

MURILO MASSUFARO GIFFU

**REDES DE INTERAÇÕES ENTRE ESFINGÍDEOS (LEPIDOPTERA –
SPHINGIDAE) E PLANTAS EM DISTINTOS ECOSISTEMAS EM
REGIÕES NEOTROPICAIS: ESTRUTURA E PROCESSOS**

**BOTUCATU
2020**

MURILO MASSUFARO GIFFU

**REDES DE INTERAÇÕES ENTRE ESFINGÍDEOS (LEPIDOPTERA –
SPHINGIDAE) E PLANTAS EM DISTINTOS ECOSISTEMAS EM
REGIÕES NEOTROPICAIS: ESTRUTURA E PROCESSOS**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para
obtenção do título de Mestrado no Programa de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Felipe Wanderley Amorim

**BOTUCATU
2020**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Giffu, Murilo Massufaro.

Redes de interações entre esfingídeos (Lepdoptera - Sphingidae) e plantas em distintos ecossistemas em regiões neotropicais : estrutura e processos / Murilo Massufaro Giffu. - Botucatu, 2020

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Felipe Wanderley Amorim

Capes: 20502001

1. Processos estocásticos. 2. Ecossistema. 3. Nicho (Ecologia). 4. Mariposas. 5. Plantas.

Palavras-chave: Ecologia de ecossistemas; Processos baseados em nicho; Processos neutros.

Ao meu amado avô Sylvio (*in memoriam*)

Por ter me ensinado que devemos colocar amor e dedicação em tudo o que fazemos e por me
mostrar que as coisas mais bonitas e extraordinárias são as mais simples

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus amados e queridos pais, Neusa e Edson,
que sempre me apoiaram e me incentivaram;
A minha querida avó Elidia, com amor;
Aos meus sogros, Sandra e Laudir, e cunhados, Julia e Thales,
minha segunda família;
A Ana Laura, meu grande amor e exemplo.

Ao Prof. Dr. Felipe W. Amorim por me orientar e dividir seu conhecimento
em toda essa trajetória;

Aos companheiros e amigos da equipe LEPI, Diego Polizello, Leandro Hachuy, Caio S.
Ballarin, Priscila Sanz Veiga, Maria Júlia Waldemarin, Pablo Oliveira e Pedro Barbosa, por
todas as discussões de caráter científico e também por todo auxílio e ajuda.

Aos amados amigos de longa data, Felipe Dellamano Souza, Cristiano Pavini, Tiago Pavini,
Joaquim do Amaral Braga, Fábio Bilotto, Guilherme Dionisio Carinhato, Wander Carinhato e
em especial ao Paulo Fernando Azevedo, Bruno Cezário Dias e Fernando “Boi” Alvieri, que
apesar da distância sempre estiveram presentes de alguma forma para me escutar e dar
conselhos.

Aos amigos Marcelo P. Camilli, Leandro Bianchi, Caio Parra, Olavo C. Candolo, Nicole
Bettini, Gabriel Germino, Gustavo Bacchim, Stéfano Fais, Amanda Baradel, Daniel Pagnin,
João Vitor Alcantara, Rafael Carlos Benetti, por todos os churrascos e conversas que
ajudaram a transformar essa jornada mais feliz e leve.

Ao Instituto de Biociências por toda estrutura e suporte para o desenvolvimento desse projeto
e pela contribuição na minha formação profissional.

A CAPES por financiar esse projeto.

Enfim, ao início de uma nova fase!!!

“Um dia a tristeza vai embora... Aprendemos a sorrir novamente... Fazemos novas amizades... E vemos que todo aquele sofrimento do passado, não valeu tanto a pena... Pois se a vida fez as coisas andarem dessa forma... Foi porque não era pra ser... Pois se era para ser o que pensávamos que era, não teríamos tomado rumos diferentes... Teríamos continuado caminhando na mesma direção”

Ayrton Senna

Lista de Ilustrações

- Figura 1. Diversidade de características funcionais das seis comunidades. A) Esfingídeos, e B) plantas esfingófilas. Ambos os níveis tróficos estão representados no espaço multidimensional da análise de coordenadas principais (PCoA). Os polígonos representam o espaço funcional ocupado pelas espécies sobrepostas. Mata Altântica (MA), Cerrado (CE), zona de transição entre a Floresta Ocidental do Chaco e a Floresta Tropical Montanhosa de Yungas (CYI e CYII), Floresta Seca de Chaco Montana (CM) e Floresta Tropical Seca (FTS). 15
- Figura 2.** Regressões lineares mostrando a relação entre (A) modularidade e tamanho da rede, (B) especialização da rede e tamanho da rede, (C) especialização das espécies e abundância de esfingídeos, e (D) força das espécies e abundância de esfingídeos. 16
- Figura 3.** A) Comprimento da probóscide dos esfingídeos entre as comunidades analisadas. B) Distribuição do comprimento da probóscide em cada comunidade. Mata Altântica (MA), Cerrado (CE), zona de transição entre a Floresta Ocidental do Chaco e a Floresta Tropical Montanhosa de Yungas (CYI e CYII), Floresta Seca de Chaco Montana (CM) e Floresta Tropical Seca (FTS). 17

Lista de Tabelas

- Tabela 1.** Estruturas das redes de interações das seis comunidades. * representa valores significativos com base em uma distribuição nula utilizando o modelo nulo de Patefield e entre parênteses estão os valores observados no intervalo de confiança de 95%..... **14**
- Tabela 2.** Resultado das análises de dispersão funcional (FDis) e uniformidade funcional (FEve) para esfingídeos e plantas nas seis comunidades. **14**
- Tabela 3.** Valores de Modularidade e Especialização da Rede transformados através do método de z-score. **16**
- Tabela 4.** Resultados das análises de seleção dos oito modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Modularidade (Q') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: Diversidade Funcional de Esfingídeos (DFE), Diversidade Funcional de Plantas (DFP) e Tamanho da Rede (TR). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito. **18**
- Tabela 5.** Resultados das análises de seleção dos oito modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Especialização da Rede ($H2'$) de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: Diversidade Funcional de Esfingídeos (DFE), Diversidade Funcional de Plantas (DFP) e Tamanho da Rede (TR). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito. **19**
- Tabela 6.** Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Força das Espécies (ss') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito..... **20**
- Tabela 7.** Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Especialização das Espécies (d') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito..... **20**

Tabela 8. Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Centralidade de Proximidade (CC) de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.21

Tabela 9. Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Centralidade de Intermediação (BC) de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.21

Sumário

RESUMO.....	1
INTRODUÇÃO	2
MATERIAL E MÉTODOS	6
Datasets e áreas de amostragem.....	6
Aspectos Gerais das Redes de Interação	7
Papel das espécies nas redes de interações	8
Diversidade funcional	9
Análises	10
RESULTADOS	13
DISCUSSÃO	22
CONCLUSÃO.....	26
REFERÊNCIAS	27
APÊNDICES	33
Apêndice 1. Valores médios comprimento do tubo floral (mm) e morfologia das plantas utilizadas para medir a diversidade funcional nas seis comunidades.	33
Apêndice 2. Resultados das análises de especialização das espécies (d'), força das espécies (ss'), centralidade de proximidade (CC) e centralidade de intermediação (BC) para as seis comunidades, valores de abundância (ab) e as médias em milímetros das características morfológicas utilizadas para as análises de diversidade funcional de esfingídeos, comprimento da probóscide (cp) e envergadura (ev).	37

RESUMO

Redes de interações mutualísticas podem ser estruturadas por processos neutros ou baseados em nicho. Processos neutros levam em consideração eventos estocásticos, como o encontro aleatório de duas espécies devido suas abundâncias. Processos baseados em nicho, são influenciados pelas características dos indivíduos, dessa maneira a correspondência morfológica entre as espécies é fundamental para que as interações ocorram. Em redes de interações planta-esfingídeos as características morfológicas são importantes para que as interações aconteçam. As alterações na diversidade funcional de comunidades podem ocasionar em mudanças nas redes de interações resultando em modificações nos nichos ocupados pelos indivíduos. Em redes planta-esfingídeos, a forma como os indivíduos interagem podem estar ligadas as características morfológicas, pois espécies com probóscides longas são capazes de interagir tanto com plantas de tubo longo, quanto curto, enquanto que espécies com probóscide curta, são impedidas morfológicamente de interagir com plantas de tubo longo. Para entender como as redes de interações plantas-esfingídeos são estruturadas, calculamos métricas ao nível de rede e das espécies, diversidade funcional e criamos modelos para testar quais fatores estruturam essas redes planta-esfingídeo em seis comunidades nas Américas. Nossos resultados mostram uma redundância funcional entre as comunidades e uma relação positiva entre as estruturas das redes com variáveis neutras, indicando que os processos neutros são os possíveis responsáveis pela estruturação das redes de interação planta-esfingídeo.

INTRODUÇÃO

A ecologia de comunidade tem com um de seus principais objetivos investigar quais os processos por trás dos padrões dentro das comunidades de espécies interagentes (Vellend 2010). Os processos podem ser divididos em duas grandes frentes: processos neutros baseados em fenômenos estocásticos e processos baseados em nicho, cujos fenômenos são determinados pelos atributos das espécies. Processos neutros são aqueles em que as interações entre pares são reguladas através da probabilidade do encontro interespecífico e assumem que os indivíduos são ecologicamente equivalentes, assim o que influenciará para que ocorra a interação é a abundância dessas espécies (Hubbell 2001, Vázquez 2005). Processos baseados em nicho são influenciados pelos atributos das espécies, e nesse caso a correspondência dos atributos dos indivíduos será responsável pela interação entre os pares de espécies na comunidade (Jordano et al. 2003). Neste sentido, as comunidades que possuem atributos funcionais heterogêneos têm maior probabilidade de serem estruturadas por processos baseados em nicho, uma vez que as correspondências morfológicas entre as espécies podem variar bastante, e desta forma influenciar a partição de nicho entre pares de espécies e a estrutura das redes em que esses organismos interagem (Maruyama et al. 2014, Maglianesi et al. 2015). Em redes de polinização a amplitude de variação das características funcionais será determinante para importância relativa desses processos (Vizentin-Bugoni et al. 2018). Vários estudos apontam os processos baseados em nicho como os fatores mais importantes para estruturação das redes de polinização (Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014, Sazatornil et al. 2016, Hiraiwa & Ushimaru 2017, Maruyama et al. 2018), entretanto pouco se sabe de que forma a diversidade funcional pode afetar a estrutura das redes de interações entre plantas e esfingídeos.

A relação entre as características morfológicas de animais e plantas são extremamente importantes para escolha de potenciais parceiros em redes de polinização (Cocucci et al. 2009). Dessa maneira, as mudanças na diversidade funcional podem acarretar

na reestruturação da rede de interações, tal como visto em comunidades de ilhas no Japão, na qual a perda da diversidade funcional de polinizadores afetou a estrutura das interações ao nível da comunidade (Hiraiwa & Ushimaru 2017). Em tais comunidades a diversidade funcional está diretamente relacionada com a abundância relativa de polinizadores com probóscide longa, e a perda desse grupo de polinizadores promoveu uma mudança marcada no nicho realizado dos demais grupos de polinizadores. Fazendo com que espécies com aparatos bucais mais curtos passassem a visitar mais frequentemente plantas com flores de tubo longo. Ou seja, nas comunidades com maior diversidade funcional de polinizadores, a competição por recursos promove a partição de nicho entre as espécies (Hiraiwa & Ushimaru 2017). De fato, polinizadores tendem a utilizar plantas com tubos florais que correspondem ao tamanho de sua probóscide, como demonstrado para ecossistemas na região Neotropical, no qual foram analisadas as interações entre plantas e esfingídeos (veja Sazatornil et al. 2016).

Portanto, as formas como as interações plantas-animais ocorrem estão diretamente ligadas às características funcionais, pois elas modulam essas interações através da correspondência morfológica (Jordano 2016). Essa importância pode ser facilmente observada na interação entre plantas-esfingídeos, em que espécies com maior comprimento de probóscide tendem a ser polípagas, visitando plantas com diferentes comprimentos de tubo floral (Haber & Frankie 1989, Martins & Johnson 2013, Amorim, Wyatt & Sazima 2014). Enquanto que para algumas espécies de plantas o padrão é inverso, já que plantas com tubos florais curtos são na maior parte dos casos visitadas por um grande número de espécies de esfingídeos (Johnson et al. 2017). Assim, plantas com tubo mais longo tendem a ser visitadas por esfingídeos de probóscide longa, pois esfingídeos com probóscide curta são excluídos devido à falta de correspondência morfológica. Tal restrição morfológica torna esse grupo de plantas ecologicamente especializadas em espécies de esfingídeos de probóscide longa. Apesar do padrão não intuitivo encontrado para esfingídeos de probóscide longa, uma vez que a co-

evolução entre esses esfingídeos e plantas com tubo floral longo deve envolver um grau de reciprocidade, isso pode ser explicado pela maior recompensa de néctar presente nessas plantas (Haber & Frankie 1989, Martins & Johnson 2013, Johnson & Raguso 2016). Assim mesmo que esses esfingídeos sejam polípagos, eles concentrarão as visitas em plantas com tubos longos (Sazatornil et al. 2016). Esta relação pode estar associada à capacidade das mariposas em reconhecer os sinais florais e maior recompensa nas plantas mais especializadas (Balkenius, Kelber & Balkenius 2004, Riffell et al. 2008, Kaczorowski et al. 2012).

Dessa maneira a correspondência de características funcionais entre plantas e esfingídeos se mostra importante ao nível de comunidade (Johnson et al. 2017). Sazatornil et al. (2016) encontraram evidências da importância da correspondência de características funcionais na estrutura de redes de interação plantas-esfingídeos, em uma análise comparativa entre o comprimento da probóscide dos esfingídeos e o comprimento do tubo floral das espécies esfingófilas em cinco diferentes comunidades na América do Sul. Em três destas comunidades, o padrão de ajuste fenotípico entre plantas e mariposas se mostrou importante para predizer as interações planta-polinizador (Sazatornil et al. 2016). Enquanto para duas das cinco comunidades analisadas, a morfologia não explica as interações entre esfingídeos e plantas, sugerindo que outros fatores, tal como a abundância, possam ser determinantes das interações ao nível da comunidade (Sazatornil et al. 2016).

Desta forma, a estrutura das redes de polinização pode depender da diversidade funcional de polinizadores e plantas em uma dada comunidade. Considerando o contínuo entre processos baseados em nicho e processos neutros na estrutura das interações (Vizentin-Bugoni et al. 2018) podemos esperar que a maior diversidade de atributos funcionais possa estar relacionada à estruturação das comunidades por processos baseados em nicho ecológico. Por outro lado, em comunidades com baixa diversidade funcional, processos neutros regulados pela abundância das espécies podem estar mais relacionados à estruturação das comunidades.

Assim, considerando a diversidade de espécies de esfingídeos presentes em distintos ecossistemas em regiões neotropicais (veja Sazatornil et al. 2016, Johnson et al. 2017), a principal hipótese deste trabalho é que as interações planta-esfingídeo sejam governadas, preponderantemente, por processos baseados em nicho. Nós também esperamos que ocorra a partição de nicho de acordo com as características morfológicas de plantas e mariposas, ou seja, que ocorra a formação de módulos nas redes de interações e que tais módulos estejam relacionados com os atributos funcionais de plantas e polinizadores (Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014, Sazatornil et al. 2016, Hiraiwa & Ushimaru 2017, Maruyama et al. 2018). Para testarmos tais hipóteses, nós utilizamos um banco de dados de seis redes de interações quantitativas entre plantas e esfingídeos distribuídos pelas Américas (Sazatornil et al. 2016, Johnson et al. 2017).

Em tais redes nós testamos se a diversidade funcional explica a estrutura das interações planta-polinizador tanto ao nível da espécie, quanto ao nível da rede de interação como um todo. Para isso foram utilizadas métricas de ao nível da comunidade, tais como aninhamento, modularidade e especialização da rede, para entendermos como é a estruturação geral das redes de interações. Por outro lado, também foram utilizadas métricas ao nível das espécies, tais como força da espécie, especialização da espécie, centralidade de intermediação e centralidade de proximidade, para compreendermos o papel das espécies na estrutura da comunidade. Nós também calculamos a diversidade funcional de esfingídeos e plantas para analisar sua influência na estrutura geral das redes de interação.

MATERIAL E MÉTODOS

Datasets e áreas de amostragem

Compilamos os dados das redes de interações planta-esfingídeo presentes em diferentes ecossistemas na região neotropical, das quais duas comunidades presentes no Brasil (Mata Atlântica e Cerrado), três da Argentina (duas em zona de transição entre a Floresta Ocidental do Chaco e a Floresta Tropical Montanhosa de Yungas, e uma localizada em uma área de Floresta Seca de Chaco Montana), e a sexta comunidade na Costa Rica (Floresta Tropical Seca). Todas as redes foram montadas a partir de uma abordagem zoocêntrica, na qual, os polinizadores foram coletados em armadilha luminosa, e as espécies de plantas visitadas determinadas através de análise da carga polínica encontrada no corpo e aparato bucal das mariposas (veja detalhes em Johnson et al. 2017).

A área da Mata Atlântica (MA) é uma área de Floresta Ombrófila Densa Montana, com meses quentes e chuvosos, de outubro a março, e nos meses frios e secos, de abril a setembro (Joly et al. 2012), sendo o clima do tipo Tropical Temperado (Cwa de Köppen 1948). O Cerrado (CE) inclui uma área com muitos tipos de formações vegetais e fisionômicas (Schiavini & Araújo, 1989; Oliveira - Filho & Ratter, 2002), variando de formações de savana aberta à floresta densa, incluindo floresta de cerradão e mesofíticas, bem como comunidades associadas a várzeas (pântano de palmeiras ou veredas) e cursos d'água (florestas de galeria) (Amorim et al. 2009). O clima é sazonal do tipo Aw (Aw de Köppen 1948), com inverno frio e seco de abril a setembro e verão quente e úmido de outubro a março (Rosa et al. 1991, Oliveira – Filho & Ratter, 2002). A área da Floresta Tropical Seca (FTS) apresenta dois tipos principais formação vegetal, sendo elas, uma floresta decídua presente nas encostas e colinas, e uma floresta perene ao longo de rios e planícies de inundação permanentes (Frankie et al. 1983, Hartshorn 1983) e possui clima sazonal (Opler et al 1976). O verão se estende de maio a novembro, com dias quentes e úmidos, enquanto o inverno se estende dezembro até abril com

dias secos e frios (Frankie et al. 1974, Opler et al. 1976). A Floresta Ocidental do Chaco é uma região de clima quente, as chuvas são concentradas no verão. A vegetação é formada por florestas xerófilas que se mistura com florestas de palmeiras, pântanos salgados e savanas halofíticas (Moré, Kitching & Cocucci 2005). A Floresta Tropical Montanhosa de Yungas possui um clima que é quente a temperado, com geadas e neves ocorrendo ocasionalmente no inverno. Também é úmido, com chuvas concentradas no verão. A umidade vem com ventos quentes do Leste, em forma de neblina e chuva, que são mais intensos em altitudes mais altas (Moré, Kitching & Cocucci 2005). Aqui iremos denominar de Chaco-Yungas I (CY I) e Chaco-Yungas II (CY II) as áreas de coletas na Argentina entre a transição da Floresta Ocidental do Chaco e a Floresta Tropical Montanhosa de Yungas. Por fim, a Floresta Seca de Chaco Montana (CM) possui médias de 5°C nos meses mais frios e 11,4°C nos meses mais quente, e não há período livre de geadas (Moré, Kitching & Cocucci 2005). As chuvas ocorrem predominantemente entre outubro e abril (Cabido 1985). A paisagem consiste em florestas abertas com árvores xerófilas, diferentes tipos de pradarias, arbustos e gramíneas (Cabido 1985; Cabido & Acosta 1986; Funes & Cabido 1995; Cingolani et al. 2004).

Aspectos Gerais das Redes de Interação

Para analisarmos os fatores estruturados das redes de interação, nós utilizamos métricas quantitativas, uma vez que tais métricas têm menor influência do esforço de amostragem possibilitando comparações espaço-temporais mais realísticas (Vizentin-Bugoni et al. 2016). As seguintes métricas foram utilizadas para avaliar as redes: Aninhamento ponderado (wNODF), que designa as interações de espécies especialistas como subconjuntos das espécies mais generalistas, na qual valores mais altos indicam que a rede é mais aninhada. Especialização da Rede (H_2'), que se baseia em como determinada espécie restringe suas interações em uma ou mais espécies, considerando a disponibilidade de parceiros potencial presentes na

comunidade (Blüthgen et al. 2006). Modularidade (Q'), que demonstra se a rede possui subconjuntos de espécies que interagem mais entre si do que com outros subconjuntos, levando em consideração as frequências das interações. Valores altos de Q' sugerem que existem módulos na rede, desta forma, que determinados grupos de polinizadores interagem mais frequentemente com determinados subconjuntos de plantas, o que significa a ocorrência de especialização de nicho entre as espécies (Dormann & Strauss 2014).

Para avaliarmos a significância dos valores obtidos com as métricas de rede, nós comparamos os valores observados com valores obtidos através de um modelo nulo. Para obter as matrizes nulas, nós utilizamos o algoritmo de Patefield (Patefield 1981), o qual mantém o número total de interações na matriz, além de fixar os totais marginais (somatórias das interações nas linhas e nas colunas) das redes originais. Para avaliar a significância das métricas geradas a partir das matrizes nulas, nós estimamos os intervalos de confiança de 95% de cada uma das métricas calculadas. Por fim, como as métricas que utilizamos são sensíveis ao tamanho da rede, ou seja, apresentam uma tendência de variar com o número de interações observadas (Bascompte et al. 2003; Nielsen & Bascompte 2007; Ulrich, Almeida-Neto & Gotelli 2009), e para controlar os efeitos do tamanho da rede nas diferentes comunidades, padronizamos as métricas de rede ($wNODF / Q / H_2'$) usando z-scores, que foi calculado subtraindo-se o valor observado pela média dos valores gerados pelo modelo nulo, e dividido pelo desvio padrão dos valores gerados pelo modelo nulo (Dáttilo & Vasconcelos 2019).

Papel das espécies nas redes de interações

O papel das espécies das redes de interações baseou-se em quatro índices ao nível de espécie. Foram eles a especialização da espécie (d'), que demonstra como as frequências de interações de determinadas espécies diferem em relação a disponibilidade de parceiros na rede. Este índice varia de 0 a 1, e valores mais próximos de 1 indicam alta especialização da espécie

(Blüthgen et al. 2006). Força das espécies (ss') que representa a soma das proporções das interações feitas por uma espécie com todos parceiros com os quais ela pode interagir. Valores mais altos de ss' demonstram o quanto planta e/ou polinizador dependem um do outro (Bascompte et al. 2006). E também dois índices de centralidade, o índice de proximidade (CC) e o de intermediação (BC), que medem diferentes características relativas ao posicionamento de um nó em sua rede (Jordán et al. 2006; Estrada 2007). A centralidade de proximidade (CC), é capaz de medir a proximidade de um nó a todos os outros nós dentro da rede (Freeman 1979), e assim, pode afetar rapidamente outros nós e vice-versa. A centralidade de intermediação (BC) é capaz de identificar a importância de um nó como um conector entre diferentes partes da rede (Freeman 1979), os nós com valores de BC maiores que zero são capazes de conectar áreas da rede que de alguma forma não seriam conectados (Newman 2004).

Diversidade funcional

Para medir a diversidade funcional de esfingídeos compilamos dados para duas características que influenciam suas interações com as plantas que visitam, são elas: i) comprimento da probóscide e ii) envergadura da asa, que foi obtida através da soma do comprimento das duas asas, mais a largura do dorso. As características funcionais dos esfingídeos foram obtidas a partir de trabalhos publicados (Haber & Frankie 1989, Moré, Kitching & Cocucci 2005, Camargo et al. 2018, Sazatornil et al. 2016, Johnson et al. 2017), bem como imagens obtidas na página do Sphingidae Museum da República Tcheca (Sphingidae Museum – Czech Republic, 2019), cujas medidas foram aferidas com auxílio do programa ImageJ (Rueden et al. 2016).

Para medir a diversidade funcional das espécies de plantas compilamos dados para duas características (uma quantitativa e outra qualitativa) relacionadas com a interação planta-esfingídeo. Foram elas: i) morfologia floral, classificada como: poricida, tubular, prato, sino,

escova, bandeira e garganta (Souza et al. 2018) e ii) o comprimento do tubo foral. Todas as características funcionais das plantas foram obtidas a partir dos trabalhos publicados (Haber & Frankie 1989, Sazatornil et al. 2016, Johnson et al. 2017) bem como de imagens obtidas através do Herbário Virtual Re flora (Re flora - Herbário Virtual 2019). Em casos de plantas não identificadas, assumimos os mesmos critérios de Sazatornil et al. 2016 e utilizamos o comprimento do tubo da corola como 15mm, pois plantas identificadas anteriormente como tipicamente polinizada por esfingídeos nessas comunidades apresentam tubo floral maiores do que 15mm.

Análises

Para calcular a diversidade funcional de plantas e esfingídeos nas comunidades calculamos a dispersão funcional (FDis) e uniformidade funcional (FEve). FDis calcula a distância média de todas as espécies em uma comunidade em relação ao seu centroide em um espaço de características funcionais, calculando a distância média das espécies até o centroide da comunidade. Valores mais altos indicam a presença de espécies distintas funcionalmente nas comunidades (Laliberté & Legendre 2010). FEve mede a distribuição regular da abundância de cada espécie em um espaço de características funcionais. Os valores variam de 0 a 1, dos quais, valores próximos de um representam uma distribuição homogênea entre as espécies, indicando baixa diversidade funcional na comunidade (Villéger et al. 2008). As duas métricas foram calculadas com o uso do pacote FD no programa R (Laliberté & Legendre 2010).

Finalmente, para calcular se existe diferença funcional entre as comunidades realizamos uma Análise de Variância baseado em permutação (Permanova). Para isso, nós utilizamos as matrizes de características funcionais para cada comunidade e calculamos matrizes de distâncias utilizando o coeficiente de dissimilaridade de Gower (Gower 1971). Tais matrizes foram submetidas a uma análise de coordenadas principais (PCoA) e posteriormente

realizamos uma análise da homogeneidade multivariada de dispersões de grupo afim de calcular a distância média das características das espécies para cada comunidade a um centroide de cada grupo no espaço de coordenadas principais (Anderson 2006). Para avaliar a significância da diferença de distância entre cada grupo (comunidades) foi realizado um teste de permutação para homogeneidade de dispersões multivariadas (Legendre 2011). Para isso utilizamos o pacote *vegan* no R (R Core Team 2019).

Utilizamos uma análise de Kruskal-Wallis para caracterizar o padrão de distribuição do comprimento das probóscides entre as comunidades. Para entendermos quais os fatores que determinam a estrutura das redes de interações, nós utilizamos modelos lineares generalizados (GLM), considerando as métricas ao nível da rede (modularidade e especialização da rede) como variáveis respostas, e a diversidade funcional de esfingídeos, diversidade funcional de plantas e tamanho da rede como variáveis preditoras. Nós criamos modelos globais e modelos reduzidos e utilizamos o critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc) para comparar os modelos competitivos: i) modelo global com todas as variáveis preditoras, ii) modelo com tamanho da rede e diversidade funcional de esfingídeos, iii) modelo com tamanho da rede e diversidade funcional de plantas, iv) modelo com diversidade funcional de esfingídeos e diversidade funcional de plantas, v) modelo somente com tamanho da rede, vi) modelo somente com diversidade funcional de esfingídeos, vii) modelo somente com diversidade funcional de plantas e viii) modelo nulo, que considera apenas o intercepto e não inclui as variáveis preditoras. Posteriormente também utilizamos GLM para analisar as métricas ao nível da espécie (especialização da espécie, força da espécie, centralidade de proximidade e centralidade de intermediação) como variáveis respostas e média do comprimento das probóscides para cada espécie de esfingídeo, e o logaritmo da abundância de esfingídeos como variáveis preditoras. Os modelos utilizados foram: i) modelo global com todas as variáveis preditoras, ii) modelo com logaritmo da abundância, iii) modelo com comprimento da

probóscide e iv) modelo nulo, sem nenhuma variável preditora. Posteriormente, para escolher os modelos que melhor explicam nossas variáveis resposta, nós também utilizamos o AICc para comparação entre os modelos e para todos os modelos utilizamos a família de distribuição gaussiana. Por fim, para selecionarmos os melhores modelos de ajuste para cada conjunto de modelos, utilizamos a função *model.sel* para calcularmos os valores de AICc e ΔAICc . Consideramos o melhor modelo, aquele com valor de $\Delta\text{AICc} = 0$, mas como modelos com $\Delta\text{AICc} < 2$ também apresentam apoio substancial (Burnham & Anderson 2004), nós utilizamos os valores de peso de Akaike (w_i) para avaliar a importância relativa (Σw_i) das variáveis preditoras dos modelos, considerando os valores de w_i como análogos à probabilidade de um determinado modelo apresentar um melhor ajuste e os valores da Σw_i como a probabilidade de uma determinada variável preditora pertencer ao modelo de melhor ajuste (Symonds & Moussalli 2011). Nós também utilizamos regressões lineares para testar se a FDis de esfingídeos, FDis de plantas, bem como o tamanho da rede prediziam a modularidade e especialização das redes de interações. O mesmo foi utilizado para testar se o comprimento da probóscide de esfingídeos e a abundância de esfingídeos predizem a especialização ao nível da espécie, a força da espécie, a centralidade de proximidade e também a centralidade de intermediação. Todas as análises foram realizadas através da linguagem de programação R versão 3.6.1 (R Core Team 2019).

RESULTADOS

Foram registradas um total de 2420 interações entre 100 espécies de plantas distribuídas em 37 famílias, e 101 espécies de esfingídeos, distribuídas em 5 tribos. Com média de 24 espécies de plantas (variando de 14 em uma das comunidades de transição Chaco-Yungas a 34, na comunidade da Mata Atlântica) e uma média de 29 espécies de esfingídeos (variando de oito, na comunidade de Chaco Montana e 55 na Floresta Tropical Seca) por comunidade. O tamanho das redes variou de 30 a 82. O comprimento médio do tubo floral variou de 31,81 mm a 41,90 mm entre as comunidades (Apêndice 1). Já a média do comprimento da probóscide variou de 42,72 mm a 52,88 mm e a média da envergadura da asa variou de 92,27 mm a 98,84 mm (Apêndice 2).

Todas as comunidades são mais modulares e especializadas do que o esperado ao acaso (Tabela 1). Por outro lado, nenhuma das comunidades foi significativamente aninhada (Tabela 1). Os resultados obtidos para FDis e FEve de esfingídeos foram similares em todas as comunidades (Tabela 2) e não houve diferença na diversidade funcional entre as comunidades (pseudo-F = 0.99, $p = 0.42$, Figura 1A). Para plantas os resultados de FDis e FEve também apresentaram valores similares para todas as comunidades, com exceção para o valor de FEve na comunidade de Floresta Tropical Seca, que apresentou o maior valor de uniformidade funcional entre todas as comunidades. Para as plantas, tampouco houve diferença na diversidade funcional entre as comunidades (pseudo-F = 0.24, $p = 0.94$, Figura 1B).

Tabela 1. Estruturas das redes de interações das seis comunidades. * representa valores significativos com base em uma distribuição nula utilizando o modelo nulo de Patefield e entre parênteses estão os valores observados no intervalo de confiança de 95%.

Comunidades	Modularidade (Q')	Especialização (H₂)	Aninhamento (wNODE)
Mata Atlântica	0.35 (0.25 - 0.31)*	0.24 (0.10 - 0.17)*	11.34 (9.01 - 17.90)
Cerrado	0.32 (0.18 - 0.23)*	0.22 (0.10 - 0.16)*	22.34 (17.83 - 27.26)
F. Tropical Seca	0.37 (0.16 - 0.20)*	0.29 (0.09 - 0.16)*	18.57 (18.87 - 28.09)
Chaco Montana	0.22 (0.07 - 0.08)*	0.16 (0.02 - 0.07)*	41.75 (40.50 - 58.80)
Chaco Yungas I	0.24 (0.07 - 0.13)*	0.17 (0.03 - 0.08)*	46.59 (40.69 - 62.76)
Chaco Yungas II	0.26 (0.09 - 0.16)*	0.17 (0.04 - 0.10)*	42.60 (34.54 - 54.54)

Tabela 2. Resultado das análises de dispersão funcional (FDis) e uniformidade funcional (FEve) para esfingídeos e plantas nas seis comunidades.

Comunidades	Esfingídeos		Plantas	
	FDis	FEve	FDis	FEve
Mata Atlântica	1.44	0.53	0.35	0.56
Cerrado	1.28	0.62	0.49	0.94
F. Tropical Seca	1.41	0.61	0.36	0.58
Chaco Montana	0.92	0.74	0.38	0.51
Chaco Yungas I	1.12	0.43	0.43	0.49
Chaco Yungas II	0.95	0.63	0.42	0.55

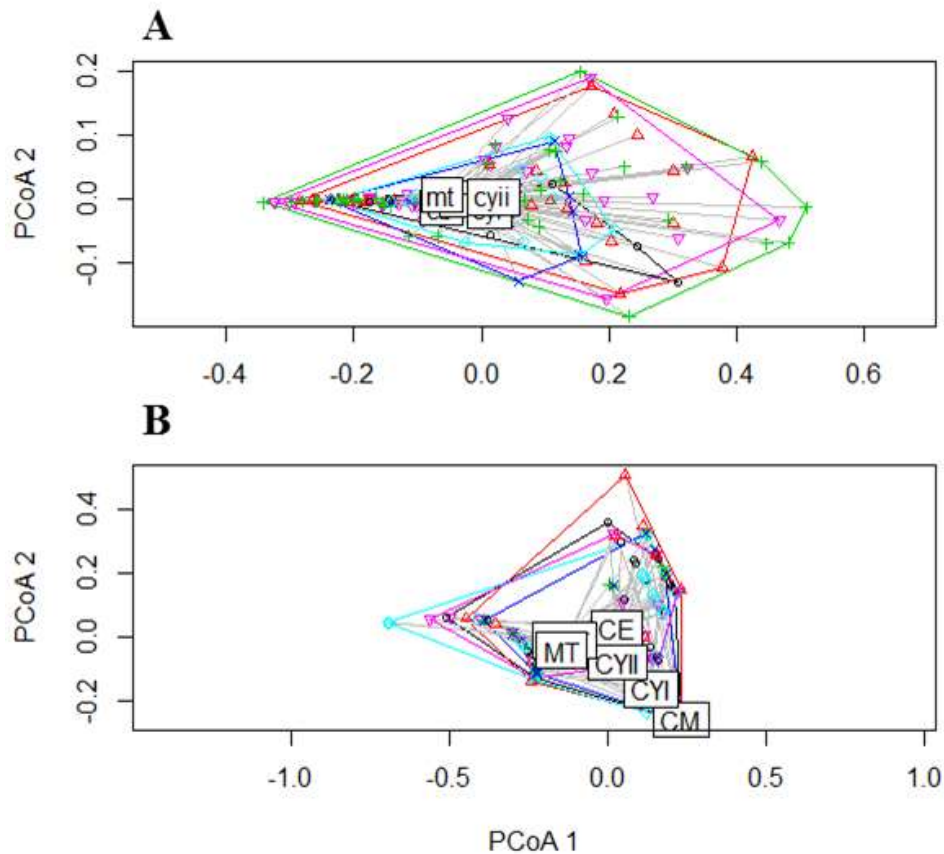


Figura 1. Diversidade de características funcionais das seis comunidades. A) Esfingídeos, e B) plantas esfingófilas. Ambos os níveis tróficos estão representados no espaço multidimensional da análise de coordenadas principais (PCoA). Os polígonos representam o espaço funcional ocupado pelas espécies sobrepostas. Mata Atlântica (MA), Cerrado (CE), zona de transição entre a Floresta Ocidental do Chaco e a Floresta Tropical Montanhosa de Yungas (CYI e CYII), Floresta Seca de Chaco Montana (CM) e Floresta Tropical Seca (FTS).

Em nossas análises de seleção de modelos para as métricas gerais de rede nós utilizamos valores das métricas transformados através do z-score (Tabela 3). A seleção de modelos mostrou que o modelo nulo é o que melhor explica a modularidade da rede, ou seja, nenhuma das variáveis (diversidade funcional e tamanho da rede) explicou a modularidade das redes (Tabela 4), o mesmo padrão foi encontrado para especialização da rede (Tabela 5). Para os índices ao nível das espécies, a seleção de modelos mostrou que a abundância é a variável que melhor explica a força da espécie na rede (Tabela 6), bem como a especialização da espécie (Tabela 7), a centralidade de proximidade (Tabela 8), e centralidade de intermediação (Tabela

9). A modularidade não foi relacionada com nenhuma das variáveis, o mesmo padrão se repetiu para a especialização da rede. A especialização das espécies foi relacionada apenas com abundância de esfingídeos ($R^2 = 0.05$, $F(1,170)=10.87$, $p < 0.001$, Figura 2A) e o mesmo padrão se repetiu para força das espécies ($R^2 = 0.55$, $F(1,170)=214.50$, $p < 0.001$, Figura 2B) centralidade de proximidade ($R^2 = 0.15$, $F(1,170)=33.33$, $p < 0.001$, Figura 2C) e centralidade de intermediação ($R^2 = 0.15$, $F(1,170)=32.03$, $p < 0.001$, Figura 2D). Não foi encontrada diferença no padrão de distribuição do comprimento da probóscide entre as comunidades (K-W Chi-quadrado = 3.64, $p = 0.60$, Figura 3).

Tabela 3. Valores de Modularidade e Especialização da Rede transformados através do método de z-score.

Comunidades	Z-score	
	Modularidade (Q')	Especialização da Rede (H ₂ ')
Mata Atlântica	4.73	6.06
Cerrado	9.43	6.69
F. Tropical Seca	20.98	20.32
Chaco Montana	9.68	10.85
Chaco Yungas I	10.52	11.28
Chaco Yungas II	9.03	7.65

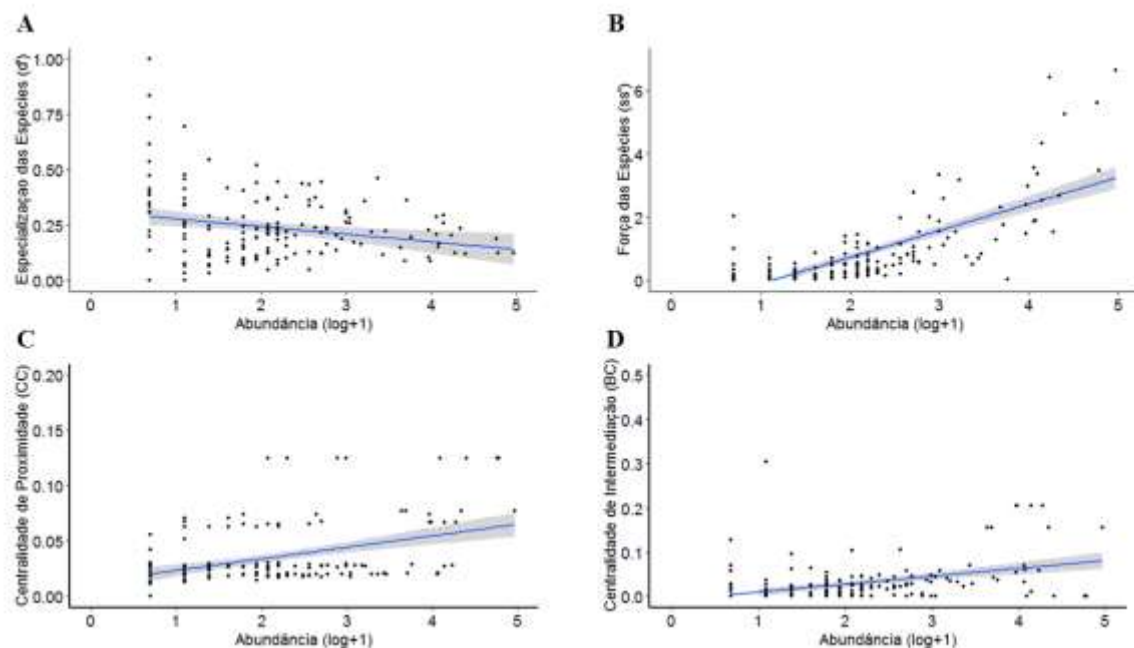


Figura 2. Regressões lineares mostrando a relação entre (A) especialização da espécie e abundância de esfingídeos, (B) força da espécie e abundância de esfingídeos, (C) centralidade de proximidade e abundância de esfingídeos, e (D) centralidade de intermediação e abundância de esfingídeos.

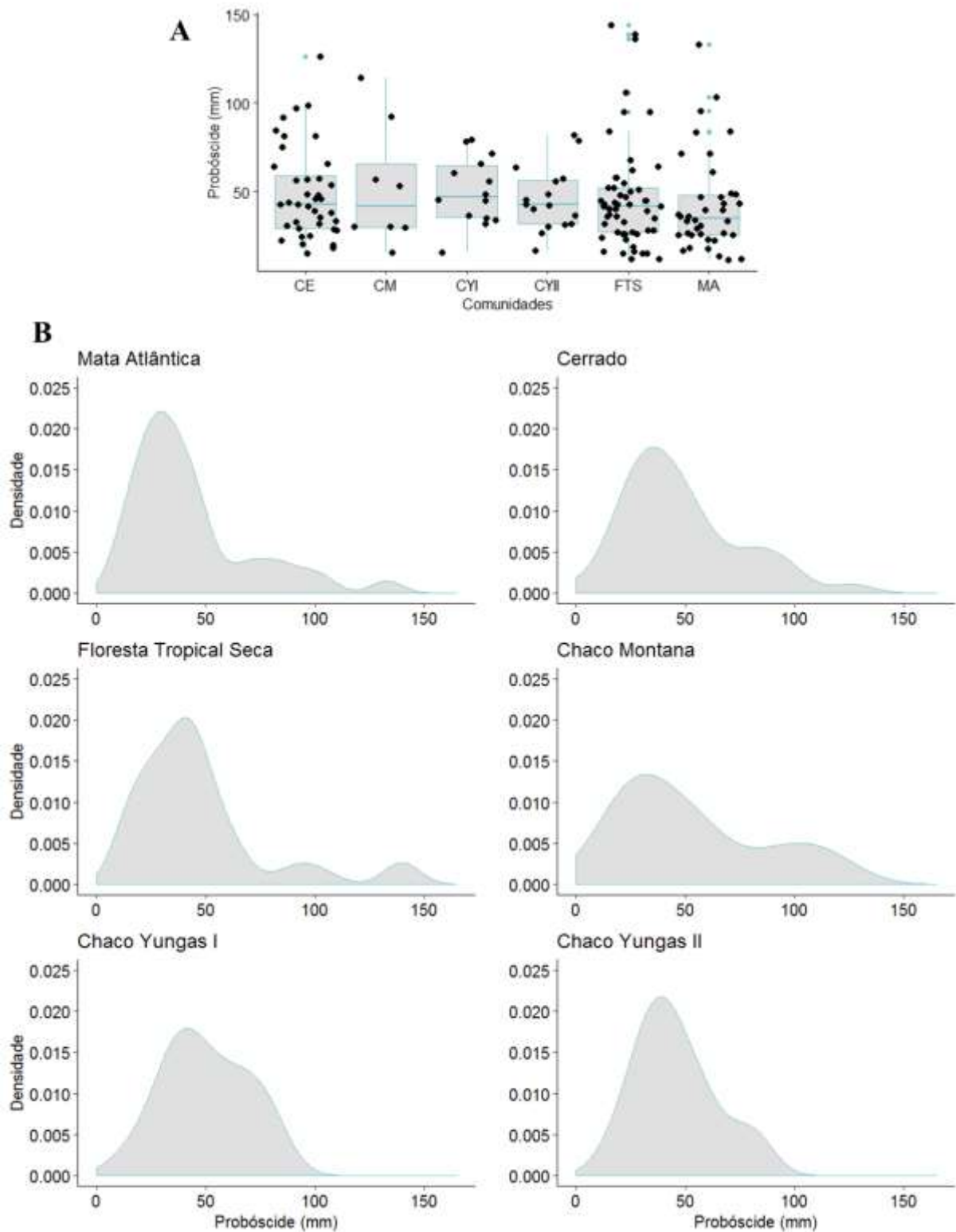


Figura 3. A) Comprimento da probóscide dos esfingídeos entre as comunidades analisadas. B) Distribuição do comprimento da probóscide em cada comunidade. Mata Atlântica (MA), Cerrado (CE), zona de transição entre a Floresta Ocidental do Chaco e a Floresta Montanhosa de Yungas (CYI e CYII), Floresta Seca de Chaco Montana (CM) e Floresta Tropical Seca (FTS).

Tabela 4. Resultados das análises de seleção dos oito modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Modularidade (Q') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: Diversidade Funcional de Esfingídeos (DFE), Diversidade Funcional de Plantas (DFP) e Tamanho da Rede (TR). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.

Modelos	Intercepto	DFE	DFP	TR	d.f.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Modelo Nulo	10.730				2	-18.108	44.20	0	0.932
Modelo 05	-11.960	20.16			3	-15.989	50.00	5.76	0.052
Modelo 04	-1.814			7.48	3	-17.835	53.70	9.46	0.008
Modelo 06	19.980		-22.66		3	-17.965	53.90	9.71	0.007
Modelo 01	-2.340	30.69		-12.82	4	-15.184	78.30	34.15	0.000
Modelo 03	0.258	21.35	-33.21		4	-15.324	78.60	34.43	0.000
Modelo 02	6.620		-17.35	6.68	4	-17.748	83.50	39.28	0.000
Modelo Global	26.750	40.46	-60.19	-22.08	5	-11.638	Inf	Inf	0.000
Valores Σw_i		0.052	0.007	0.008					

Tabela 5. Resultados das análises de seleção dos oito modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Especialização da Rede (H2') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: Diversidade Funcional de Esfingídeos (DFE), Diversidade Funcional de Plantas (DFP) e Tamanho da Rede (TR). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.

Modelos	Intercepto	DFE	DFP	TR	d.f.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Modelo Nulo	10.480			0.012	2	-17.950	43.9	0	0.958
Modelo 05	-7.599	16.06			3	-16.709	51.4	7.52	0.022
Modelo 06	28.800		-44.87		3	-17.311	52.6	8.72	0.012
Modelo 04	1.019			5.64	3	-17.790	53.6	9.68	0.008
Modelo 03	12.170	17.99	-53.76		4	-15.127	78.3	34.35	0.000
Modelo 01	0.590	25.03		-10.92	4	-16.276	80.6	36.65	0.000
Modelo 02	21.400		-41.93	3.70	4	-17.230	82.5	35.56	0.000
Modelo Global	40.520	38.45	-82.63	-23.63	5	-9.122	Inf	Inf	0.000
Valores Σw_i		0.022	0.012	0.008					

Tabela 6. Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Força das Espécies (ss') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.

Modelos	Intercepto	AB	CP	d.f.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Modelo 01	-0.937	0.842		3	-200.061	406.265	0	0.720
Modelo Global	-0.901	0.848	-0.001	4	-199.958	408.156	1.891	0.280
Modelo 02	0.552		0.006	3	-268.738	543.619	137.353	0
Modelo Nulo	0.820			2	-270.259	544.590	138.325	0
Valores Σw_i		1	0.280					

Tabela 7. Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Especialização das Espécies (d') de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.

Modelos	Intercepto	AB	CP	d.f.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Modelo 01	0.313	-0.035		3	74.550	-142.956	0	0.688
Modelo Global	0.305	-0.036	0.0002	4	74.689	-141.139	1.817	0.277
Modelo Nulo	0.241			2	70.202	-136.333	6.624	0.025
Modelo 02	0.243		-0.00005	3	70.207	-134.271	8.686	0.009
Valores Σw_i		0.965	0.286					

Tabela 8. Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Centralidade de Proximidade (CC) de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.

Modelos	Intercepto	AB	CP	d.f.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Modelo 01	0.013	0.010		3	395.289	-784.400	0	0.74
Modelo Global	0.013	0.010	-0.00001	4	395.292	-782.300	2.09	0.26
Modelo Nulo	0.034			2	379.894	-755.700	28.72	0.00
Modelo 02	0.031		0.00001	3	380.418	-754.700	29.74	0.00
Valores Σw_i		1	0.26					

Tabela 9. Resultados das análises de seleção dos quatro modelos candidatos, por meio de análises de modelos lineares generalizados, para explicar a Centralidade de Intermediação (BC) de seis comunidades nas Américas. Os modelos foram calculados utilizando pesos de Akaike (w_i) e importância relativa das variáveis preditoras (Σw_i). A linha pontilhada representa um conjunto de modelos com 95% de confiança, o que significa que os modelos abaixo dessa linha foram rejeitados. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram: abundância das espécies de esfingídeos (AB) e o comprimento das probóscides (CP). Os modelos de melhor ajuste e as variáveis com Σw_i mais altos são destacados em negrito.

Modelos	Intercepto	AB	CP	d.f.	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Modelo 01	0.008	0.017		3	298.927	-591.700	0	0.726
Modelo Global	0.006	0.018	-0.00001	4	298.999	-589.800	1.95	0.274
Modelo Nulo	0.029			2	284.080	-564.100	27.62	0.00
Modelo 02	0.024		0.00001	3	284.346	-562.500	29.16	0.00
Valores Σw_i		1	0.274					

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que apesar das redes esfingídeos-planta serem modulares e especializadas, variáveis neutras, como tamanho da rede, bem como variáveis relacionadas aos atributos das espécies, como a diversidade funcional, não se mostraram importantes na estruturação das interações ao nível da comunidade, entretanto ao nível de espécie, a abundância dos indivíduos se mostrou importante na estrutura das redes de interações nos distintos biomas analisados. Diferentemente do que já foi visto para outras redes de interações planta-polinizador, no qual processos baseados nos atributos das espécies, tal como as características funcionais dos beija-flores (Maruyama et al 2018) e links proibidos (Vizentin-Bugoni et al. 2014), são determinantes na estruturação dessas interações. Além disso, houve redundância funcional dos esfingídeos e plantas entre as comunidades, que apresentaram baixa dispersão funcional e maior uniformidade através dos distintos biomas analisados. Ou seja, a homogeneidade funcional entre as comunidades e a relação positiva entre a estrutura da rede e as variáveis neutras (abundância e riqueza de espécies) sugerem que fatores estocásticos podem ser importantes na estrutura das interações entre plantas e esfingídeos (Vizentin-Bugoni et al. 2018), ao contrário do que prevíamos encontrar.

Nas redes estudadas o número e o tamanho dos módulos aumentaram com a riqueza de espécies nas redes (Olesen et al. 2007). Três de nossas redes possuem maior riqueza de espécies e, portanto, maior número e tamanho de módulos, enquanto que em outras três redes, o número de módulos é reduzido, pois possuem menor riqueza de espécies. Assim, em redes tropicais a alta riqueza de espécies promove a interação com um grande número de grupos funcionais de polinizadores resultando em comunidades modulares (Ollerton et al. 2006). Esse ajuste pode ser observado em nossas redes através de módulos formados principalmente por espécies de esfingídeos de probóscide longa com plantas de tubo floral longo. Entretanto,

nossos resultados apontam que não existe relação entre modularidade/especialização e dispersão funcional, tampouco com o tamanho da rede.

Apesar das comunidades apresentarem uma maior especialização da rede do que o esperado ao acaso, de forma geral, esses valores são baixos, indicando que as interações entre esfingídeos e plantas tendem a ser mais generalistas. Isso pode ser visto melhor quando observamos os valores de especialização das espécies, que são em sua maioria baixos, sugerindo que em todas as redes as espécies generalistas são predominantes, pois são as mais abundantes. Visto que encontramos uma relação positiva entre especialização das espécies e abundância, no qual espécies abundantes apresentam valores baixos de especialização, isso indica que as redes analisadas são formadas preponderantemente por espécies generalistas. Essa generalização pode estar associada com a redundância funcional encontrada nas comunidades, assim como é visto para beija-flores em comunidades insulares (Maruyama et al. 2018).

Tal como a especialização das espécies, a força das espécies possui relação com a abundância, porém essa relação é inversamente proporcional a relação encontrada entre abundância e especialização das espécies. Assim, espécies mais abundantes possuem valores mais altos de força e não se relacionam com as características funcionais. Isso pode ser observado, por exemplo, através das espécies *Manduca tucumana* (probóscide 79,42 cm) e *Protambulyx strigilis* (probóscide 29,30 cm). Ambas são abundantes, logo, possuem valor alto de força de interação, mas possuem morfologias contrastantes, quando se observa o comprimento da probóscide. Essa relação indica que espécies abundantes de esfingídeos possuem uma grande influência na arquitetura das redes plantas-esfingídeos, pois não possuem um estreito vínculo de interação com as espécies de plantas nas comunidades (Bascompte et al. 2006).

As métricas de centralidade, tanto a de intermediação, quanto a de proximidade, também apresentaram uma relação com a abundância dos esfingídeos, apontando que espécies

mais abundantes possuem valores mais altos de centralidade de intermediação e de proximidade. Dessa maneira as espécies mais abundantes se mostram importantes para a conexão geral da rede, pois possuem os valores mais elevados de centralidade de proximidade e também são importantes para coesão dos subconjuntos da rede, pois apresentam valores maiores do que zero para centralidade de intermediação (Martín González et al. 2010). Isso sugere que essas espécies mais abundantes são fundamentais para estrutura geral da rede, funcionamento e resiliência (Martín González et al. 2010).

As estruturas de nossas redes não apresentaram relação com a diversidade funcional, mas apresentaram relação com abundância das espécies, indo ao encontro do observado em redes mutualísticas plantas-beija-flores, que possui relação entre diversidade funcional de beija-flores com a estrutura das redes, pois apresentam comunidades funcionalmente distintas, ou seja, com alta dispersão funcional (Maruyama et al 2018). Essas relações encontradas entre a abundância das espécies e as métricas de redes podem estar ligadas com a redundância funcional entre nossas comunidades. Uma vez que as comunidades apresentaram uma distribuição acentuada a direita para o tamanho das probóscides, portanto esfingídeos com probóscide curta são, no geral, mais abundantes que as espécies de probóscide longa. Assim a abundância dessas espécies pode modular a formação de nichos nas comunidades, pois espécies com probóscide longa, por serem menos abundantes, sofrerão menos competição pelo recurso, uma vez que esfingídeos com probóscide curta, que são mais abundantes, não são capazes de acessar o néctar em plantas de tubo longo, devido à falta de correspondência morfológica.

Adicionalmente, plantas com tubo floral longo apresentam maior quantidade de néctar (Haber & Frankie 1989, Martins & Johnson 2013, Johnson & Raguso 2016), ou seja, os esfingídeos de probóscide longa possuem em tais plantas, uma maior disponibilidade de recursos, ao passo que enfrentam menor competição para obtê-lo. Padrões semelhantes, no qual a abundância pode ser responsável pela formação de nichos, podem ser encontrados no Deserto

do Sonora, Estados Unidos (Grant 1983) e nas savanas da África (Martins & Johnson 2013, Johnson & Raguso 2016). Nessas comunidades existe uma relação entre a correspondência morfológicas de esfingídeos/plantas e a abundância de esfingídeos, levando a adaptações das plantas as características morfológicas das espécies de esfingídeos mais abundantes (Johnson et al. 2017).

Nossos resultados indicam uma redundância funcional entre as comunidades, levando a uma estruturação das redes de interação plantas-esfingídeos por processos neutros, ou seja, de maneira estocástica, no qual abundância das espécies de esfingídeos e plantas são os principais fatores de estruturação de nossas comunidades. A redundância funcional apresenta aspectos relevantes, como a similaridade de recursos oferecidos, levando a uma menor probabilidade de perda de funções devido a extinção de espécies raras, que poderá ser substituída funcionalmente por outra espécie equivalente, mantendo coesa a estrutura da rede, e o funcionamento da comunidade (Stuart-Smith et al. 2013, Biesmeijer et al. 2006).

Entretanto, é necessário levarmos em consideração que aspectos como a fenologia de esfingídeos e plantas não foram testados em nossos modelos. A sobreposição fenológica foi importante para estrutura de redes de polinização, implicando em situações que, muitas espécies de polinizadores e plantas apresentam um potencial de interação, como correspondência morfológica do aparato bucal com o tubo floral, mas não interagem devido à falta de sobreposição no tempo (Vizentin-Bugoni et al. 2014). O efeito da fenologia pode representar uma variável importante na formação dos módulos em nossas redes, portando é necessário que futuros estudos explorem esse aspecto das interações, para entendermos se com a adição dos dados de fenologia dos esfingídeos e das plantas, os processos neutros se mantem como estruturadores dessas comunidades.

CONCLUSÃO

Compreender como processos determinísticos e estocásticos agem na estrutura das interações é um grande desafio para a ecologia de comunidades. Nossos resultados sugerem que redes de interações plantas-esfingídeos são estruturadas através de processos neutros, devido a generalização e redundância funcional encontrada nas comunidades aqui estudadas. A generalização pode ser vantajosa em determinadas condições, a dieta variada de indivíduos generalistas, em nosso caso esfingídeos capazes de interagir com ampla variedade de plantas, pode gerar uma estabilidade, através da maior oportunidade desses indivíduos estabelecerem relações vantajosas com seus parceiros, além da possibilidade de se relacionarem com parceiros que ocupam nichos diferentes (Batstone et al. 2018, CaraDonna et al. 2017, Albrecht et al. 2012).

REFERÊNCIAS

- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., & Müller, C. B. (2012). Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1748), 4845-4852.
- Amorim, F. W., DeÁvila Jr, R. S., De Camargo, A. J., Vieira, A. L., & Oliveira, P. E. (2009). A hawkmoth crossroads? Species richness, seasonality and biogeographical affinities of Sphingidae in a Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*, 36(4), 662-674.
- Amorim, F. W., Wyatt, G. E., & Sazima, M. (2014). Low abundance of long-tongued pollinators leads to pollen limitation in four specialized hawkmoth-pollinated plants in the Atlantic Rain forest, Brazil. *Naturwissenschaften*, 101(11), 893-905.
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, 9(6), 683-693.
- Balkenius, A., Kelber, A., & Balkenius, C. (2004). A model of selection between stimulus and place strategy in a hawkmoth. *Adaptive Behavior*, 12(1), 21-35.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431-433.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383–9387.
- Batstone, R. T., Carscadden, K. A., Afkhami, M. E., & Frederickson, M. E. (2018). Using niche breadth theory to explain generalization in mutualisms. *Ecology*, 99(5), 1039-1050.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351-354.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, 33(2), 261-304.
- Cabido, M. (1985). Las comunidades vegetales de la Pampa de Achala. Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents phytosociologiques*, 9, 431-443.
- Cabido, M., & Acosta, A. (1986). Variabilidad florística a lo largo de un gradiente de degradación de céspedes de la pampa de Achala, Sierras de Córdoba Argentina. (Floristic variability along a lawn degradation gradient in Pampa de Achala, Córdoba Mountains, Argentina.). *Documents Phytosociologiques*, 10, 289-304.

- Camargo, A. J. A., Camargo, W. R. F., Corrêa, D., Vilela, M. D. F., & Amorim, F. (2018). Mariposas polinizadoras do cerrado: identificação, distribuição, importância e conservação. *Embrapa Cerrados-Livro técnico (INFOTECA-E)*.
- CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., & Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology letters*, 20(3), 385-394.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Zak, M. R., & Cabido, M. R. (2004). Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote sensing of environment*, 92(1), 84-97.
- Cocucci, A. A., Moré, M., & Sérsic, A. N. (2009). Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudio de casos en plantas polinizadas por esfíngidos. *Ecología y evolución de interacciones planta animal*, 43-60.
- Dáttilo, W., & Vasconcelos, H. L. Macroecological patterns and correlates of ant–tree interaction networks in Neotropical savannas. *Global Ecology and Biogeography*.
- Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90-98.
- Estrada, E. (2007). Characterization of topological keystone species: local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4(1-2), 48-57.
- Frankie, G. W., Baker, H. G., & Opler, P. A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 881-919.
- Frankie, G. W., Haber, W. A., Opler, P. A., & Bawa, K. S. (1983). Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest., 411-447.
- Freeman, L. C. (1978). Centrality in social networks conceptual clarification. *Social networks*, 1(3), 215-239.
- Funes, G., Cabido, M., & Agradecimientos, V. I. (1995). Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 24.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 857-871.
- Grant, V. (1983). The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora. *Botanical Gazette*, 144(3), 439-449.
- Haber, W. A., & Frankie, G. W. (1989). A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica*, 155-172.
- Hartshorn, G. S. (1983). *Plants: introduction*. In D. H. Janzen (Ed.). *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 118-157.

- Hiraiwa, M. K., & Ushimaru, A. (2017). Low functional diversity promotes niche changes in natural island pollinator communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1846), 20162218.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Johnson, S. D., & Raguso, R. A. (2016). The long-tongued hawkmoth pollinator niche for native and invasive plants in Africa. *Annals of Botany*, 117(1), 25-36.
- Johnson, S. D., Moré, M., Amorim, F. W., Haber, W. A., Frankie, G. W., Stanley, D. A. (2017). The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Functional ecology*, 31(1), 101-115.
- Joly, C. A., Assis, M. A., Bernacci, L. C., Tamashiro, J. Y., de Campos, M. C. R., Gomes, J. A. M. A., et al. (2012). Floristic And Phytosociology In Permanent Plots Of The Atlantic Rainforest Along An Altitudinal Gradient In Southeastern Brazil [florística E Fitossociologia Em Parcelas Permanentes Da Mata Atlântica Do Sudeste Do Brasil Ao Longo De Um Gradiente Altitudinal]. *Biota Neotropica*.
- Jordán, F., Liu, W. C., & Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3), 535-546.
- Jordano, P. (2016). Natural history matters: how biological constraints shape diversified interactions in pollination networks. *Journal of Animal Ecology*, 85(6), 1423-1426.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.
- Kaczorowski, R. L., Seliger, A. R., Gaskett, A. C., Wigsten, S. K., & Raguso, R. A. (2012). Corolla shape vs. size in flower choice by a nocturnal hawkmoth pollinator. *Functional Ecology*, 26(3), 577-587.
- Köppen W. (1948). *Climatologia: con un estudio de las climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Legendre, P., Oksanen, J., & ter Braak, C. J. (2011). Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 269-277.
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2015). Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography*, 38(11), 1119-1128.
- Martins, D. J., & Johnson, S. D. (2013). Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110(1), 199-213.

- Maruyama, P. K., Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., Martín González, A. M., Zanata, T. B., Abrahamczyk, S. et al. (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant–hummingbird interaction networks. *Global ecology and biogeography*, 27(10), 1186–1199.
- Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., & Dalsgaard, B. (2014). Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant–hummingbird network. *Biotropica*, 46(6), 740–747.
- Moré, M. (2008). *Estudios sobre esfingofilia en plantas con longitudes florales extremas de Argentina Subtropical*. Doctoral dissertation, Doctoral thesis, Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Moré, M., Kitching, I. J., & Cocucci, A. (2005). Esfíngidos de la Argentina. Literature of Latin America, Buenos Aires, Argentina.
- Moré, M., Sérsic, A. N., & Cocucci, A. A. (2007). Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in three long-tongued hawkmoth–pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoideae) 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 94(2), 485–505.
- Newman, M. E. (2004). Detecting community structure in networks. *The European Physical Journal B*, 38(2), 321–330.
- Nielsen, A. & Bascompte, J. (2007) Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology*, 95, 1134– 1141.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891–19896.
- Oliveria-Filho, A.T., & Ratter, J.A. (2002). *Vegetation physionomies and wood flora of the Cerrado biome. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of neotropical savanna* (ed. by P.S. Oliveira and R.J. Marquis). Columbia University Press. New York, pp. 351–367.
- Ollerton, J., Johnson, S. D., Hingston, A. B., Waser, N. M., & Ollerton, J. (2006). *Geographical variation in diversity and specificity of pollination systems* (pp. 283–308). Chicago: University of Chicago Press.
- Opler, P. A., Baker, H. G., & Frankie, G. W. (1975). Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica*, 234–247.
- Patefield, W. M. (1981). Algorithm AS 159: an efficient method of generating random $R \times C$ tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 30(1), 91–97.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reflora – Herbário Virtual. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>. Acesso em 11/04/2019.

Riffell, J. A., Lei, H., Abrell, L., & Hildebrand, J. G. (2013). Neural basis of a pollinator's buffet: olfactory specialization and learning in *Manduca sexta*. *Science*, 339(6116), 200-204.

Rosa, R. L. S. C. (1991). Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e natureza*, 3, 91-108.

Rueden, C., Dietz, C., Horn, M., Schindelin, J., Northan, B., Berthold, M. & Eliceiri, K. (2016). ImageJ Ops [Software]. <http://imagej.net/Ops>.

Sazatornil, F. D., Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A. A., Kitching, I. J., Schlumpberger, B. O. et al. (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology*, 85(6), 1586-1594.

Schiavini, I., & Araújo, G. M. (1989). Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade & Natureza*, 1(1), 61-66.

Sphingidae Museum – Czech Republic. Disponível em: <http://en.sphingidae-museum.com/>. Acesso em 15/07/2018.

Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., ... & Becerro, M. A. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501(7468), 539.

Symonds, M. R., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N.J. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3– 17.

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

Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.

Villéger, S., Mason, N. W., & Moullot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1780), 20132397.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., de Souza, C. S., Ollerton, J., Rech, A. R., & Sazima, M. (2018). Plant-pollinator networks in the tropics: a review. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 73-91). Springer, Cham.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. D. S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 262-272.

APÊNDICES

Apêndice 1. Valores médios comprimento do tubo floral (mm) e morfologia das plantas utilizadas para medir a diversidade funcional nas seis comunidades.

MATA ATLÂNTICA		
Espécies	Tubo Floral	Morfologia
<i>Aegiphila integrifolia</i>	25	garganta
<i>Alseis floribunda</i>	10	sino
<i>Aspidosperma olivaceum</i>	20	tubular
<i>Asteraceae sp1.</i>	15	tubular
<i>Asteraceae sp2.</i>	15	tubular
<i>Bauhinia sp.</i>	50	bandeira
<i>Bombacopsis sp.</i>	80	escova
<i>Bougainvillea sp.</i>	15	tubular
<i>Cedrela odorata</i>	10	tubular
<i>Citrus limon</i>	15	prato
<i>Cordia sellowiana</i>	15	sino
<i>Guapira sp.</i>	10	sino
<i>Guetarda vribunoides</i>	40	tubular
<i>Hillia parasitica</i>	80.56	tubular
<i>Inga sessilis</i>	85.07	escova
<i>Machaerium sp.</i>	10	bandeira
<i>Maytenus sp.</i>	3	prato
<i>Mimosa sp.</i>	20	escova
<i>Myrtaceae</i>	15	escova
<i>Nemathantus sp.</i>	40	sino
<i>Passiflora sp.</i>	30	passiflora
<i>Posoqueria latifolia</i>	128.88	tubular
<i>Pouteria sp.</i>	10	prato
<i>Psychotria sp.</i>	15	sino
<i>Pterocarpus rohrii</i>	15	bandeira
<i>Senecio sp.</i>	15	tubular
<i>Struthanthus sp.</i>	50	tubular
<i>Tabebuia serratifolia</i>	40	sino
<i>Tilandsia sp.</i>	25	tubular
<i>Tocoyena bullata</i>	109.75	tubular
<i>Trichilia sp.</i>	10	tubular
<i>Trichocline sp.</i>	20	tubular
<i>Vernonia sp.</i>	15	tubular
<i>Vriesea sp.</i>	25	tubular

CERRADO		
Espécies	Tubo Floral	morfologia
<i>Bauhinia brevipes</i>	10.72	escova
<i>Bauhinia holophylla</i>	72.06	escova
<i>Bauhinia unguolata</i>	35.95	escova
<i>Caryocar brasiliense</i>	50.19	escova
<i>Cestrum megalophyllum</i>	12.36	tubular
<i>Cestrum schlechtendalii</i>	21.13	tubular
<i>Guettarda viburnoides</i>	38.35	tubular
<i>Hancornia speciosa</i>	31.92	tubular
<i>Hedychium coronarium</i>	74.8	tubular
<i>Inga laurina</i>	10.26	escova
<i>Inga vera</i>	52.3	escova
<i>Lafoensia pacari</i>	55.15	prato
<i>Luehea divaricata</i>	17.08	sino
<i>Mandevilla illustris</i>	31.18	tubular
<i>Merremia tomentosa</i>	19.33	sino
<i>Pseudobombax tomentosa</i>	100.53	escova
<i>Qualea grandiflora</i>	37.74	garganta
<i>Ruellia humilis</i>	37.91	sino
<i>Salvertia convallariodora</i>	21	prato
<i>Schubertia grandiflora</i>	21.95	sino
<i>Serjania</i>	2.96	prato
<i>Tocoyena formosa</i>	113.44	tubular
Unknown 1	15	-
Unknown 2	15	-
Unknown 3	15	-
Unknown 4	15	-
<i>Vochysia cinnamomea</i>	0.788	garganta
FLORESTA TROPICAL SECA		
Espécies	Tubo Floral	morfologia
<i>Albizia saman</i>	38	escova
<i>Augusta rivalis</i>	170	tubular
<i>Bauhinia unguolata</i>	36	escova
<i>Cactaceae sp.</i>	160	-
<i>Calliandra rubescens</i>	24	escova
<i>Carica papaya</i>	34	tubular
<i>Cascabela ovata</i>	15	sino
<i>Catunaregam spinosa</i>	15	tubular
<i>Chomelia spinosa</i>	18	tubular
<i>Cnidoscolus urens</i>	7	sino
<i>Cordia gerascanthus</i>	28	sino
<i>Coutarea hexandra</i>	54	sino
<i>Crescentia sp</i>	15	tubular
<i>Exostema caribeaum</i>	36.6	tubular
<i>Guettarda macrosperma</i>	13	tubular

Espécies	Tubo Floral	Morfologia
<i>Hippobroma longiflora</i>	84	tubular
<i>Hymenocallis litoralis</i>	168	tubular
<i>Luehea candida</i>	27	escova
<i>Luehea seemannii</i>	10	escova
<i>Luehea speciosa</i> 3	19	escova
<i>Manilkara zapota</i>	24	escova
<i>Muntingia calabura</i>	14	prato
<i>Ochroma pyramidale</i>	10	tubular
<i>Pachira quinata</i>	15	escova
<i>Plumeria rubra</i>	16	tubular
<i>Pseudobombax septenatum</i>	40	escova
<i>Randia lasiantha</i>	40.8	tubular

CHACO MONTANA

Espécies	Tubo Floral	morfologia
<i>Caesalpinia gilliesii</i>	81.68	escova
<i>Cestrum parqui</i>	24.53	tubular
<i>Lepechinia floribunda</i>	4.06	sino
<i>Lonicera japonica</i>	24.36	garganta
<i>Mandevilla laxa</i>	40.52	sino
<i>Mandevilla petraea</i>	113.66	sino
<i>Mirabilis jalapa</i>	39.41	sino
<i>Nicotiana longiflora</i>	94.56	tubular
<i>Oenothera affinis</i>	26.25	sino
<i>Petunia axillaris</i>	61.93	sino
<i>Pfaffia sp</i>	4.66	tubular
<i>Tillandsia xiphiodes</i>	66.11	tubular
Unknown 1	15	-
Unknown 2	15	-
Unknown 3	15	-
Unknown 4	15	-
Unknown 5	15	-
Unknown 6	15	-
Unknown 7	15	-
Unknown 8	15	-
Unknown 9	15	-
Unknown 10	15	-

CHACO YUNGAS I

Espécies	Tubo Floral	morfologia
<i>Barnadesia odorata</i>	16.58	tubular
<i>Cestrum parqui</i>	17.32	tubular
<i>Echinopsis ancystrophora</i>	75	prato
<i>Glandularia platensis</i>	27.48	sino
<i>Hetrophyllaea pustulata</i>	48.53	tubular
<i>Jaborosa integrifolia</i>	56.34	sino
<i>Mandevilla laxa</i>	32.06	sino

Espécies	Tubo Floral	Morfologia
<i>Nicotiana longi</i>	77.61	tubular
<i>Petunia axillaris</i>	65	garganta
<i>Plumbago scandens</i>	20	tubular
Unknown 1	15	-
Unknown 2	15	-
Unknown 3	15	-
Unknown 4	15	-
Unknown 5	15	-
Unknown 6	15	-
Unknown 7	15	-

CHACO YUNGAS II

Espécies	Tubo Floral	morfologia
<i>Barnadesia odorata</i>	16.58	tubular
<i>Cestrum parqui</i>	17.32	tubular
<i>Glandularia platensis</i>	27.84	sino
<i>Heterophyllaeae pustulata</i>	48.53	tubular
<i>Jaborosa integrifolia</i>	56.34	sino
<i>Mandevilla laxa</i>	44.18	sino
<i>Nicotiana longi</i>	77.61	tubular
<i>Petunia axilaris</i>	65	garganta
<i>Plumbago scandens</i>	20	tubular
Unknown 1	15	-
Unknown 2	15	-
Unknown 3	15	-
Unknown 4	15	-
Unknown 5	15	-

Apêndice 2. Resultados das análises de especialização das espécies (d'), força das espécies (ss'), centralidade de proximidade (CC) e centralidade de intermediação (BC) para as seis comunidades, valores de abundância (ab) e as médias em milímetros das características morfológicas utilizadas para as análises de diversidade funcional de esfingídeos, comprimento da probóscide (cp) e envergadura (ev).

MATA ATLÂNTICA							
Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Adhemariu eurysthenes</i>	2.03	0.23	0.07	0.03	1	25.8	121.2
<i>Adhemarius daphne</i>	0.03	0.20	0.04	0.03	42	26.02	111.56
<i>Adhemarius gannascus</i>	1.14	0.21	0.05	0.03	8	26.66	115.42
<i>Agrius cingulata</i>	1.40	0.44	0.03	0.03	6	95.64	104.7
<i>Aleuron chloroptera</i>	0.02	0.00	0.13	0.03	1	17.75	69.8
<i>Callionima nomius</i>	0.71	0.05	0.02	0.03	12	16.6	80.22
<i>Cocytius beelzebuth</i>	1.05	0.25	0.10	0.03	7	83.42	125.92
<i>Cocytius duponchel</i>	0.37	0.55	0.01	0.03	3	84.26	137.96
<i>Enyo ocypete</i>	0.55	0.25	0.06	0.03	3	25.43	63.6
<i>Erinnyis alope</i>	0.11	0.48	0.06	0.03	1	43.37	98.86
<i>Erinnyis ello</i>	3.34	0.30	0.03	0.03	19	36.1	93.3
<i>Erinnyis oenotrus</i>	0.81	0.21	0.03	0.03	8	39.78	84.22
<i>Eumorpha analis</i>	0.12	0.14	0.09	0.03	3	49.19	124.52
<i>Eumorpha translineatus</i>	0.22	0.14	0.06	0.03	4	43.17	113.9
<i>Hemeroplanes longistriga</i>	0.02	0.00	0.01	0.03	1	39.7	92.2
<i>Manduca brasiliensis</i>	0.72	0.24	0.04	0.03	5	71.48	112.5
<i>Manduca diffissa</i>	1.55	0.23	0.00	0.03	15	71.43	118.82
<i>Manduca florestan</i>	1.98	0.36	0.02	0.03	12	61.12	122.96
<i>Manduca janira</i>	0.20	0.62	0.03	0.03	1	103.5	120.4
<i>Manduca rustica</i>	0.70	0.70	0.01	0.02	2	132.9	131.5
<i>Manduca sp</i>	0.14	0.54	0.03	0.03	1	62.68	x
<i>Nyceryx alophus</i>	2.79	0.44	0.02	0.03	14	13.56	64.16
<i>Nyceryx nictitans</i>	0.50	0.83	0.02	0.03	1	11.64	59.5
<i>Pachylia ficus</i>	0.42	0.09	0.00	0.02	8	48.33	126.5
<i>Pachylioides resumens</i>	1.20	0.21	0.00	0.02	7	26.7	92.8
<i>Perigonia pallida</i>	0.27	0.26	0.00	0.02	2	12.15	57
<i>Protambulyx strigilis</i>	0.16	0.19	0.01	0.03	2	29.37	111.16
<i>Pseudosphinx tetrio</i>	0.86	0.42	0.00	0.03	4	47.09	141.4
<i>Unzela japix</i>	0.28	0.37	0.00	0.03	2	18.27	47
<i>Xylophanes aglaor</i>	1.19	0.32	0.00	0.03	8	34.11	77.2
<i>Xylophanes ceratomioides</i>	0.84	0.23	0.00	0.02	6	36.15	80.06
<i>Xylophanes chiron</i>	1.45	0.37	0.00	0.03	7	47.06	75.3
<i>Xylophanes isaon</i>	2.58	0.26	0.00	0.02	20	25.8	73.36
<i>Xylophanes porcus</i>	1.22	0.35	0.02	0.03	6	22.85	69.06
<i>Xylophanes tersa</i>	0.15	0.26	0.00	0.02	2	33.22	72.2
<i>Xylophanes thyelia</i>	1.07	0.12	0.00	0.02	14	30.77	64.8
<i>Xylophanes titana</i>	1.04	0.38	0.00	0.02	9	37.24	81
<i>Xylophanes tyndarus</i>	0.08	0.39	0.00	0.02	1	22.52	88.1
<i>Xylophanes xylobotes</i>	0.70	0.70	0.00	0.01	2	33.62	83.12

CERRADO							
Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Aellopos fadus</i>	0.37	0.48	0.30	0.02	2	22.2	72.7
<i>Agrius cingulata</i>	0.37	0.13	0.03	0.03	7	98.7	106.92
<i>Aleuron chloroptera</i>	0.33	0.74	0.00	0.01	1	29.1	69.8
<i>Callionima parce</i>	0.46	0.20	0.05	0.03	10	20.2	73.12
<i>Cocytius antaeus</i>	0.52	0.13	0.03	0.03	7	81.5	135.32
<i>Cocytius lucifer</i>	1.55	0.16	0.04	0.03	23	91.9	155.92
<i>Enyo ocypete</i>	0.77	0.21	0.06	0.03	14	25.1	63.36
<i>Erinnyis alope</i>	0.46	0.13	0.03	0.03	7	42.9	98.86
<i>Erinnyis ello</i>	1.88	0.26	0.05	0.03	19	35.5	92.02
<i>Erinnyis obscura</i>	0.48	0.22	0.03	0.03	5	28.2	64.86
<i>Erinnyis oenotrus</i>	0.13	0.09	0.01	0.03	5	39.3	84.96
<i>Eumorpha adamsi</i>	0.54	0.20	0.01	0.03	6	38.2	95.6
<i>Eumorpha anchemolus</i>	0.28	0.11	0.04	0.03	6	56.7	138.72
<i>Eumorpha labruscae</i>	0.52	0.41	0.00	0.02	2	56.4	116.7
<i>Eumorpha vitis</i>	0.06	0.03	0.01	0.03	3	44	108.6
<i>Eupyrrhoglossum sagra</i>	0.33	0.74	0.00	0.01	1	18.2	56
<i>Isognathus allamandae</i>	0.06	0.33	0.00	0.02	1	30.7	77.9
<i>Isognathus caricae</i>	1.35	0.17	0.06	0.03	21	41.7	99.36
<i>Isognathus menechus</i>	0.56	0.22	0.00	0.03	7	33.5	94.86
<i>Madoryx plutonius</i>	0.09	0.25	0.00	0.02	2	48.5	93.8
<i>Manduca albiplaga</i>	0.11	0.17	0.02	0.03	4	65.6	138
<i>Manduca contracta</i>	0.12	0.24	0.00	0.02	7	81.3	106.1
<i>Manduca diffissa</i>	1.03	0.20	0.01	0.03	17	75.3	113.42
<i>Manduca florestan</i>	0.61	0.13	0.03	0.03	14	57.3	111.02
<i>Manduca hannibal</i>	0.13	0.34	0.00	0.02	2	84.4	112.1
<i>Manduca lefeburii</i>	0.09	0.12	0.03	0.03	3	54	107
<i>Manduca manducoides</i>	0.06	0.13	0.01	0.02	2	64.1	111.8
<i>Manduca rustica</i>	0.05	0.12	0.00	0.02	3	126.3	119.8
<i>Manduca sexta</i>	2.54	0.30	0.01	0.03	62	97.3	122.6
<i>Neogene dynaeus</i>	0.04	0.06	0.00	0.03	2	20	65.1
<i>Pachylia ficus</i>	0.17	0.14	0.01	0.03	4	45.8	115.4
<i>Perigonia pallida</i>	0.03	0.14	0.00	0.02	1	15	62.8
<i>Protambulyx astygonus</i>	0.05	0.11	0.00	0.03	3	24.6	94.8
<i>Protambulyx strigilis</i>	6.42	0.21	0.06	0.03	68	29.3	111.16
<i>Pseudosphinx tetrio</i>	0.25	0.29	0.01	0.03	3	48.1	139.92
<i>Xylophanes anubus</i>	0.04	0.06	0.00	0.03	2	42.9	87.4
<i>Xylophanes chiron</i>	0.08	0.08	0.01	0.03	4	45.7	78.6
<i>Xylophanes pistacina</i>	0.77	0.37	0.00	0.03	7	28.9	70.92
<i>Xylophanes tersa</i>	3.17	0.36	0.03	0.03	24	31.8	74.32
<i>Xylophanes tyndarus</i>	0.12	0.08	0.03	0.03	5	32.7	88.1

FLORESTA TROPICAL SECA							
Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Adhemarius gannascus</i>	0.60	0.24	0.03	0.02	15	26	115.42
<i>Aellopos clavipes</i>	0.07	0.14	0.00	0.02	5	16	63.1
<i>Aellopos fadus</i>	0.02	0.20	0.00	0.01	1	15	72.7
<i>Aellopos titan</i>	0.29	0.29	0.00	0.02	5	23	64.8
<i>Agrius cingulata</i>	3.57	0.21	0.07	0.02	57	106	106.04
<i>Callionima falcifera</i>	0.85	0.22	0.03	0.02	31	15	76.6
<i>Callionima parce</i>	0.02	0.20	0.00	0.01	1	16	73.12
<i>Cautethia spuria</i>	0.11	0.16	0.02	0.02	5	12	48.3
<i>Ceratomia igualana</i>	0.32	0.44	0.01	0.02	8	50	67.4
<i>Cocytius antaeus</i>	0.33	0.16	0.04	0.02	9	139	135.32
<i>Cocytius duponchel</i>	0.07	0.24	0.00	0.01	2	84	137.96
<i>Cocytius lucifer</i>	0.17	0.13	0.01	0.02	7	95	155.92
<i>Enyo lugubris</i>	1.14	0.43	0.02	0.02	12	26	75.7
<i>Enyo ocypete</i>	0.26	0.21	0.02	0.02	8	26	63.46
<i>Erinnyis alope</i>	0.35	0.24	0.01	0.02	8	45	98.86
<i>Erinnyis crameri</i>	0.15	0.12	0.02	0.02	10	36	86.4
<i>Erinnyis ello</i>	1.90	0.15	0.06	0.02	58	36	92.66
<i>Erinnyis obscura</i>	0.38	0.22	0.02	0.02	9	28	64.06
<i>Erinnyis oenotrus</i>	0.14	0.25	0.00	0.02	3	43	84.6
<i>Erinnyis yucatana</i>	0.22	0.23	0.03	0.02	7	42	94.8
<i>Errinnyis lassauxii</i>	0.58	0.24	0.02	0.02	8	42	100.9
<i>Eumorpha anchemolus</i>	0.11	0.08	0.02	0.02	5	58	138.72
<i>Eumorpha fasciatus</i>	0.07	0.07	0.00	0.02	3	48	103.6
<i>Eumorpha labruscae</i>	0.05	0.10	0.00	0.02	4	55	116.7
<i>Eumorpha satellitia</i>	0.81	0.25	0.02	0.02	11	45	121.3
<i>Eumorpha vitis</i>	0.52	0.19	0.04	0.02	18	43	108.6
<i>Eupyrrhoglossum sagra</i>	0.84	0.38	0.02	0.02	13	19	56
<i>Hyles lineata</i>	0.15	0.26	0.00	0.02	8	37	82.1
<i>Isognathus rimosus</i>	0.61	0.22	0.02	0.02	9	35	81.7
<i>Madoryx bubastus</i>	1.00	1.00	0.00	0.00	1	40	90.5
<i>Madoryx oiclus</i>	0.03	0.31	0.00	0.01	1	40	91
<i>Manduca barnesi</i>	0.04	0.07	0.01	0.02	2	52	111.6
<i>Manduca corallina</i>	0.04	0.07	0.00	0.02	3	58	102.9
<i>Manduca dilucida</i>	1.19	0.23	0.02	0.02	8	43	94.3
<i>Manduca florestan</i>	0.20	0.10	0.01	0.02	5	64	117
<i>Manduca lefeburei</i>	0.06	0.42	0.00	0.01	1	51	107
<i>Manduca occulta</i>	0.22	0.10	0.02	0.02	9	68	129.3
<i>Manduca ochus</i>	0.53	0.34	0.00	0.02	12	136	126.1
<i>Manduca rustica</i>	1.75	0.36	0.04	0.02	40	144	127.6
<i>Manduca sexta</i>	1.87	0.29	0.03	0.02	57	95	122.6
<i>Nyceryx riscus</i>	0.09	0.46	0.00	0.01	2	12	58
<i>Pachylia ficus</i>	0.49	0.44	0.03	0.02	11	47	122.06
<i>Pachylia syces</i>	0.05	0.38	0.00	0.01	1	45	107.4
<i>Pachylioides resumens</i>	0.20	0.24	0.01	0.02	6	27	92.8

Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Perigonia lusca</i>	0.50	0.46	0.02	0.02	28	15	64.2
<i>Phryxus caicus</i>	0.01	0.00	0.00	0.02	1	33	72.8
<i>Protambulyx strigilis</i>	0.70	0.12	0.07	0.02	30	28	111.16
<i>Pseudosphinx tetrio</i>	0.47	0.52	0.00	0.01	6	44	140.52
<i>Sphinx merops</i>	0.58	0.16	0.05	0.02	15	62	103.8
<i>Xylophanes anubus</i>	0.06	0.11	0.02	0.02	3	39	87.4
<i>Xylophanes chiron</i>	0.03	0.31	0.00	0.01	1	52	76.62
<i>Xylophanes pluto</i>	0.75	0.22	0.03	0.02	26	35	73.5
<i>Xylophanes porcus</i>	0.21	0.10	0.02	0.02	6	27	69.06
<i>Xylophanes tersa</i>	1.12	0.28	0.04	0.02	20	32	73.26
<i>Xylophanes turbata</i>	0.13	0.18	0.01	0.02	5	24	76.9

FLORESTA SECA DE CHACO MONTANA

Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Callionima grisescens</i>	1.57	0.31	0.00	0.13	19	15.66	68
<i>Hyles euphorbium</i>	2.01	0.13	0.00	0.13	17	29.73	88.4
<i>Hyles lineata</i>	0.38	0.14	0.00	0.13	7	30.04	70.3
<i>Lintneria maura</i>	5.27	0.12	0.00	0.13	81	53.44	114.7
<i>Manduca diffissa</i>	3.49	0.12	0.00	0.13	119	56.87	91.6
<i>Manduca rustica</i>	0.28	0.19	0.00	0.13	9	114.5	114.2
<i>Manduca sexta</i>	3.37	0.17	0.00	0.13	59	92.58	114.5
<i>Xylophanes tersa</i>	5.62	0.19	0.00	0.13	116	30.31	76.5

CHACO YUNGAS I

Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Callionima grisescens</i>	0.07	0.40	0.00	0.06	1	15.69	68
<i>Erinnyis oenotrus</i>	0.03	0.03	0.03	0.07	2	36.45	84.3
<i>Eumorpha analis</i>	0.08	0.15	0.05	0.07	5	44.76	123.9
<i>Eumorpha neuburgeri</i>	2.32	0.09	0.16	0.08	39	45.24	108.7
<i>Euryglottis guttiventris</i>	0.82	0.24	0.11	0.07	13	65.83	112
<i>Lintneria maura</i>	1.48	0.10	0.05	0.07	52	60.8	114.7
<i>Lintneria phalerata</i>	1.28	0.15	0.16	0.08	37	48.74	83.5
<i>Manduca bergi</i>	0.03	0.00	0.04	0.07	2	55.64	98.1
<i>Manduca diffissa</i>	0.55	0.41	0.00	0.07	5	71.63	91.6
<i>Manduca stuarti</i>	0.90	0.33	0.06	0.07	14	78.42	106.2
<i>Manduca tucumana</i>	6.66	0.13	0.16	0.08	143	79.42	106.3
<i>Xylophanes pluto</i>	0.07	0.10	0.03	0.07	4	33.78	81.5
<i>Xylophanes schreiteri</i>	2.68	0.24	0.16	0.08	76	35.04	87.7
<i>Xylophanes tersa</i>	0.03	0.06	0.02	0.07	2	31.63	76.5

CHACO YUNGAS II

Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Callionima grisescens</i>	0.10	0.09	0.00	0.06	6	16.58	68
<i>Erinnyis ello</i>	0.27	0.35	0.00	0.05	2	30.01	99.7
<i>Erinnyis lassauxii</i>	0.11	0.21	0.00	0.06	2	40	114.1
<i>Eumorpha analis</i>	0.69	0.18	0.04	0.07	8	42.84	123.9
<i>Eumorpha neuburgeri</i>	0.08	0.07	0.04	0.07	5	42.35	108.7

Espécies	ss'	d'	BC	CC	ab	cp	ev
<i>Hyles euphorbiarum</i>	0.39	0.28	0.00	0.06	4	26.78	88.4
<i>Lintneria maura</i>	1.55	0.12	0.21	0.07	71	57.49	112
<i>Lintneria phalerata</i>	0.25	0.05	0.04	0.07	7	48.45	114.7
<i>Manduca armatipes</i>	0.20	0.13	0.04	0.07	12	45.21	103.9
<i>Manduca bergi</i>	2.39	0.23	0.21	0.07	52	55.9	83.5
<i>Manduca diffissa</i>	2.99	0.09	0.21	0.07	53	63.59	98.1
<i>Manduca sexta</i>	0.18	0.07	0.00	0.06	8	82.14	114.5
<i>Manduca tucumana</i>	4.34	0.26	0.21	0.07	62	78.89	106.3
<i>Xylophanes pluto</i>	0.11	0.19	0.00	0.06	6	32.04	81.5
<i>Xylophanes schreiteri</i>	0.06	0.35	0.00	0.04	1	36.63	87.7
<i>Xylophanes tersa</i>	0.29	0.23	0.00	0.06	3	31.42	76.5