

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

Instituto de Biologia

Curso de Ciências Biológicas



Trabalho de Conclusão de Curso

Fatores estruturadores de uma rede de interações mutualísticas

Sphingidae-planta no extremo sul do Brasil

Andreza de Ávila Lautenschleger

Pelotas, 2018

Andreza de Ávila Lautenschleger

Fatores estruturadores de uma rede de interações mutualísticas

Sphingidae-planta no extremo sul do Brasil

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Licenciada em Ciências Biológicas.

Orientador: Cristiano Agra Iserhard

Coorientador: Jeferson Vizentin-Bugoni

Pelotas, 2018

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

L389f Lautenschleger, Andreza de Ávila

Fatores estruturadores de uma rede de interações mutualísticas sphingidae-planta no extremo sul do Brasil / Andreza de Ávila Lautenschleger ; Cristiano Agra Iserhard, orientador ; Jeferson Vizentin-Bugoni, coorientador. — Pelotas, 2018.

33 f.

Trabalho de Conclusão de Curso (Licenciatura em Ciências Biológicas) — Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2018.

1. Acoplamento morfológico. 2. Campos sulinos. 3. Modularidade. 4. Interações planta-polinizador. 5. Sobreposição fenológica. I. Iserhard, Cristiano Agra, orient. II. Vizentin-Bugoni, Jeferson, coorient. III. Título.

CDD : 581.166

Andreza de Ávila Lautenschleger

Fatores estruturadores de uma rede de interações mutualísticas Sphingidae-planta
no extremo sul do Brasil

Trabalho de Conclusão de Curso aprovado, como requisito parcial, para obtenção do
grau de Licenciatura em Ciências Biológicas em Instituto de Biologia, Universidade
Federal de Pelotas.

Data da Defesa: 27 de novembro de 2018

Banca examinadora:

Prof. Dr. Cristiano Agra Iserhard (orientador)

Doutor em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof^a. Dr^a. Raquel Lüdtkke

Doutora em Botânica pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Junior

Doutor em Ecologia pelo Imperial College University

Agradecimentos

A conclusão deste trabalho traz consigo o final de um ciclo que só foi possível graças ao apoio, incentivo e ajuda de todos os citados aqui. A esses eu expresso os meus mais sinceros agradecimentos, e prometo empregar o meu diploma, com amor e consciência, em causas e projetos que irão honrá-los.

Primeiramente gostaria de agradecer a Universidade Federal de Pelotas pela oportunidade de ensino público e gratuito. Aos componentes do Instituto de Biologia o meu muito obrigada por tornar esse ensino de ótima qualidade, em especial agradeço aos professores pelos conhecimentos compartilhados e pelo incentivo.

Aos meus orientadores a minha eterna gratidão pelo apoio e ensinamentos no decorrer desse projeto. Ao professor Cristiano Agra Iserhard o meu muito obrigada por todo o apoio, carinho, dedicação e tempo investido. Eu tenho certeza que ter sido tua orientada moldou a profissional que eu serei. Cris a tua visão sobre o processo de iniciação científica e a maneira como tu conduz esse me deu forças para concluir esse TCC. Tenho convicção de que se houvesse mais professores com a tua sensibilidade não existiriam tantos casos de desistência e desânimo no meio acadêmico. Afinal tu não apontas a linha de chegada e nem “dá uma carona”, tu mostras o caminho, e por isso tens o meu respeito e a minha admiração.

Ao querido Jeferson Vizentin-Bugoni eu agradeço por ter me apresentado esse mundo de interações e me mostrado como explorá-lo. Jef muito obrigada pelo tempo, paciência e confiança. Várias vezes eu achei que não iria conseguir finalizar esse trabalho da maneira idealizada, mas a tua perseverança não me deixou parar. Agora eu percebo que todas as vezes que tu me cobraste mais e melhor era porque tu sabias que eu poderia fazer mais e melhor. E este TCC é a prova de que estavas certo. Eu espero um dia ser uma pesquisadora tão boa quanto tu és, e poder retribuir tudo o que tu fez e faz por mim.

Um trabalho de campo nunca se faz sozinha, e portanto agradeço aos meus colegas de laboratório pela ajuda. Obrigada Juliana Chagas pelas horas de campo compartilhadas. Obrigada Mariana Gallo pelo carinho e amizade construída entre um chimarrão e outro. Obrigada Aline Richter pela companhia nas tardes silenciosas de trabalho. Obrigada Karine Gawlinski pelas noites em campo. A Lis Cavalheiro o meu agradecimento não cabe em palavras. Lis tu esteves comigo na escolha de um

orientador, na elaboração desse projeto, e em cada novo desafio – dentro e fora da faculdade. As coisas que aprendemos juntas extrapolam os currículos e publicações. Tu foste a minha dupla por toda essa graduação, e é uma satisfação pra mim te ter como amiga e saber que serás a minha dupla onde quer que eu vá (aliás, a nossa dupla agora é um trio).

Agradeço muito a todas pessoas que tornaram especial esses anos de formação. Jardel obrigada por estar comigo na escolha desse curso, e por ter me ajudado a sustentar essa escolha. O teu apoio me faz acreditar que sou capaz, e a tua companhia tornou esses anos mais prazerosos. Emily obrigada por fazer parte da minha vida e pela oportunidade de te ver crescer. Halana muito obrigado pelo simples fato de ser minha irmã, e por escolher ser muito mais do que isso. Gurias, o amor de vocês provem de uma fonte inesgotável e me trouxe alento em tempos difíceis e sorrisos em tempos de festas.

Sou grata a todos os amigos e colegas que encontrei nesse lugar. Em especial a Adriéle Silva por todos os cafés pós-almoço e micos compartilhados. E a Laura Barreto por todos os abraços de bom dia que recarregavam as energias com força extra para encarar a rotina. Vocês são duas mulheres incríveis, e me trazem orgulho e alegria por ter participado das suas formações. Eu estou extremamente ansiosa para assistir as suas realizações profissionais e conquistas pessoais que estão por vir.

Por último, mas definitivamente mais importante, o meu muito obrigada a minha mãe. Ao decorrer desse texto eu agradei várias pessoas pela confiança, mas ninguém nunca colocou tanta certeza no meu sucesso quanto tu mãe. Tu não duvidaste nem por um segundo, nem mesmo quando passamos pelos momentos mais difíceis, nem mesmo quando parecia impossível. A tua força e o teu amor me fizeram levantar, e se hoje comemoramos a conclusão desse curso é graças a ti. Muito obrigada por ter trabalhado todos os dias sem descanso, por ter garantido uma educação de qualidade, por ter feito da nossa felicidade a tua prioridade. Essa conquista é nossa, e vai ser com ela que eu vou retribuir tudo aquilo que tu fizeste por mim. Te amo.

Resumo

LAUTENSCHLEGER, Andreza. **Fatores estruturadores de uma rede mutualística Sphingidae-planta no extremo sul do Brasil**. 2018, 33f. Trabalho de Conclusão de Curso, Instituto de Biologia - Graduação em Ciências Biológicas – Licenciatura, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2018.

A polinização é a interação mutualística entre plantas e animais, que garante a reprodução das angiospermas e manutenção de diversos animais, e, portanto é de suma importância para a estrutura e funcionamento das comunidades. Interações planta-polinizador podem ser investigadas através de rede complexas, que permitem descrever a estrutura das interações e avaliar seus determinantes. Usando modelos nulos, análise de verossimilhança e seleção de modelos, este trabalho teve como objetivo (i) descrever a topologia da rede, com foco na existência de modularidade; (ii) investigar a influência de morfologia e fenologia na formação de módulos; (iii) averiguar a importância relativa da abundância das espécies, da sobreposição fenológica, e do acoplamento morfológico como preditores das interações Sphingidae-planta. Para tal, foi elaborada uma rede de interações Sphingidae-planta no município do Capão do Leão através da metodologia de observações focais. Constatamos que a rede apresenta estrutura modular, com quatro módulos estabelecidos e a frequência das interações foi melhor predita pela combinação de sobreposição fenológica e acoplamento morfológico. Além disso, os modelos que possuíam a abundância como preditora foram os que mais se afastaram da rede observada, demonstrando assim que esse fator não é um bom determinante das interações no sistema estudado. Em suma, nossos achados ressaltam a importância dos links proibidos em sistemas com grande variação morfológica dos atributos das espécies, e evidenciam restrição na abrangência das síndromes de polinização, uma vez que essas não contemplam todas as escolhas alimentares dos esfingídeos.

Palavras-chave: acoplamento morfológico; campos sulinos; interações planta-polinizador; modularidade; sobreposição fenológica.

Abstract

LAUTENSCHLEGER, Andreza. **Determinants of a mutualistic Sphingidae-plant interaction network in southernmost Brazil**. 2018, 33p. Course Completion Work, Institute of Biology - Undergraduate Degree in Biological Sciences - Licenciatura, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2018.

Pollination is a mutualistic interaction between animal and plant which is responsible for angiosperm reproduction and animal survival being, therefore, important for community structuration. Animal-plant interactions may be studied as complex networks, which allows the description of network structure and its determinants. Using nulls models, likelihood analysis and models selection, the aims of this work are to (i) describe the network topology, focusing on modularity; (ii) investigate the influence of morphology and phenology on the emergence of modularity; and (iii) investigate the relative importance of abundance, morphological and temporal matches as drivers of frequencies of interactions. . For this, a network of Sphingidae-plant interactions was elaborated in the municipality of Capão do Leão through the methodology of focal observations. We report a modular topology with four modules associated to traits, phenology and behavior, and that interaction frequencies were more influenced by morphological and temporal matching than species abundances. These results show that plant abundances play a minor role in the system. In short, our findings highlight the importance of forbidden links in this system, which has high morphological variation of species traits, and unveil the limitation of 'pollination syndromes' concept, since several plants used by Sphingidae do not fit within the predicted set of traits.

Keywords: grasslands; hawkmoths; modularity; morphological matching; phenological overlap; plant-pollinator interactions.

Sumário

1. Introdução-----	07
1.1 Objetivo geral -----	11
1.2 Objetivos específicos -----	11
1.3 Hipóteses -----	12
2. Materiais e métodos -----	13
2.1 Área de estudo -----	13
2.2 Amostragem -----	13
2.3 Análise de dados -----	14
3. Resultados -----	16
3.1 Rede de interações -----	16
3.2 Modularidade -----	18
3.3 Determinantes das frequências de interações -----	20
4. Discussão -----	21
5. Conclusão-----	24
Referências -----	25
Apêndices -----	29
Apêndice A -----	30

1. Introdução

A complexidade da estrutura e funcionamento das comunidades está diretamente relacionada às interações ecológicas (DEL-CARO, 2012). Essas interações são formadas pela associação entre múltiplos organismos, que se relacionam, disponibilizando ou usufruindo de recursos demandados para alimentação, reprodução e/ou abrigo (AGOSTINI et al., 2014). Dentro os tipos de interação, a polinização é uma das principais formas de mutualismo entre animais e plantas (DEL-CARO, 2012). Essas interações mutualísticas são fundamentais entre as angiospermas e os insetos, as quais se acredita terem sido cruciais para a grande diversificação de ambos os grupos (DEL-CARO, 2012). Esse mutualismo é estabelecido a partir da necessidade do animal de se alimentar, somada à necessidade da maioria das plantas de terem pólen transportado entre indivíduos para a reprodução cruzada (AGOSTINI et al., 2014). Acredita-se que as primeiras relações de polinização tenham ocorrido acidentalmente a partir da herbivoria, tendo evoluído para o mutualismo, com o benefício mútuo entre os organismos envolvidos (SILINGARD, 2012).

O mutualismo da polinização consiste em trocas de 'serviços' entre os parceiros, entretanto, a balança que avalia o *trade off* do quanto se fornece e o quanto se recebe é muito importante para a estabilidade e evolução destas interações (AGOSTINI et al., 2014; SILINGARD, 2012). Enquanto as plantas precisam da transferência interespecífica eficiente de pólen ao menor custo energético possível, os insetos procuram obter a maior quantidade de recurso com o mínimo gasto de energia (AGOSTINI et al., 2014). Assim sendo, as relações entre plantas e polinizadores são complexas e, em alguns casos, podem ocorrer através do processo de co-evolução difusa entre estes grupos, otimizando a exploração desses recursos (SILINGARD, 2012). O conjunto de atributos florais, que auxilie ou facilite a

polinização por um determinado vetor (biótico ou abiótico) é conhecida como síndrome de polinização (RECH et al., 2014a). Atualmente há um debate sobre a aplicabilidade deste termo nas relações ecológicas. Para Waser et al. (1996), por exemplo, existem relativamente poucos casos em que a especialização morfológica entre planta e polinizador seja capaz de gerar uma barreira mecânica que impeça a interação com múltiplos parceiros.

Ainda assim, é notável que diversos grupos de plantas evoluíram características convergentes que otimizam a atração e polinização por mariposas da família Sphingidae (Lepidoptera) (FREITAS et al., 2014). Essas espécies vegetais, conhecidas como esfingófilas, apresentam características morfológicas comuns, tais como: antese noturna, cores albas, ausência de guia de néctar, longos tubos florais e liberação de odor (RECH et al., 2014b). O néctar é o único recurso disponível e fica depositado na base dos tubos florais, que são, geralmente, estreitos, longos e cobertos por tricomas, fazendo com que o recurso fique limitado aos visitantes com língua longa (OLIVEIRA et al., 2014). As mariposas da família Sphingidae são caracterizadas por apresentarem corpos robustos e, na fase adulta, serem exclusivamente nectarívoras, por seus hábitos noturnos - ou crepusculares - e probóscides, geralmente, bem desenvolvidas e de comprimentos variados (RECH et al., 2014b; SPECHT et al., 2008).

Possivelmente, a evolução de plantas esfingófilas seja uma consequência evolutiva resultante de minimização de competição interespecífica por vetores de pólen. Isso porque, ao se especializarem para atrair Sphingidae, elas ocupam um nicho diferenciado de polinização reduzindo a chance de deposição errônea de pólen (AMORIM, 2012; JOHNSON et al., 2017). Ainda que a ocorrência dessa síndrome seja comum (RECH et al., 2014b), as mariposas envolvidas nela são geralmente insetos generalistas (possuem várias fontes alimentares) (AMORIM, 2012; JOHNSON et al., 2017). A morfologia do aparelho bucal dessas mariposas possibilita a visita de uma ampla gama de flores, sejam essas esfingófilas ou não. Em contrapartida, as plantas ao se especializarem para atraírem esfingídeos limitam a visita aos polinizadores mais eficientes (JOHNSON et al., 2017; SAZATORNIL et al., 2016). Essa relação assimétrica é frequente em sistemas de polinização, na qual não há reciprocidade na intensidade de dependência dos envolvidos (VÁZQUEZ, 2009).

Redes de interações compõe uma abordagem recente para estudar as relações mutualísticas planta-polinizador em nível de comunidades (VIZENTIN-BUGONI et al., 2014). As redes de interações são descritas a partir de uma série de estatísticas agregadas (métricas), que ilustram a estrutura da rede, tais como padrões de especialização e topologia. Através dessas redes é possível inferir processos que determinam os padrões organizadores e estruturadores das interações nas comunidades (FREITAS et al., 2014). Alguns fatores são fortemente consolidados na literatura como estruturadores de redes de interações são: (i) a abundância, onde espécies mais abundantes tendem a interagir mais frequentemente pela maior probabilidade de encontro com seus recursos; (ii) a morfologia, onde pares de organismos só podem interagir quando possuem morfologias compatíveis; e (iii) a fenologia, onde a sobreposição de ocorrência é determinante para as interações das espécies. Nesse sentido, acoplamento morfológico e sobreposição fenológica dos organismos formam os chamados *links proibidos*, que são interações impossibilitadas de ocorrer pelo desencontro desses fatores. Embora estudos que descrevem os padrões de interações e seus determinantes tenham aumentado, ainda pouco se sabe sobre a importância relativa dos processos que determinam a frequência das interações (VÁZQUEZ et al., 2009; VIZENTIN-BUGONI et al., 2014). Abordagens mais recentes apontam que, além da abundância, da morfologia e da fenologia, existem outros fatores que contribuem para a estruturação das redes, tais como a história evolutiva medida através de relações filogenéticas dos organismos e a relação de competição entre eles (PERALTA, 2016; VENAIL et al., 2014).

Dentro deste contexto, uma das principais métricas topológicas de redes de interações é a modularidade, que ocorre quando subconjuntos de espécies interagem mais entre si do que com os demais membros da comunidade, formando módulos de interações (FREITAS et al., 2014). A formação desses módulos sugere uma especificidade das interações na comunidade, que pode ser associada a processos ecológicos e evolutivos (FREITAS et al., 2014; MARUYAMA et al., 2014).

Johnson et al. (2017) investigaram, através de conjunto de dados de nove regiões biogeográficas, se existem nichos distintos de polinização por SpHINGIDAE definidos pela diferença de comprimento de probóscides dessas mariposas, e avaliaram a especialização desse sistema de polinização através de redes de interações. Eles perceberam que as mariposas com probóscides mais longas são, em

geral, generalistas, e possuem acesso ao néctar energeticamente mais rico oferecido pelas plantas com longos tubos florais. Em contrapartida, essas espécies restringem os seus nichos de polinização e recebem menor número de espécies visitantes florais (porém altamente eficientes) do que as plantas com tubos florais curtos. Desse modo, o tamanho das probóscides dos Sphingidae exerce uma pressão seletiva sobre o comprimento do tubo floral e da quantidade de néctar ofertado.

Sazatornil et al. (2016) avaliaram se as frequências das interações polinizador-planta são determinadas pelo acoplamento morfológico entre o aparelho bucal e o tubo floral, pela abundância (hipótese da neutralidade) ou pelas restrições ecológicas (links proibidos), e a maneira como esses padrões determinam a estrutura da rede de interações Sphingidae-planta em cinco comunidades – distribuídas em quatro regiões biogeográficas na América do Sul. Houve convergência nos atributos morfológicos de Sphingidae de plantas nas cinco comunidades, e a hipótese do acoplamento morfológico foi a melhor preditora em três dessas comunidades. Nas outras, as interações foram melhor preditas pela hipótese de neutralidade. Esses resultados ressaltam a co-evolução difusa dos atributos fenotípicos entre plantas e polinizadores, além de demonstrar a importância da morfologia na estruturação de redes de interações.

Maruyama et al. (2014) estudaram outro sistema de polinização, uma rede de interações beija-flor - planta no Cerrado brasileiro, avaliando se a frequência das interações era melhor predita pelo acoplamento da morfologia e/ou fenologia das espécies e/ou distribuição espacial, pela disponibilidade de néctar ofertado ou se pela abundância das espécies (neutralidade). Além disso, avaliaram se esses fatores contribuíram para a formação de uma rede modular. As frequências de interação foram melhor preditas pela morfologia, fenologia e habitats ocupados pelas espécies, enquanto a abundância das espécies e a disponibilidade de néctar não foram bons preditores. Além disso, a rede foi modular, e esses módulos foram associados com a especialização morfológica e ocupação de habitats distintos.

Também investigando interações beija-flor - planta, Vizentin-Bugoni et al. (2014) avaliaram a importância relativa da abundância das espécies e das interações proibidas na determinação da estrutura de uma rede de interação na Floresta Atlântica. Os autores encontraram que a sobreposição fenológica e acoplamentos morfológicos são mais relevantes para prever as interações do que a abundância.

Concluíram, portanto, que a abundância pode ter uma importância menor na estruturação das redes do que a restrições impostas pelos nichos das espécies

Os campos sulinos estão inseridos no Bioma Pampa, que se expande pelo Nordeste da Argentina, Uruguai, e, no Brasil, está restrito ao Rio Grande do Sul onde ocupa uma área de 176.496 km² (BRASIL, 2017; GOULART, 2014). O Pampa possui formações vegetais heterogêneas, abrangendo pradarias, áreas de banhados, matas ciliares e matas de restingas. Cada uma dessas formações desempenha uma função ecológica importante, seja na manutenção de recursos hídricos e pluviais, ou de serviços ecossistêmicos como a polinização, produção de forragem vegetal para pecuária, entre outros (OLEQUES, 2016). A flora do bioma é representada, principalmente pelas famílias vegetais Poaceae, Fabaceae, Asteraceae e Cyperaceae (GOULART, 2014). O mosaico vegetal do Pampa possui uma vasta fauna associada, desempenhando um importante papel ecológico e social, portanto, estudos nessas áreas são importantes para o conhecimento sobre o Bioma. Estima-se que no estado do Rio Grande do Sul ocorram 84 espécies de esfingídeos (SPECHT et al., 2008), mas, apesar desta diversidade o grupo ainda é negligenciado em estudos no Pampa gaúcho, principalmente em relação a interação Sphingidae-planta.

1.1 Objetivo geral:

Descrever os fatores que determinam a estrutura da rede de interações mutualística entre Sphingidae-planta em uma área de Pampa no extremo sul do Brasil.

1.2 Objetivos específicos

- i. Descrever a topologia da rede, com foco na existência de modularidade;
- ii. Investigar a influência de morfologia e fenologia na formação de módulos;
- iii. Investigar a importância relativa da abundância das espécies, da sobreposição fenológica, e do acoplamento morfológico como preditores das interações Sphingidae-planta;

1.3 Hipóteses

As hipóteses testadas são de que (i) a rede observada apresentará estrutura modular – uma vez que existe uma preferência alimentar a partir de diferentes fenótipos apresentados pelas mariposas, que devem levar a subconjuntos de interações, (ii) os módulos serão compatíveis com as diferenças morfológicas e comportamentais das espécies – considerando que espécies de longas probóscides são propensas a visitar flores com longos tubos florais e , (iii) todos os fatores (abundância, morfologia e fenologia) terão importância na determinação da frequência das interações observadas.

2. Materiais e métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul, Brasil. A temperatura média anual é em torno de 18,0 °C e a pluviosidade média anual de 1.378 mm. Segundo a classificação de Köppen e Geiger o clima é subtropical úmido (Cfa). As áreas utilizadas para levantamentos de dados foram o Horto Botânico Irmão Theodoro Luís (HBITL) e áreas adjacentes ao campus universitário do Capão do Leão da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), como áreas de jardinagem, por exemplo. O Horto Botânico (31°48'S e 52°25'W) é uma Área de Preservação Permanente (APP) regulamentada em 1964, e possui vegetação de restinga (GUERRA et al. 2015). Amostragens também incluíram áreas marginais às Avenidas 3 de Maio e Eliseu Maciel, e jardins no campus universitário da UFPel. Ambas possuem espécies exóticas e/ou utilizadas para paisagismo e são locais antropizados, enquanto o HBITL e seu entorno se constituem em áreas predominantemente nativas.

2.2 Amostragem

As amostragens foram realizadas de novembro de 2015 a abril de 2017. Para a quantificação das visitas florais e posterior elaboração da rede de interações observadas, foi adaptado o método de observações focais a partir de Vizetin-Bugoni (2014). Foram observadas plantas esfingófilas, ou cujas flores fossem potencialmente visitadas por esfingídeos, Além de espécies que possuíam registros anteriores de visitas de Sphingidae. Isto incluiu 18 espécies de plantas e cada uma teve um esforço mínimo de 10 horas de observação. As observações ocorreram durante o período de floração das espécies vegetais e foram distribuídas de maneira a abranger todo o período de floração. As observações começavam em horários distintos com o intuito de abranger a interação nos diversos períodos de atuação das mariposas. Desse modo foram realizados campos no período crepuscular, no início e no meio da noite.

Além disso, estas flores tiveram a fenologia e a abundância -número de flores abertas- monitoradas quinzenalmente no período de um ano (de novembro de 2015 á novembro de 2016). A morfologia e o comprimento do tubo floral foram mensurados para todas as espécies de plantas acompanhadas. Para tal, foram coletadas dez flores de cada espécie, e geral, de indivíduos distintos, as quais foram medidas (base do ovário até a abertura final da corola) com um paquímetro.

Em campo, os esfingídeos visitantes florais foram capturados com rede entomológica e armazenados em envelopes entomológicos. Posteriormente os espécimes tiveram o comprimento das suas próboscides mensurados, foram montados, identificados e acondicionados na coleção de referência no Laboratório de Ecologia de Lepidoptera da UFPel.

2.1 Análise de dados

Para verificar se a amostragem foi suficiente para a detecção dos links na comunidade, realizamos um teste de cobertura amostral no programa online *I/Next* (iNterpolation and EXTrapolation), seguindo Hsieh et al. (2016) e utilizando o índice de riqueza de espécies (neste caso, riqueza de links), $q=0$. Para tanto, foi considerado o número observado de visitas por *link* (cada par distinto de espécies interagindo) formados na rede.

Para testar se a rede observada foi modular utilizamos o algoritmo de otimização DIRTLP+, que supera a eficiência de algoritmos prévios (BECKETT 2016). Este algoritmo busca módulos na rede quantitativa através de subdivisões aleatórias da rede, aceitando progressivamente os maiores valores de modularidade obtidos em 10^7 tentativas. Como o algoritmo é de otimização, podem haver variações sutis no valor de modularidade encontrada, dessa forma, repetimos a análise 10 vezes e consideramos o maior valor encontrado, como proposto por MARUYAMA et al. (2014). Os módulos encontrados foram interpretados para o maior valor de modularidade obtido, após o teste de significância. A significância foi estimada através da comparação do valor observado com o intervalo de confiança de 95% baseado em 100 aleatorizações produzidos pelo *vaznull*. Este modelo nulo realoca aleatoriamente as interações dentro das matrizes mas mantém as mesmas dimensões e conectância da matriz observada. Para garantir a comparabilidade, para cada uma das 100 redes aleatórias também rodamos 10 vezes as análises e aceitamos o maior valor obtido.

Para elencar quais dos fatores mensurados (abundâncias, morfologias ou fenologias) são mais importantes na determinação das frequências de interações observadas, realizamos comparação de modelos nulos (VÁRQUEZ et al. 2009). Essa técnica baseia-se na comparação de modelos com a rede observada através de Máxima Verossimilhança e posterior seleção de modelos. Cada modelo nulo é uma matriz de probabilidades construída com todas as combinações possíveis baseadas nos dados de abundância (A), barreiras morfológicas (M) acoplamento morfológico (C), fenologia (F) de esfingídeos e plantas, e um modelo nulo (N). A matriz A assume que as espécies mais abundantes possuem uma maior chance de interagir, do que as espécies mais raras. Neste caso, a probabilidade de interação é dada pelas abundâncias relativas das flores, uma vez que as abundâncias das mariposas possuem uma interdependência com a rede observada. A matriz M assume probabilidades iguais de interação para pares de espécies onde a probóscide é mais longa que a corola. Do contrário, interação é proibida (probabilidade = 0). Na matriz C todos os pares de espécies possuem probabilidade maior que zero, a qual depende do encaixe morfológico entre planta e polinizador. Neste caso, as probabilidades são obtidas dividindo a média da corola e a média do aparelho bucal (sempre o de menor número pelo de maior número) definindo assim probabilidades, mesmo que muito pequenas, de todas as interações ocorrerem. A matriz F assume que as interações serão definidas pela ocorrência sobreposta de planta e polinizador no tempo e no espaço, onde quanto mais meses as espécies co-ocorrem, maior é a probabilidade de interação. Por fim, para fins de comparação, geramos um modelo nulo que considera que as interações possuem a mesma probabilidade. Em seguida, cada matriz probabilística foi comparada com a matriz observada de interações através do Critério de Informação de Akaike (AIC) para avaliar a similaridade entre cada uma delas e a rede observada. Posteriormente as matrizes geradas (A, M, C e F) foram multiplicadas, gerando matrizes de probabilidades com todas as combinações possíveis: AF, AM, AC, CF, FM, AFM E ACF. Os modelos C e M não foram combinados, uma vez que ambos são distintos aspectos do mesmo fator (morfologia). Para ponderar a complexidade dos modelos utilizamos como parâmetros o número de matrizes usadas na elaboração de cada modelo (i.e. N = 0; A, F, M, C = 1; AF, AM, AC, FM, FC = 2; AFM e AFC = 3). Todas as análises foram realizadas usando o pacote *bipartite* (DORMANN et al. 2008) no software R.

3. Resultados

3.1 Rede de interações

Após 402 horas de esforço amostral foram registradas visitas em 13 espécies vegetais (Tabela 1) e capturadas 17 espécies de Sphingidae visitantes florais (Tabela 2) (Apêndice A). O comprimento do tubo floral variou de 10,3 cm (*Ipomea alba* L.) a próximo de zero em algumas plantas crepusculares, tais como *Inga* sp1. (Tabela 1) e os tamanhos das probóscides variaram de 11,5 cm (*Agrius cingulata* Fabricius, 1775) a 1,2 cm (*Aellopos tantalus* Linnaeus, 1758) (Tabela 2). Registraram-se 233 visitas entre Sphingidae e plantas, formando 46 links na rede de interações observada (Figura 1). A conectância da rede foi de 0,20, ou seja, ocorreram 20% de todas as interações possíveis, sendo que cerca de 91% dos links existentes na comunidade foram detectados, indicando elevada suficiência amostral (Figura 2).

Tabela 1: Espécies vegetais visitadas por Sphingidae com respectivo comprimento médio de corola, amostradas entre novembro de 2015 e abril de 2017 no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul.

Espécie	Comprimento médio da corola (cm)
<i>Calliandra brevipes</i> Benth.	0,0
<i>Cantinoa mutabilis</i> (Rich.) Harley & J.F.B. Pastore	0,3
<i>Cereus hildmanianus</i> K. Schum	6,3
<i>Durante</i> sp.	1,4
<i>Hedychium coronarium</i> J.Koenig	8,6
<i>Hibiscus rosa-sinensis</i> L.	8,0
<i>Inga</i> sp 1.	0,0
<i>Inga</i> sp 2.	1,4

<i>Ipomea alba</i> L.	9,2
<i>Lantana camara</i> L.	1,0
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc	0,0
<i>Nicotiana alata</i> Link & Otto	4,1
<i>Oenothera ravenii</i> W. Dietr.	3,1

Tabela 2: Espécies de Sphingidae visitantes florais com respectivo tamanho médio da probóscide, amostradas de novembro de 2015 a abril de 2017 durante observações focais no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul.

Espécie	Tamanho médio da probóscide (cm)
<i>Aellopos tantalus</i> (Linnaeus, 1758)	1,5
<i>Agrius cingulata</i> (Fabricius, 1775)	12,0
<i>Erinnyis ello</i> (Linnaeus, 1758)	4,0
<i>Eumorpha fasciatus</i> (Sulzer, 1776)	4,4
<i>Eumorpha labruscae</i> (Linnaeus, 1758)	5,8
<i>Eumorpha triangulum</i> (Rothschild & Jordan, 1903)	5,7
<i>Manduca diffisa</i> (Linnaeus, 1858)	7,0
<i>Manduca</i> sp.	6,6
<i>Pachylia ficus</i> (Linnaeus, 1758)	5,0
<i>Protambulyx strigilis</i> (Linnaeus, 1771)	3,1
<i>Xylophanes anubus</i> (Cramer, 1777)	3,4
<i>Xylophanes tersa</i> (Linnaeus, 1771)	3,5
<i>Eumorpha vitis</i> (Linnaeus, 1758)	4,2
<i>Manduca contracta</i> (Butler, 1875)	5,9
<i>Manduca florestan</i> (Stoll, 1782)	5,7
<i>Pachylia syces</i> (Hubner, 1819)	3,7
<i>Perigonia passerina</i> (Boisduval, 1875)	1,5

3.2 Modularidade

A rede observada foi modular com $Q_{obs} = 0,49$ ($Q_{nulo} = 0,17 - 0,25$; 95% Intervalo de Confiança), com a detecção de quatro módulos (Figura 3). O módulo A é composto apenas por *Aellopos tantalus* e cinco espécies de plantas. O módulo B é constituído por quatro espécies de esfingídeos com probóscides relativamente curtas (3,5 cm em média) e três espécies de plantas com antese diurna. Os módulos C e D contiveram mariposas com probóscides mais longas e exclusivamente flores esfingófilas de antese noturna. O módulo C apresenta sete esfingídeos e três espécies de plantas, enquanto o módulo D possui quatro espécies de esfingídeos e duas espécies vegetais (Figura 3).

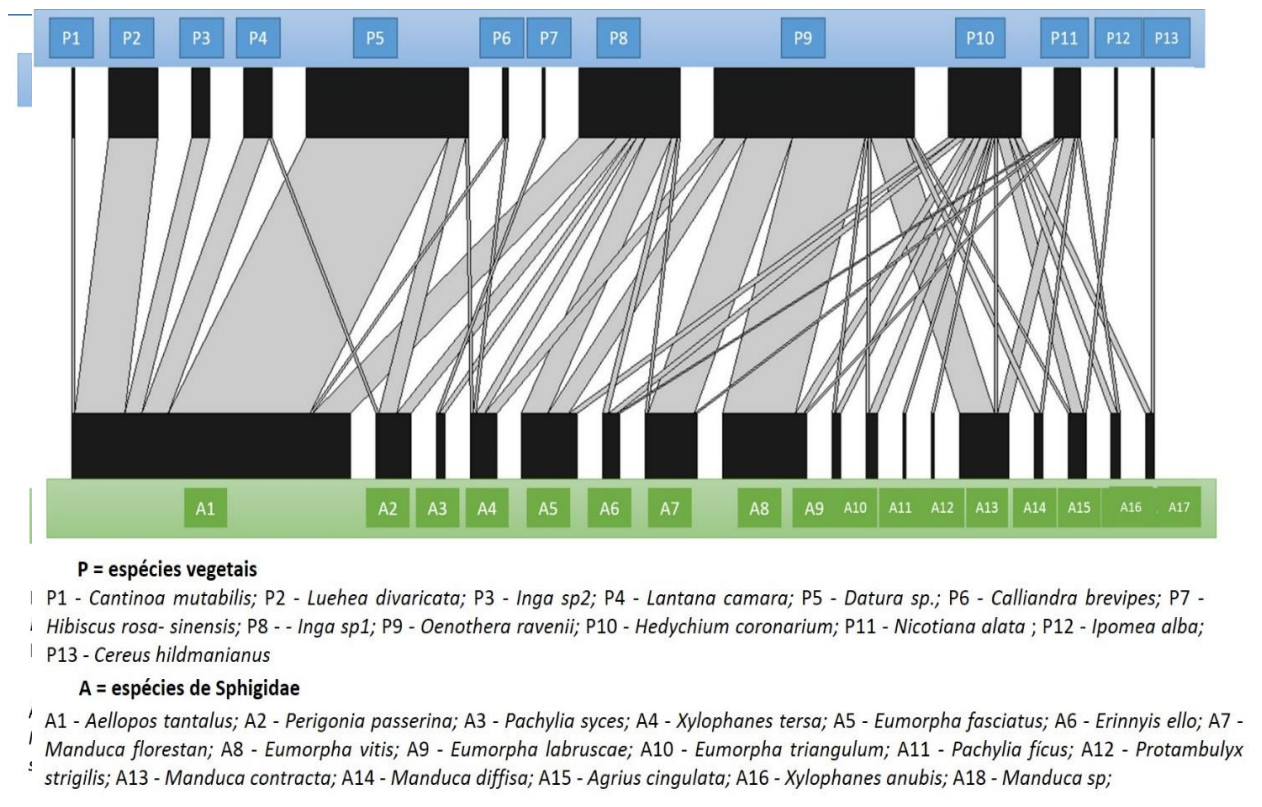


Figura 1: Rede de interações mutualísticas Sphingidae-planta, amostradas entre novembro de 2015 a abril de 2017 no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul. Linhas/Barras cinzas representam as interações e sua largura representa a frequência da interação.

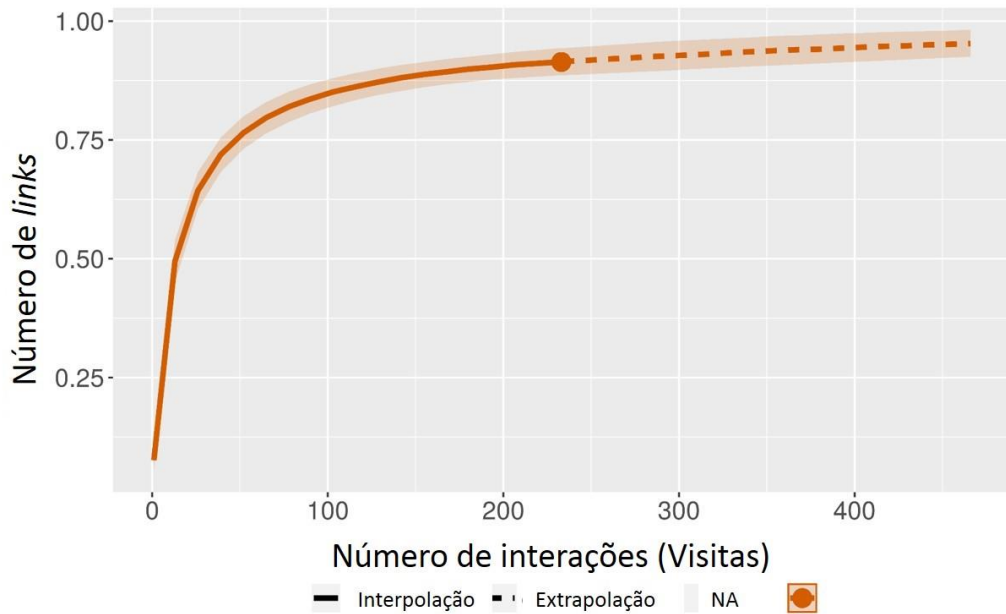


Figura 2: Suficiência amostral baseada na cobertura amostral entre o número de visitas e o número de links da rede de interações mutualística Sphingidae-planta, amostradas entre novembro de 2015 a abril de 2017 no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul.

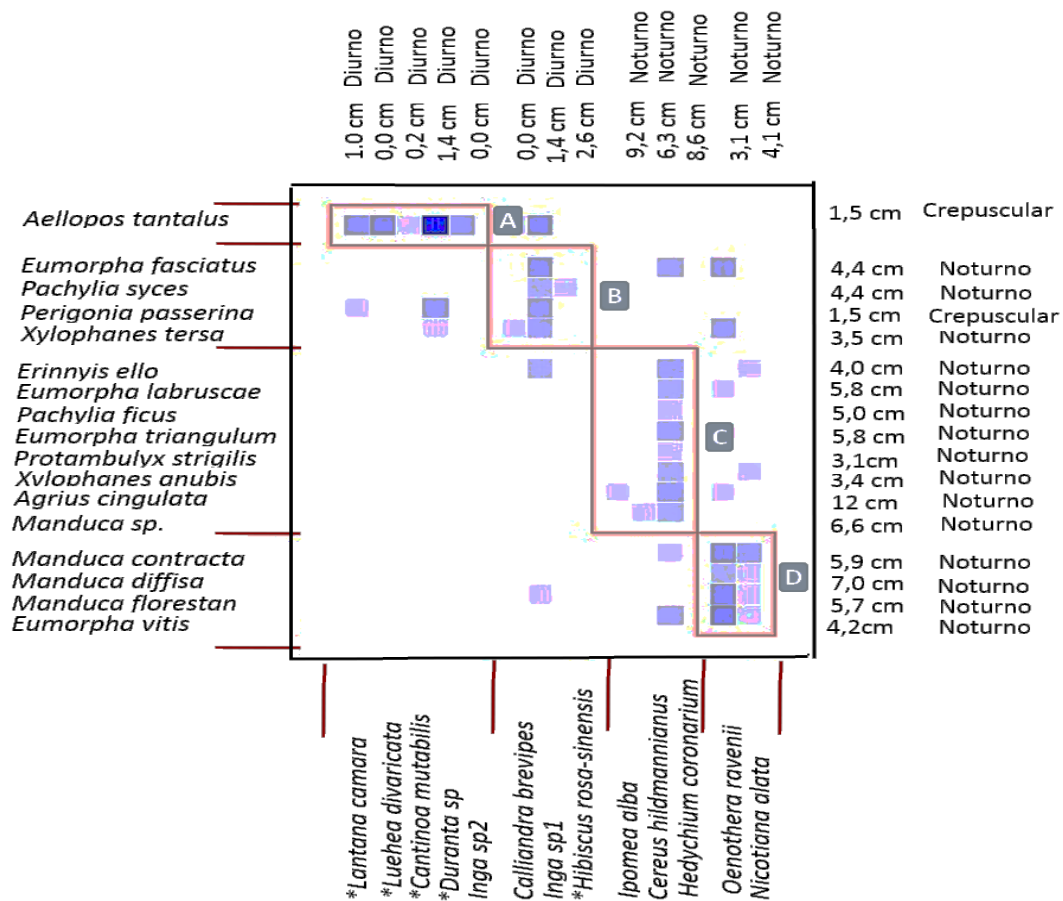


Figura 3: Modularidade na rede de interações mutualística Sphingidae-planta amostradas entre novembro de 2015 e abril de 2017 no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul. Espécies de Sphingidae (esquerda) e plantas (parte inferior) com os respectivos tamanhos médios das probóscides (i), o horário de forrageamento (ii), comprimento da corola (iii) e horário de antese das flores (iv). Azul representa as interações e a intensidade da cor é proporcional a frequência que a interação foi registrada. As linhas vermelhas delimitam os módulos formados, nomeados de A, B, C e D.

3.3 Determinantes das frequências de interações

O modelo que se mostrou melhor preditor da frequência das interações entre Sphingidae e plantas foi aquele que combinou barreiras morfológicas e sobreposição fenológica a partir do modelo FM (Tabela 3). Por outro lado, abundâncias e acoplamentos morfológicos tiveram má performance, sendo os piores preditores das interações observadas do que o modelo nulo, que considera que todas as interações têm probabilidades iguais.

Tabela 3: Resultado da análise de seleção pelo método de Máxima Verossimilhança e melhores modelos preditores da frequência de interações entre Sphingidae-planta, amostradas entre novembro de 2015 e abril de 2017 no município do Capão do Leão, Rio Grande do Sul.

Modelos	AIC	Δ AIC	Parâmetros
FM	892	0	2
Nulo	1202	31	0
Sobreposição fenológica (F)	988	96	1
Barreira morfológica (M)	1100	208	1
FC	1216	324	2
Acoplamento morfológico (C)	1421	529	1
AC	1647	755	2
AFC	1659	767	3
AMF	1820	928	3
AF	1862	970	2
AM	1956	1064	2
Abundância (A)	1980	1088	1

4. Discussão

Este estudo demonstra que as redes Shingidae-planta podem ser modulares e que este padrão é determinado por barreiras morfológicas e sobreposições fenológicas, bem como os horários de atividade e períodos de antese. Tais resultados contribuem para o entendimento dos fatores estruturadores de redes de interações mutualísticas. Como expostos aqui, múltiplos fatores influenciam a frequência das interações entre plantas e polinizadores os quais atuam na emergência de subconjuntos de espécies altamente conectadas.

Diversos autores se detiveram a esta questão, e obtiveram resultados divergentes para sistemas diferentes. Vários desses trabalhos encontraram a abundância como uma boa preditora das interações planta-polinizador (VÁZQUEZ et al., 2009). Vázquez (2009) concluiu que o modelo que combinou abundância e fenologia respondeu muito bem as estatísticas agregadas a uma rede de interação polinizador-planta. Outros tipos de interações também são reconhecidamente influenciados pelas abundâncias. Por exemplo, interação planta-facilitadores são definidos pela junção de relações filogenéticas e abundância (VERDÚ & VALIENTE-BANUET, 2011) enquanto abundância foi o fator mais determinante das interações entre plantas epífitas e suas hospedeiras em uma rede de interação de comensalismo (SÁYAGO et al., 2013). Em contraste, nossos resultados indicam que a abundância não é um fator crucial na definição das interações no sistema estudado, apesar de haver uma grande diferença entre as abundâncias totais das espécies. Plantas com antese crepuscular apresentaram alta abundância de flores, mas de uma maneira geral não foram visitadas por muitas espécies de mariposas (ainda que tenham formado fortes *links* com as que o fizeram, por exemplo, a interação entre *Aellopos tantalus* e *durante* sp). Em contrapartida duas espécies de plantas (*Hedychium coronarium* e *Oenothera ravenii*), com abundâncias menos expressivas, foram

visitadas por mais de 50% das espécies de Sphingidae registradas, o que indica a importância destas espécies na dieta de esfingídeos na comunidade.

Nossos resultados também indicam que a segregação dos esfingídeos quanto ao comprimento do aparelho bucal e ao horário de forrageio, bem como a sobreposição na distribuição das florações das plantas e a ocorrência das espécies de esfingídeos na comunidade foram os determinantes para as interações Sphingidae-plantas. Esses achados são coerentes com o observado em outros sistemas de polinização como beija-flor-plantas (VIZENTIN-BUGONI et al., 2014) que ressaltam uma maior importância de barreiras morfológicas e fenológicas na determinação dessas interações do que a abundância. Além disso, existe um aparente acoplamento comportamental do horário de antese com o horário de forrageio de grupos específicos de esfingídeos. Desse modo, mariposas e plantas interagem preferencialmente quando suas morfologias, fenologias e horários de atuação são compatíveis. Isso é ilustrado, por exemplo, pela separação de *Aellopos tantalus*, que é uma mariposa crepuscular de corpo e probóscide pequenos (1,5 cm) no módulo A, o qual é composto apenas por flores diminutas e com antese diurna. De forma similar, a estrutura modular da rede de interações mutualística planta-beija-flor no cerrado brasileiro foi associada às diferenças morfológicas e de distribuição espacial apresentada pelos parceiros (MARUYAMA et al. 2014), o que indica a similaridade dos padrões e dos mecanismos estruturadores das interações nestes dois sistemas de polinização, i.e. beija-flores e esfingídeos e suas respectivas plantas. Estes achados estão de acordo com a predição do modelo '*niche-neutral continuum*', que prediz reduzida importância das abundâncias em sistemas com alta diversidade funcional, i.e., alta variação nos atributos morfológicos, comportamentais e da distribuição espaço-temporal (VIZENTIN-BUGONI et al., 2018).

Além disso, a modularidade da rede indica a existência de pelo menos dois conjuntos distintos de estratégias ecológicas. No módulo A as espécies vegetais apresentam morfologia generalista, que permite o acesso de vários tipos de polinizadores diurnos e crepusculares, não apenas esfingídeos. Flores pequenas geralmente produzem uma pequena quantidade de néctar (JOHNSON et al., 2017), o que "obriga" o polinizador a visitar muitas flores que possivelmente implica no aumento do sucesso reprodutivo e da intensidade do link. Entretanto, ainda que tenham formados fortes links de interações, a dependência entre os componentes do módulo

A é fraca. Isso porque tanto as plantas quando a mariposa em questão possuem uma gama de polinizadores e fontes alimentares, respectivamente, e portanto estão inseridos em um cenário generalista, onde a perda de uma espécie, provavelmente, não afetará significativamente a outra. Por outro lado, os módulos C e D estão no extremo oposto. As plantas presentes nesse cenário possuem produção de altos volumes de néctar, e estão adaptadas à polinização, provavelmente, exclusiva por Sphingidae com probóscides longas (JOHNSON et al., 2017; RECH et al., 2014b). Na perspectiva da planta, esta especialização morfológica é arriscada porque a reprodução depende de poucos polinizadores, que por sua vez desfrutam de um recurso alimentar “privado”. Porém, a quantidade e exclusividade dos recursos florais, tende a estimular a fidelidade dos polinizadores, o que reduz a possibilidade de deposição interespecífica de pólen, garantindo assim uma polinização eficiente. Esses indícios corroboram os resultados de Johnson et al. (2017), e reforçam a ideia de Amorim (2012) de que a adaptação, não só morfológica mas também fenológica, entre plantas esfingófilas e Sphingidae de longos aparelhos bucais gera um “nicho exclusivo”, e ao limitar o acesso aos recursos diminui a competição entre as espécies de probóscides curtas e probóscides longas. Desse modo, é possível que as forças de seleção exercidas pelas plantas sobre os esfingídeos tenham desencadeado um processo de evolução que acarretou na diferenciação nos comprimentos dos aparelhos bucais desses insetos (DARWIN 1862).

5. Conclusão

Em conclusão, nosso estudo demonstra que, no sistema avaliado, o acoplamento morfológico (entre aparelho bucal e comprimento da corola) somado ao horário de antese de plantas e de voo de polinizadores são determinantes importantes das interações entre estes grupos. Assim sendo, esses fatores podem influenciar fortemente na estruturação da comunidade, definindo os nichos realizados de ambos organismos, e levando à modularidade das redes como demonstrado neste estudo. Além disso, fica claro que a abundância não possui uma importância significativa na formação das interações registradas. Desse modo, através desse que foi o primeiro estudo com redes Sphingidae-planta no Pampa gaúcho, e o primeiro elaborado com observações focais nesse sistema, foi possível verificar a importância realçada dos *links proibidos*. Ainda, nossos resultados concordam com as limitações da aplicação do conceito de síndromes de polinização (Waser et al., 1996), uma vez que diversas espécies de esfingídeos utilizam plantas sem as características esfingófilas, e portanto tal síndrome não se aplica totalmente relação Sphingidae-planta.

Referências

- AGOSTINI, Kayna.; LOPES, Ariadna Valentina.; MACHADO, Isabel Cristina. Recursos florais. In: RECH, A.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.; MACHADO, I. (Org.) **Biologia da polinização**, 1, ed. Rio de Janeiro, 2014. p. 129-150.
- AMORIM, Felipe Wanderley. A flora esfingófila de uma Floresta Ombrófila Densa montana no sudeste brasileiro e relações mutualísticas com a fauna de Sphingidae. 2012. 184 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2012.
- BRASIL, Portal do Ministério do Meio Ambiente. Disponível em <<http://www.mma.gov.br>>. Acessado em 13 de dezembro de 2017.
- BECKETT, S. J. Improved community detection in weighted bipartite networks. **Royal Society Open Science**. v. 3 n. 140536. P 1-18, 2016.
- DARWIN, C. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. London: **John Murray**. Retrieved. 2 ed. 1862
- DEL-CARO, Kleber. Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. In: DEL-CLARO, K.; SILINGARDI, H.M. (Org.) **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. 1.ed, Rio de Janeiro, 2012. p. 35-50.
- DORMANN, B. CARSTEN, F. JOCHEN F. Introducing the *bipartite* Package: Analysing Ecological Networks. **R News**. v.8. n.2. p. 8-11. 2008.
- FREITAS, Leandro.; VIZENTIN-BUGONI, Jeferson.; WOLOWSKI, Marina.; SOUZA, Tesserolli.; VARASSIN, Isabela. In: Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. RECH, A. AGOSTINI, K. OLIVEIRA, P. MACHADO. (Org.). **Biologia da polinização**, 1 ed. Rio de Janeiro, 2014. p.373-398.
- GOULART, Carolina Gomes. **Dinâmica vegetacional e diversidade florística em áreas de vegetação campestre, Rio Grande do Sul, Brasil**. Dissertação (Mestrado em Agrobiologia) – Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Pelotas, Santa Maria, 2014

GUERRA, E.; STREHER, S. N.; LÜDTKE, R. Plantas trepadeiras do Horto Botânico Irmão Teodoro Luis, sul do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**. v. 13 n. 4, p. 201-209, 2015.

HSIEH, T.C., MA, K.H. & CHAO, A. iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**. v.7, n.12, p.1451-1456. 2016.

JOHNSON, S. D; MORE, M.; AMORIM, F.; HABER, W. A.; FRANKIE, G. W.; STANLEY, A. D.; COCUCCHI, A. A.; RAGUSO, R. A. Plant-pollinator interactions from flower to landscape: The long and the short of it: a global analysis of Hawkmoth pollination niches and interaction networks. **Functional Ecology**. v.31 n.1 p,101-115, 2017

MARUYAMA, P. K.; VIZENTIN–BUGONI, J.; OLIVEIRA, G. M.; OLIVEIRA, E.; DALSGAARD, P.E. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a Neotropical Savanna plant-hummingbird network. **Biotropica** V.46 n.6 p.740–747, 2014.

OLEQUES, Suiane Santos. **Fenologia reprodutiva e redes de Interações planta-polinizador em uma comunidade campestre do Rio Grande do Sul**. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2016.

OLIVEIRA, Reislá.; DUARTE JUNIOR, José Araújo.; RECH, André Rodrigo; AVILA JR, Rubem Samuel. Polinização por lepidópteros. In: RECH, A. AGOSTINI, K. OLIVEIRA, P. MACHADO, I. (Org.). **Biologia da polinização**, 1.ed. Rio de Janeiro, 2014. p. 235-258.

PERALTA, G. Merging evolutionary history into species interaction networks. **Functional Ecology**. v. 30. p.1917–1925. 2016.

RECH, André Rodrigo.; WESTERKAMP, Christian. Biologia da polinização: uma síntese histórica. In: RECH, A. AGOSTINI, K. OLIVEIRA, P. MACHADO, I. (Org.). **Biologia da polinização**, 1.ed. Rio de Janeiro, 2014a. p. 24-44.

RECH, André Rodrigo.; AVILA JR, Rubem Samuel.; SCHLINDWEIN, Clemens. Síndromes de polinização: especialização e generalização. In: RECH, A.

AGOSTINI, K. OLIVEIRA, P. MACHADO, I. (Org.). **Biologia da polinização**, 1.ed. Rio de Janeiro, 2014b. p. 171-182

SÁYAGO, R.; LOPEZARAIZA-MIKEL, M.; QUESADA, M.; ÁLVAREZ-AÑORVE, M. Y.; CASCANTE-MARÍN, A.; BASTIDA, J.M. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. **Proceedings of the Royal Society B**. v. 280, n. 20122821 p. 1-8, 2013.

SAZATORNIL, F. D.; MORE, M.; BENITEZ-VIEYRA, S.; COCUCCI, A.A.; KITCHING, I. J.; SCHLUMPBERGER, B. O.; OLIVEIRA, P. E.; SAZIMA, M.; AMORIM, W. A. Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. **Journal of Animal Ecology**. v.85, n.6, p.1586–1594, 2016.

SPECHT, A.; BENEDETT, A. J.; CORSEUIL, E. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) Registrados no Rio Grande do Sul, Brasil. **BIOCIÊNCIAS**. v. 16, n. 1, p. 15-18. 2008.

SILINGARDI, Helena Maura. Flores e animais: uma introdução à história natural da polinização. In: DEL-CLARO, K.; SILINGARDI, H.M. (Org.) **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. 1.ed, Rio de Janeiro, 2012. p. 113-139.

VÁZQUEZ, D.P.; CHACOFF, N.P.; CAGNOLO, L. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. **Ecology**, v.90, n.8, p. 2039–2046, 2009.

VENAIL, P.A.; NARWANI, A.; FRITSCHIE, K.; ALEXANDROU, M.A; OAKLEY, T.H; CARDINALE, B.J. The influence of phylogenetic relatedness on species interactions among freshwater green algae in a mesocosm experimente. **Journal of Ecology**. v.102. n.5, p. 1288–1299, 2014.

VERDÚ, M. & VALIENTE-BANUET, A. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. **Oikos**. v.120 n.9 p.1351-1356, 2011.

VIZENTIN–BUGONI, J.; MARUYAMA, P.K.; SAZIMA, M. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. **Proceedings of the Royal Society B**. v. 281, n. 20132397 p. 1-8, 2014.

VIZENTIN-BUGONI, J.; MARUYAMA, P. K.; SOUZA, C. S.; OLLERTON, J.; RECH, A. R.; SAZIMA, M. Pant-pollinator networks in the tropics: a review In: DÁTTILO, Wesley & RICO-GRAY, Victor. **Ecological Networks in the Tropics**. Springer. 2018, p. 73-92.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, V. M.; WILLIAMS, M. N.; OLLERTON, J. Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters. **Ecology**. v. 77, n. 4 p. 1043-1060, 1996.

Apêndices

Apêndice A – Figura ilustrativa das espécies coletadas. Legenda: N – número total de espécimes coletadas. P - tamanho médio da probóscides.

