (quatro em Picinguaba e sete em Registro) foram agrupados para a análise. A taxa de estigmas que mantiveram as políades adicionadas manualmente após 24 horas foi significativamente maior em flores isoladas da ação dos visitantes florais, FI ( $0,82 \pm 0,19$ ) comparada às flores que foram expostas à ação dos visitantes diurnos e noturnos, FE ( $0,29 \pm 0,26$ ) (Wilcoxon,  $Z = -2,80$ ,  $p = 0,005$ ). Em todos os indivíduos utilizados no experimento ( $n = 11$ ) houve maior proporção de políades fixadas a estigmas de flores não expostas aos visitantes (FI) (Fig.2).

## **Discussão**

A espécie estudada apresenta um sistema de polinização bastante generalista com visitas de polinizadores pertencentes a grupos taxonômicos distantes filogeneticamente, o que é bastante comum para este gênero de Fabaceae (Koptur 1983). A dificuldade da observação noturna aliada ao fato de tratar-se de uma espécie comum na área de estudo com forte sincronia de floração poderia refletir uma subestimativa da riqueza de polinizadores, principalmente quanto ao papel dos morcegos Glossophaginae frequentemente observados em outra espécie de Mimosoidae com alta produção de néctar, *Calliandra longipedicellata* (Hernández-Conrique et al. 2007). Porém, morcegos foram considerados raros em visitas às flores de outras espécies do gênero *Inga* (Koptur 1983). Aos esfingídeos observados, devem ser somadas as espécies deste grupo nas quais

foram encontradas políades características do gênero *Inga* (para maiores detalhes, q.v. capítulo 3), o que poderia aumentar a importância da associação entre esfingídeos e esta espécie de *Inga* na área do estudo.

Os altos valores de recurso oferecido apresentados pela espécie estudada, tanto pelo volume secretado quanto pela alta densidade de indivíduos na área aliado ao grande número de flores emitidas por indivíduo em seu estágio reprodutivo, representam uma importante fonte de recursos alimentares para a variada fauna associada. Isto fica evidente quando se observam os altos valores de retirada de néctar, tanto pelos visitantes diurnos quanto pelos visitantes noturnos (Fig.2). Assim, a espécie teria um importante papel na manutenção destes grupos animais na área de estudo. A prevalência de sacarose na constituição química do néctar da espécie estudada apresenta conformidade com outras espécies do gênero estudadas até o momento (Koptur 1994). Tal característica poderia ser indício de uma forte associação entre o gênero e a polinização por esfingídeos. A fixação de caracteres morfológicos ou fisiológicos deve estar ligada aos polinizadores mais eficientes (Stebins 1970) e embora o sistema seja extremamente generalista, os esfingídeos devem atuar de maneira bastante efetiva na polinização da espécie. Tal comparação foi realizada em outros estudos com sistemas mistos de polinização e apontam para este fato (Fleming et al. 1996, Young 2002, Wolff et al. 2002, Avila Jr. 2005). Sistemas mais generalistas poderiam ter evoluído como estratégia para minimizar as flutuações espaciais e temporais da disponibilidade deste grupo de polinizadores, e a composição química do néctar rica em sacarose poderia ser uma característica ancestral bem estabelecida na história evolutiva da interação com os polinizadores esfingídeos mais eficientes.

Interações generalistas estão comumente relacionadas a um acréscimo em taxas reprodutivas devido a contribuição de diversos vetores polinizadores (Wolff et al. 2002, Avila Jr.

2005, Saleen Dar et al. 2006). Porém, alguns poucos estudos têm apontado o fato de que elevadas taxas de frequência de visitas poderiam interferir negativamente no sucesso reprodutivo (Willmott & Burquez 1996). Sendo assim, *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* poderia estar alocando grande parte de seus recursos nutricionais para a alta produção de néctar (Pyke 1991) e em contrapartida, não ter elevado suas taxas de sucesso reprodutivo esperadas com a alta frequência de visitas às suas flores. Assim, embora outros fatores possam atuar em baixas taxas de produção de frutos: endogamia, comportamento dos polinizadores (autogamia e geitonogamia) (Koptur 1983, Jersáková & Johnson 2006), poderíamos somar a estes o possível papel da elevada frequência de visita dos polinizadores em *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (Willmott & Burquez 1996). O comportamento dos visitantes que pousam bruscamente nas flores ou batem fortemente suas asas nas flores durante o vôo adejado aliado ao diminuto tamanho do estigma em relação às políades poderia ter o efeito de retirá-las após a polinização ter sido efetuada.

Plantas especialistas devem sofrer com possíveis efeitos disruptivos das associações bastante restritas entre planta-polinizador (Johnson et al. 2004), porém, espécies generalistas também poderiam apresentar consequências negativas desse sistema, como a alta taxa de pólen parental em espécies com grande emissão de flores (Arroyo 1976), alta taxa de produção de recurso (Pyke 1991, Jersáková & Johnson 2004), diminuição da área da superfície estigmática para o pólen adequado com pólen inter-específico (Waser 1978) ou ainda a retirada das políades depositadas nos estigmas pelos polinizadores, como mostrado neste estudo. Porém, efeitos da baixa disponibilidade de recursos nutricionais ou distintos padrões de alocação dos mesmos em distintas fases da vida da planta são importantes agentes limitadores na produção de frutos de algumas espécies vegetais. O efeito apontado pelos resultados deste estudo aponta uma consequência negativa da excessiva visitação às flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* em

nível pré-zigótico, o que não descarta os efeitos pós-zigóticos de outros fatores talvez mais importantes para o sucesso reprodutivo desta espécie.

Outro importante ponto a ser destacado seria o possível efeito que espécies generalistas teriam em guildas particulares. Espécies prevalentemente esfingófilas apresentam baixa densidade de indivíduos e baixo número de flores por indivíduo, sendo assim, *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* poderia ter um papel ambíguo no sistema em estudo, pois atuaria tanto no sentido de manter a fauna de esfingídeos na área por alguns meses oferecendo recurso em grande disponibilidade como poderia diminuir a frequência de visitas às flores de outras espécies mais restritas quanto aos polinizadores. Estudos que avaliem o papel desses possíveis efeitos nas diferentes guildas seriam fundamentais para o entendimento do verdadeiro papel de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* na comunidade vegetal na área.

*Agradecimentos:* para M.Pinheiro, M.B.F. Canela e G.S.Girardi pelo auxílio nos trabalhos de campo na região de Picinguaba, J.E. Meireles pela identificação da espécie estudada, Secretaria do Meio Ambiente do estado de São Paulo pela licença de pesquisa nas áreas de estudo, FAPESP (bolsa para R. S. Avila Jr., proc. n° 04/14354-0 e Auxílio à Pesquisa para M. Sazima, proc. n° 05/01354-4) e CNPq. Este trabalho também foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade ([www.biota.org.br](http://www.biota.org.br)). Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005.

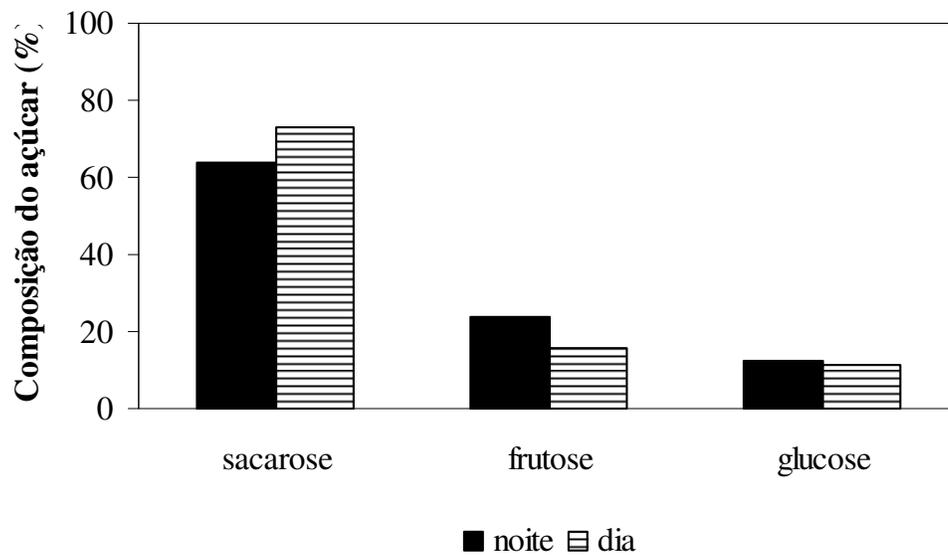
### Referências bibliográficas

- Arroyo, M.T.K. 1976. Geitonogamy in a animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. **Taxon** 25: 543-548.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. **Evolution** 34:475-488.
- Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. **Quarterly Review of Biology** 36: 64- 73.
- Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. **Quarterly Review and Biology** 36: 64-73.
- \_\_\_\_\_, Baker, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *In*: Jones, C.E., Little, R.J. (eds.). **Handbook of Experimental Pollination Biology**. Van Nostrand, New York.
- Dafni, A. 2005. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford University Press, Oxford.
- Dar, S., Coro Arizmendi, M., Valiente-Banuet, A. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatuscereus marginatus* (Cactaceae) in Central México. **Annals of Botany** 97:423-237.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fleming, T.H., Tuttle, M.D., Horner, M.A. 1996. Pollination biology and relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of sonoran desert columnar cacti. **The Southwestern Naturalist** 41 (3): 257- 269.
- Forcone, A., Galetto, L., Bernardello, G. 1997. Floral nectar quimical composition of some species from Patagonia. **Biochemical Systematic Ecology** 25:395-402.

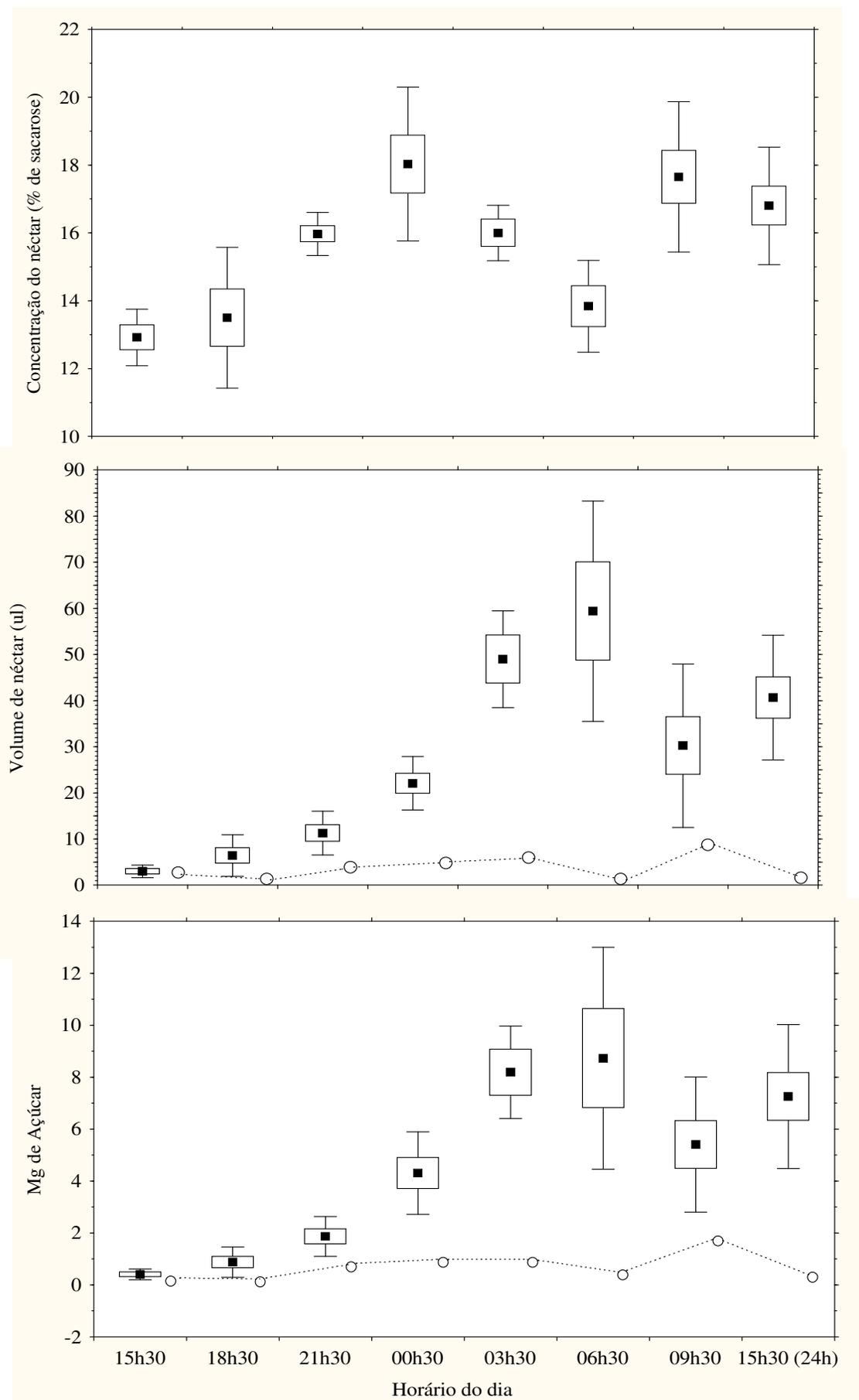
- Galetto, L., Bernardelo, G. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal's visitors matter? **Plant Systematics and Evolution** 238: 69-86.
- Haber, W. A., Frankie, G. W. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. **Ecology** 63 (6):1741-1750.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rica dry forest (Sphingidae). *Biotropica* 21 (2): 155- 172.
- Hernández-Conrique, D., Ornelas, J.F., García-Franco, J.G., Vargas, C.F. 2007. Nectar production of *Calliandra longipedicellata* (Fabaceae: Mimosoidae), an endemic Mexican shrub with multiple potential pollinators. **Biotropica** 39(4): 459-467.
- Herrera, C. 1987. Components of pollinator "quality": comparative analyses of a diverse insect assemblage. **Oikos** 50: 79-90.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? **Evolution** 34:611-612.
- Jersáková, J., Johnson, S.D. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. **Oecologia** 147:60-68.
- Johnson, S.D., Neal, P.R., Peter, C.I., Edwards, T.J., 2004. Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). **Biological Conservation** 120:31-39.
- Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. **Ecology Letters** 6: 69-81.
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi, J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash M. R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J., Ashman, T. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: patterns and process. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** 36:467-97.

- Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoidae). **Systematic Botany** 8(4): 354-368.
- \_\_\_\_\_. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoidae). **Evolution** 38(5): 1130-1143.
- \_\_\_\_\_. 1994. Floral and extrafloral nectars of Costa Rican *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. **Biotropica** 26(3): 276-284.
- Léon, J. 1966. Central american and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). **Annals of Missouri Botanical Garden** 53:365-459.
- Moré, M., Sersic, A., Coccuci, A. 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii* a legume species with brush-type flowers. **Biological Journal of Linnean Society** 88: 579-592.
- Pennington, T.D. 1997. **The genus *Inga***. Royal Botanical Garden, Kew, UK.
- Pyke, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? **Nature** 350: 58-59.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L., Meijden, E.V.D. 2007. Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? **Oecologia** 151:442-453.
- Waser, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. **Ecology** 59(5): 934-944.
- \_\_\_\_\_, Chittka, L., Price, M.V., Williams, N., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** 77: 1043-1060.
- Willmott, A.P., Burquez, A. 1996. The pollination of *Merremia palmeri* (Convolvulaceae): Can hawk moths be trusted? **American Journal of Botany** 83(8): 1050-1056.

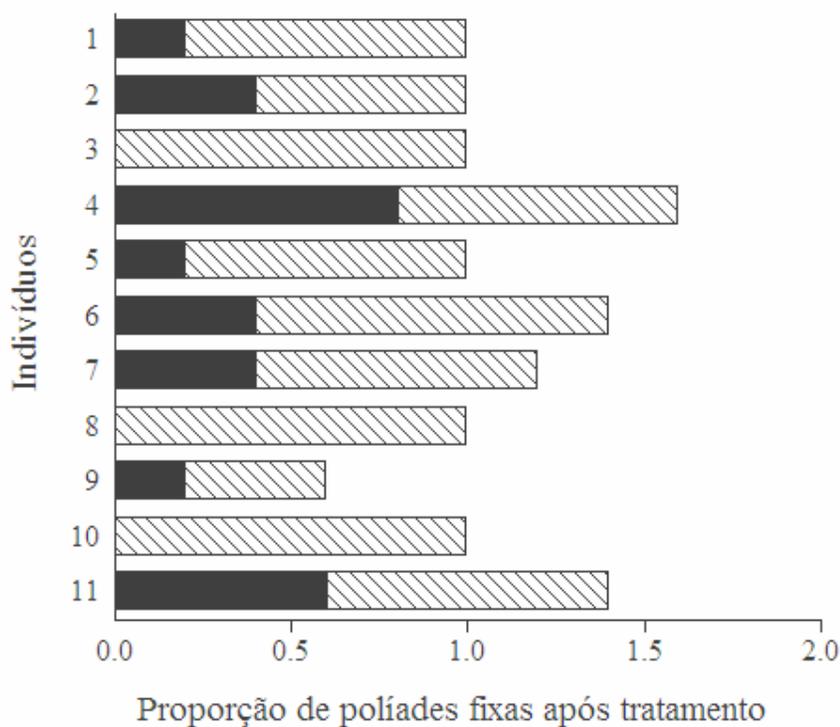
- Wolff, D., Braun, M. & Liede, S. 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): a sphingophilous plant visited by hummingbirds. **Plant Biology** 5: 71-78.
- Young, H. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). **American Journal of Botany** 89 (3): 433- 440.



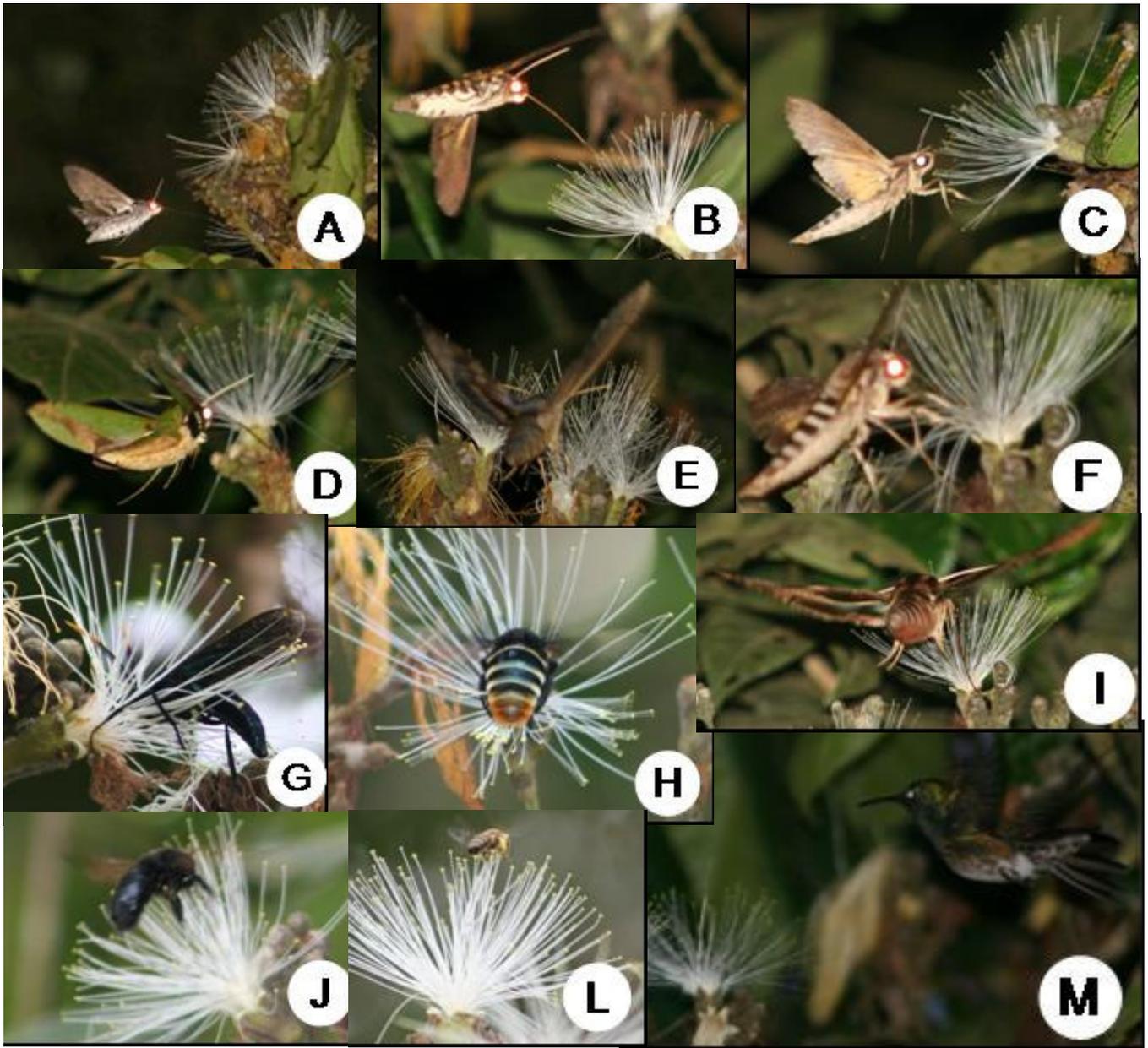
**Figura 01:** Composição de açúcares no néctar secretado pelas flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* nos dois períodos de abertura floral.



**Figura 02:** Produção de néctar em três variáveis observadas ao longo de 24 horas de flores de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* em Ubatuba, SP. Os dados de produção estão representados pelos “box-plots” e as linhas pontilhadas referem-se a disponibilidade de néctar (“*nectar standing-crop*”).



**Figura 03:** Resultados dos tratamentos de suplementação de políades em estigmas de floreas em *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* nas populações de Ubatuba e Registro, SP. As barras horizontais referem-se aos 11 indivíduos utilizados no experimento. As proporções referem-se ao total de 10 flores utilizadas em cada indivíduo. Porção preta da barra refere-se às políades fixas em flores expostas aos visitantes florais (FE), enquanto a porção hachurada da barra refere-se às políades que permaneceram fixadas nos estigmas em flores isoladas dos visitantes (FI).



**Figura 04:** Visitantes florais diurnos e noturnos de *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* observados na população de Ubatuba, SP. A) *Pseudosphinx tetrio*, B) *Cocytius* sp., C) *Erynnis oenotrus*, D) *Xylophanes chiron*, E) *Pachilioides resumens*, F) *Erynnis* aff. *oenotrus*, G) Hymenoptera- Vespoidea não identificado, H) *Eulaema* sp., I) *Pachilioides resumens*, J) *Bombus morio*, L) *Apis mellifera* e M) *Thalurania glaucopis*.

### Considerações finais

Estudos sobre a ecologia da polinização de comunidades vegetais ou guildas específicas são promissores no sentido de possibilitar o entendimento de alguns processos estruturadores das características das interações entre plantas e polinizadores, principalmente em sistemas tão diversos como o caso da Floresta Atlântica. A distribuição temporal da comunidade de polinizadores e a fenologia reprodutiva das espécies potencialmente esfingófilas avaliadas no estudo apresentaram forte convergência, o que pode corroborar a idéia de ajustamento fenológico de ambos os grupos, visto que em comparação a resultados gerados através de modelos nulos, o padrão encontrado foi significativo. Tal aspecto reforça a idéia de que florescer de forma agregada pode ser vantajoso em guildas de plantas em que as frequências de visitas de seus polinizadores são baixas e a disponibilidade dos mesmos flutua temporalmente. Neste sentido, vale salientar que diferentes mecanismos reprodutivos associados a distintos padrões morfológicos das espécies vegetais podem atuar minimizando efeitos da possível competição inter-específica dentro da guilda em questão.

A guilda esfingófila avaliada no presente estudo vem somar dados a um sistema até então pouco compreendido, principalmente pelas dificuldades de inferências precisas das interações existentes. Neste sentido, a utilização das técnicas palinológicas se mostrou bastante favorável e promissora em estudos futuros desta natureza. Mais do que isso, os dados do presente trabalho apontam o fato de que a riqueza das espécies vegetais utilizadas como fonte de recursos florais por parte dos esfingídeos supera sobremaneira o número de espécies que apresentavam características de esfingofilia. Isso pode ser um forte indicativo de que o conjunto de espécies

polinizadas pelos esfingídeos pode abranger tipos florais mais diversificados do que pressupõe o conceito de síndrome de polinização.

As interações planta-esfingídeos vistas como teias ou redes complexas trazem subsídios para a compreensão da estrutura das interações na guilda e o papel de cada espécie dentro deste sistema. Assim, espécies-chave do grupo das plantas podem ser elencadas, tais como as espécies de *Inga*. O gênero concentrou grande parte das conexões com a fauna de esfingídeos coletados na região, o que aponta para seu importante papel na manutenção da comunidade de Sphingidae como fonte de recurso alimentar. Tal papel contrasta com as conseqüências desta grande generalização quanto aos polinizadores. Sistemas amplamente generalistas, teoricamente, podem acarretar em vantagens reprodutivas, pois além da maior resiliência destas espécies a possíveis eventos estocásticos negativos, apresentariam maiores taxas de visitação, o que no caso das milhares de flores emitidas pelas espécies de *Inga* poderia ser vantajoso. Porém, o que foi visto é que a generalização dos visitantes florais deve ter limitação em suas vantagens e nem sempre estão diretamente associadas a vantagens reprodutivas.

Sistemas mutualísticos são bastante favoráveis a exploração de importantes forças ecológicas fundamentais na dinâmica evolutiva. Assim, aprimorar metodologias que facilitem a quantificação das interações, uso dos recursos, tanto do ponto de vista das plantas, quanto dos esfingídeos, são fundamentais para estudos futuros.