



Universidade Federal de Uberlândia

Compromisso com o ensino público, gratuito e de qualidade

*Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais*



*A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e
plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do
Brasil: biogeografia e associações mutualísticas*

Felipe Wanderley Amorim

2008

FICHA CATALOGRÁFICA

A524c Amorim, Felipe Wanderley, 1982-
 A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e plantas esfingófilas
 numa área de cerrado no sudeste do Brasil : biogeografia e associações mutualísticas /
 Felipe Wanderley Amorim. - 2008.

74 f. : il.

Orientador: Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós -
Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.

1. Plantas - Reprodução - Teses. 2. Polinização - Teses. 3. Cerrado - Brasil - Teses. I.
Oliveira, Paulo Eugênio Alves Macedo de. II. Universidade Federal de Uberlândia.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III.
Título.

CDU: 581.16

FELIPE WANDERLEY AMORIM

**A COMUNIDADE DE ESFINGÍDEOS (LEPIDOPTERA, SPHINGIDAE) E
PLANTAS ESFINGÓFILAS NUMA ÁREA DE CERRADO NO SUDESTE DO
BRASIL: BIOGEOGRAFIA E ASSOCIAÇÕES MUTUALÍSTICAS**

**Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Uberlândia, como
parte das exigências para obtenção do título
de Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais.**

Orientador: Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

**Uberlândia – MG
Fevereiro de 2008**

FELIPE WANDERLEY AMORIM

**A COMUNIDADE DE ESFINGÍDEOS (LEPIDOPTERA, SPHINGIDAE) E
PLANTAS ESFINGÓFILAS NUMA ÁREA DE CERRADO NO SUDESTE DO
BRASIL: BIOGEOGRAFIA E ASSOCIAÇÕES MUTUALÍSTICAS**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das exigências
para obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em 22 de fevereiro de 2008.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Leandro Freitas

Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro

Profa. Dra. Ana Angélica de Almeida Barbosa

Universidade Federal de Uberlândia – UFU

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Universidade Federal de Uberlândia – UFU

**Uberlândia – MG
Fevereiro de 2008**

*Por todo carinho, amor e paciência,
dedico este trabalho especialmente à
minha mãe, minha irmã e minha avó.*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer...

...muito a Deus por ter iluminado cada um dos meus passos ao longo de mais essa jornada, me dando forças e perseverança para seguir em frente, e também por ter colocado muitas pessoas em meu caminho que foram imprescindíveis para que eu pudesse chegar até aqui.

...A Universidade Federal de Uberlândia por ter me dado a oportunidade de ser alguém na vida e ao Instituto de Biologia e seus funcionários por sempre terem me acolhido tão bem.

...A CAPES pelo suporte financeiro e por ter provido não apenas uma mera bolsa, mas o “pão de cada dia”!

...Aos meus colegas da turma do mestrado.

...A Maria Angélica secretária deste Programa de Pós-Graduação, pelo carinho e pelos incontáveis favores que tem me feito.

...A cada um dos meus professores desde a graduação que contribuíram diretamente para que eu pudesse ter a melhor formação possível.

Com um carinho muito especial agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira, pela paciência, dedicação e amizade que tem tido por mim. Ao Paulo também agradeço por ter me aberto tantas portas nestes últimos anos em que temos trabalhado juntos e por ter sido um espelho em quem sempre pude mirar como um grande exemplo profissional e pessoal.

...A cada um dos meus amigos do laboratório por ótimos momentos juntos: Ana P. Caetano, Ana P. Mila, Cláudia, Clesnan, Diana, Franciele, Júlia, Luciana, Lucilene, Marcela e Pietro.

...A Cláudia, Diana e Marcela pelo carinho, cuidado, amizade e pelos inúmeros momentos de alegria e risadas juntos.

...Ao Japa (Hélder) que apesar de distante sempre esteve presente.

...Ao Clesnan pelas críticas, discussões, incentivos, provocações, orientações e auxílios estatísticos, mas, principalmente pelo sincero respeito e amizade que temos um pelo outro.

Pelo imprescindível auxílio na identificação dos grãos de pólen agradeço a Dra. Esther Margarida A. F. Bastos e toda equipe do Laboratório de Recursos Vegetais e Apiterápicos da Fundação Ezequiel Dias (FUNED – BH). Também agradeço a MSc. Cláudia Inês da Silva pelo

auxílio nas identificações polínicas e consulta ao laminário de referência do Laboratório de Morfologia Vegetal e Imagens (LAMOVÍ – IB, UFV).

...Ao amigo, parceiro e companheiro de todas as horas Pietro, que participou de cada pedacinho deste trabalho, desde as noites em claro fazendo coletas no Panga até a leitura crítica e sugestões feitas na redação do texto.

...A meu tão especial e admirado amigo Dr. Antenor que é um exemplo de dedicação ao estudo dos Lepidópteros fazendo tudo com uma força de vontade impressionante e uma paixão irradiante pelo que faz. Sua colaboração para este estudo foi muito significativa e nunca vi tamanha empolgação durante as noites de coleta no campo.

Dr. Antenor e Pietro foram os melhores parceiros que eu poderia ter durante as atividades de campo que deram origem a este trabalho.

Ao Leandro, Lemir e toda família Brito pela mais bela verdadeira amizade e carinho.

...A seu Zé do Panga e Dna. Ana por terem me acolhido como filho em sua casa na Estação Ecológica do Panga durante todo o desenvolvimento das atividades de campo deste estudo.

...Ao Rico, Pri, Tycia e Vagnão, pela grande amizade desde a graduação ...”e o que disserem meus verdadeiros amigos sempre esperaram por mim”...

...A Elisângela por todo carinho e atenção.

...A todos meus tios, tias, primos e primas. Cada um de vocês são muito importantes para mim!

...A Dani, minha irmã, por aturar todos meus maus humores, estresses e reclamações constantes, mas principalmente por ser uma peça fundamental da minha vida de quem eu tanto amo.

...A minha mãe e minha avózinha por serem o meu alicerce, a razão do meu existir, sem as quais não teria conseguido sequer dar meus primeiros passos e muito menos teria conseguido chegar até aqui. Obrigado por me fazerem sentir como se fosse a melhor pessoa do mundo! Sem o amor de vocês minhas queridas mãezinhas, eu realmente nada seria...

A CADA UMA DESSAS PESSOAS, DEIXO AQUI MINHA ETERNA GRATIDÃO

ÍNDICE

RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
CAPÍTULO I (MANUSCRITO): HAWKMOTH (LEPIDOPTERA, SPHINGIDAE) ASSEMBLAGE IN A CERRADO AREA OF SOUTHEASTERN BRAZIL: SEASONALITY AND BIOGEOGRAPHICAL ASSOCIATIONS.....	04
INTRODUCTION.....	06
MATERIAL AND METHODS.....	08
STUDY AREA.....	08
HAWKMOTH SURVEYS.....	08
SPECIES LIST AND FAUNISTIC COMPARISONS.....	09
ANALYSES.....	10
RESULTS.....	15
SPECIES RICHNESS AND SEASONALITY.....	15
FAUNISTIC RELATIONSHIPS IN THE NEOTROPICAL REGION.....	19
RAREFACTION ANALYSIS AND “TRUE” SPECIES RICHNESS ESTIMATES.....	21
DISCUSSION.....	24
HAWKMOTH SEASONALITY AND SPECIES RICHNESS.....	24
RELATIONSHIPS WITHIN THE NEOTROPICAL REGION AND BIOGEOGRAPHICAL PATTERNS.....	26
HAWKMOTHS AND THEIR IMPORTANCE TO CERRADO ECOSYSTEM.....	28
CAPÍTULO II: A FLORA DE PLANTAS ESFINGÓFILAS EM UMA ÁREA DE CERRADO NO SUDESTE BRASILEIRO E SUAS ASSOCIAÇÕES COM A FAUNA DE ESFINGÍDEOS (LEPIDOPTERA, SPHINGIDAE).....	29
INTRODUÇÃO.....	30
MATERIAL E MÉTODOS.....	34
ÁREA DE ESTUDO.....	34

FAUNA DE ESFINGÍDEOS.....	34
FLORA DE PLANTAS ESFINGÓFILAS.....	35
ANÁLISES.....	37
RESULTADOS.....	39
FLORA DE PLANTAS ESFINGÓFILAS.....	39
RELAÇÕES COM A FAUNA DE ESFINGÍDEOS.....	43
ASSOCIAÇÕES MORFOLÓGICAS E FENOLÓGICAS.....	48
DISCUSSÃO.....	51
FLORA DE PLANTAS ESFINGÓFILAS.....	51
SAZONALIDADE E RELAÇÕES COM A FAUNA DE ESFINGÍDEOS.....	53
ASSOCIAÇÕES MORFOLÓGICAS E FENOLÓGICAS.....	56
CONCLUSÕES GERAIS.....	60
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62

RESUMO

Amorim, Felipe W. 2008. A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do Brasil: biogeografia e associações mutualísticas. Dissertação de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia – MG. 75p.

As mariposas da família Sphingidae estão entre os principais polinizadores em comunidades tropicais. Porém, no bioma Cerrado pouco se conhece sobre a sua distribuição, composição, diversidade, assim como, suas relações com a esfingófila da região. Neste estudo nós descrevemos a fauna de esfingídeos e a flora de plantas esfingófilas para uma área de Cerrado no sudeste do Brasil, analisamos o padrão biogeográfico de distribuição das espécies de esfingídeos no Cerrado e na região Neotropical, avaliamos suas associações com as plantas esfingófilas testando a hipótese de ajustamento ecológico, e baseado em análises polínicas, nós descrevemos o padrão da rede de interações mutualísticas entre ambos os grupos. Foi encontrado um total de 61 espécies de esfingídeos para a região analisada, o que correspondeu mais de um quinto da fauna registrada para toda América do Sul. A distribuição de espécies foi marcadamente sazonal. A fauna de esfingídeo do Cerrado apresentou maior similaridade com as faunas presentes em ecossistemas florestais nos Neotrópicos. A riqueza de espécies estimada para a área é comparável sugerindo a ocorrência de ajustamento ecológico entre esses grupos. Houve um sincronismo fenológico entre a ocorrência dos esfingídeos de probóscides mais longas e a floração das espécies esfingófilas mais especializadas (com longos tubos florais), o que sugere que também há um ajustamento fenológico entre ambos os grupos. A rede de interações mutualísticas apresentou um padrão altamente aninhado. O Cerrado possui uma riqueza excepcionalmente alta de esfingídeos e sua composição possivelmente é influenciada tanto por fatores históricos, como o intercâmbio de espécies com os ecossistemas adjacentes durante as flutuações climático-vegetacionais do Quaternário, quanto pela ocorrência de uma dinâmica constante de migração de espécies entre habitats distintos. Estes processos têm profundas implicações sobre o ajustamento ecológico de esfingídeos e plantas esfingófilas. As interações mutualísticas entre ambos os grupos, aliadas a outras pressões seletivas como a competição de esfingídeos por néctar, permitiram a evolução e o estabelecimento de padrões ecológicos importantes, como ajustamento na fenologia deste grupo de plantas e de seus polinizadores.

Palavras chave: Ajustamento ecológico; Cerrado; Esfingídeos, Esfingofilia, Redes de interações mutualísticas.

ABSTRACT

Amorim, Felipe W. 2008. The hawkmoth (Lepidoptera, Sphingidae) and hawkmoth-flower plant community in a Cerrado area of southeastern Brazil: biogeography and mutualistic associations. Master's degree Dissertation of the Post-Graduation Program in Ecology and Conservation of the Natural Resources. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia – MG. 75p.

Hawkmoths (Lepidoptera, Sphingidae) are among the major pollinators in tropical communities. However, in the Cerrado biome little is known about their distribution, species composition, diversity, as well as, their relationships with hawkmoth-flower plant flora. This study aim to describe the hawkmoth fauna and hawkmoth-pollinated plant flora of a Cerrado area in the Southeast of Brazil. We analyzed the biogeography pattern of species distribution in the Cerrado region and Neotropical area, evaluated its associations with sphingophilous plants testing the hypothesis of ecological fitting, and based on pollinic data, we described the mutualistic network pattern between hawkmoths and hawkmoth-pollinated plants. A total of 61 hawkmoth species was recorded for the study region, what represents more than a fifth of South America hawkmoth fauna. The species distribution was markedly seasonal. The Cerrado's hawkmoth fauna showed higher similarity with faunas from forest ecosystems in the Neotropics. The expected species richness for Cerrado region was comparable or even higher than those values expected for highly diverse regions as Atlantic forest areas. The match among hawkmoth proboscis lengths and corolla tube depth of hawkmoth-pollinated plants in a community level indicates an ecological fitting between these groups. The appearance of the hawkmoths with longest proboscis showed a phenological synchronization with flowering period of the most specialized hawkmoth-flower plants (those with the deepest corolla tubes). This suggests that there is also a phenological fitting between these interacting organisms. The mutualistic network among hawkmoths and their visited plants revealed a pattern highly nested. The Cerrado possess very high hawkmoth species richness and its composition is possibly influenced as much by historical factors, like species interchange among adjacent ecosystems occurred during the climatic-vegetational fluctuations in the Quaternary period, as for the occurrence of a constant species migration dynamic between different habitats. These processes possibly have strong implications on the ecological fitting between hawkmoths and plants. These mutualisms in conjunction to other selective pressures, such as the competition among hawkmoths for nectar, have allowed the evolution and establishment of interesting ecological patterns, like the phenological fitting between hawkmoth-plants and their pollinators.

Key words: Cerrado; Ecological fitting, Hawkmoths; Hawkmoth-pollinated plants, Mutualistics networks.

INTRODUÇÃO GERAL

Em uma passagem clássica na história da ciência, Charles Darwin (1862) em sua obra “*On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects*”, descreveu e sugeriu alguns mecanismos pelo quais várias espécies de orquídeas são polinizadas. Entre estas, as orquídeas do gênero *Angraecum*, típicas da ilha de Madagascar no continente Africano, tinham uma morfologia muito peculiar que lhe chamara a atenção. Estas orquídeas possuíam cálcares (ou esporões) muito longos, nos quais o néctar era produzido e desta forma supostamente estariam associados à biologia da polinização destas espécies. Em especial entre as orquídeas angraecoides, *Angraecum sesquipedale* com cálcares extremamente longos, os quais podiam alcançar mais de 40 cm, levaram Darwin a uma intrigante suposição para época: a de que existiria um polinizador, especificamente uma mariposa da família Sphingidae, cuja probóscide seria tão longa quanto ou longa o suficiente para acessar o néctar em tal esporão!

Esta idéia apesar de criticada e mesmo desacreditada pela maioria dos entomologistas da época, foi defendida posteriormente por Wallace (1867). Como sugerido por Darwin (1862) e Wallace (1867), tal alongamento das estruturas florais e do aparelho bucal de seus visitantes seria resultado da evolução mútua entre planta-polinizador, dirigida pelo processo de seleção natural devido a um ganho recíproco de ambos os grupos. Esta predição da existência de uma espécie de esfingídeo com probóscide excepcionalmente longa, permaneceu questionável até 1903 quando da descoberta e descrição por Rothschild & Jordan de uma espécie de esfingídeo com cerca de 22 cm de probóscide, batizada com o histórico nome de *Xanthopan morgani praedicta*. Mais recentemente Warsserthal (1997), descreveu detalhadamente como *A. sesquipedale* é polinizada por *X. morgani praedicta*.

A interação entre plantas e seus polinizadores é responsável pela grande diversificação das Angiospermas desde o período Cretáceo (Futuyma, 1992). As longas probóscides dos lepidópteros são indícios da coevolução do grupo com flores de corolas tubulares ou gamopétalas (Kato & Inoue, 1994). A relação planta-polinizador, é inclusive considerada como um fator crítico para o

funcionamento da biocenose (Vogel & Westerkamp, 1991). A perda dos serviços de polinização pode ser dramática para as populações vegetais, levando a diminuição da produção de sementes, redução da diversidade genética devido aos processos de endogamia e em última instância pode levar até mesmo a extinção local de espécies (Kearns & Inouye, 1997; Théry *et al.*, 1998).

A proteção dos biomas tropicais e de suas espécies frente a iminente extinção é uma questão prioritária em todo planeta (Myers *et al.*, 2000). Conhecimentos básicos a respeito da taxonomia, estrutura populacional e genética, distribuição de espécies, assim como suas interações biológicas, são essenciais para o desenvolvimento de estratégias eficazes de manejo e proteção dos ecossistemas. No Brasil, juntamente com a Mata Atlântica, o bioma Cerrado tem sido caracterizado como um dos 25 “hotspots” globais de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000). Apesar da alta concentração de espécies observada neste bioma, a biodiversidade do Cerrado ainda é pobremente conhecida para vários grupos taxonômicos (Cavalcanti & Joly, 2002). Especialmente a entomofauna do Cerrado, é um dos grupos menos conhecidos entre todos os outros biomas Sul Americanos (Camargo & Becker, 1999; Cavalcante & Joly, 2002).

Os lepidópteros (mariposas e borboletas) respondem rapidamente aos efeitos da perturbação de hábitat (Brown & Freitas, 2000; Beck *et al.*, 2006a), podendo ser utilizados como bons indicadores para trabalhos de monitoramento ambiental (Brown & Gifford, 2002; Camargo, 2004). As mariposas formam o maior grupo entre os lepidópteros sendo estimadas pelo menos oito mil espécies para as áreas dos Cerrados brasileiros (Camargo, 2001). Muitas destas espécies possuem grande importância econômica devido ao impacto de suas larvas sobre muitos tipos de cultivares agrícolas (Camargo, 2004). Por outro lado, outras são muito importantes do ponto de vista ecológico atuando como principais agentes polinizadores de cerca de um quinto das espécies de Cerrado consideradas mais comuns e amplamente distribuídas pelo bioma (Oliveira *et al.*, 2004).

Os esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) estão entre os principais polinizadores das comunidades tropicais (Haber & Frankie, 1989). Contudo, a polinização por mariposas talvez seja um dos sistemas mais comuns e menos estudados nestas regiões (Bawa, 1990). A família

Sphingidae é composta por cerca de 1350 espécies amplamente distribuídas em todo o mundo. Porém, a maior concentração de espécies é observada principalmente nas regiões tropicais (D'Abrera 1986; Kitching & Cadiou, 2000). Apesar destas mariposas estarem entre os grupos de Lepidoptera melhores inventariados e conhecidos em todo planeta, na região Neotropical e em especial no Brasil, pouco se conhece sobre a fauna de esfingídeos e principalmente sobre sua relação com as plantas esfingófilas.

O presente trabalho teve como objetivo geral fazer um estudo com abordagem comunitária da fauna de esfingídeos e suas relações com as plantas esfingófilas numa área do bioma Cerrado. O trabalho contribui com novas informações para este “hotspot” de biodiversidade Neotropical, no qual estudos mais amplos a nível de comunidade, ainda não tinham sido realizados relacionando esfingídeos com as plantas esfingófilas.

No primeiro capítulo, a abordagem foi focada apenas na fauna de esfingídeos do Cerrado, seu inventário e suas relações com outras faunas na região Neotropical. O estudo apresenta padrões importantes sobre a biogeografia de Sphingidae nos trópicos. Apesar de se tratar de um trabalho realizado em curto prazo, os resultados foram promissores e permitiram ampliar e corroborar algumas observações e idéias propostas por Daniel Janzen durante as duas décadas passadas, sobre a esfingofauna Costa Riquenha, uma outra área na região Neotropical. Já o segundo capítulo, além de inventariar a flora esfingófilas no Cerrado, faz uma abordagem das relações mutualísticas entre estas plantas e os esfingídeos. O trabalho buscou verificar algumas predições estabelecidas mais recentemente sobre as interações entre estes dois grupos (Agosta & Janzen, 2005), e pela primeira vez apresenta o padrão da rede de interações mutualísticas entre esfingídeos e plantas.

**Hawkmoth (Lepidoptera, Sphingidae) assemblage in a Cerrado area of southeastern Brazil:
seasonality and biogeographical associations ¹**

Hawkmoth assemblage from Cerrado, Brazil

¹ Capítulo apresentado em Inglês no formato do manuscrito submetido e aceito para publicação no Journal of Biogeography em 14-01-2008.



Hawkmoth (Lepidoptera, Sphingidae) assemblage in a Cerrado area of southeastern Brazil: seasonality and biogeographical associations

Journal:	<i>Journal of Biogeography</i>
Manuscript ID:	JB1-07-0134.R1
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	26-Nov-2007
Complete List of Authors:	Amorim, Felipe; Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia Avila-Jr, Rubem; Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Botânica Camargo, Amabilio; EMBRAPA, CPAC Vieira, Antenor; Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia Oliveira, Paulo; Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia
Key Words:	gallery forest , Neotropical savanna , Pleistocenic arc , rainforest , SDTF , Sphingid diversity

INTRODUCTION

The Cerrado biome is the second largest vegetation domain in Brazil. Originally, it occupied 2 million km² or about a quarter of Brazilian territory (Ratter *et al.* 1997; Oliveira-Filho & Ratter, 2002). The Cerrado is a biome of high environmental heterogeneity and includes a great diversity of ecosystems that can vary from open savanna and field formations to dense forest formations, as observed in the intricate net of gallery forests that criss-cross the biome. The Brazilian cerrados display a very high biodiversity (Furley, 1999; Myers *et al.*, 2000; Cavalcante & Joly, 2002), making this biome one of the richest among the savanna ecosystems of tropical areas (Klink & Machado 2005). However, the cerrado is also possibly the most threatened of the world's tropical savannas, since its original area has been reduced by 80%, and only 1.5% of the remainder is protected in national parks or other conservation areas (Ratter *et al.*, 1997, Myers *et al.*, 2000). This accelerated loss of habitat, together with an exceptional concentration of species and endemics, resulted in the Cerrado biome being awarded the status of one of the 25 global biodiversity hotspots areas for conservation priority (Myers *et al.*, 2000).

The Cerrado biome is likely to have had an ancient origin (Cole, 1960), but even so the dynamics of recent events during the Quaternary (Neogene period *sensu* the International Commission of Stratigraphy) seem to have greatly influenced the present boundaries of South American biomes and their relations (Burnham & Graham, 1999). The climatic-vegetation fluctuations during the Quaternary, with cycles of expansion and contraction of dry and humid forests (Ratter *et al.*, 1988; Prado & Gibbs, 1993) can be directly related to the complex biogeographical patterns that have been documented for the Cerrado fauna and flora. These fluctuations caused an exchange of the biota between Cerrado and adjacent ecosystems, especially for animal groups with high dispersal ability. Unlike the situation observed for the flora, the fauna of the Cerrado possesses few endemics, with most species having very wide distribution patterns throughout the South American continent (see Silva, 1995 and references therein). Occupying the

central area of South America, the Cerrado biome has boundaries with most of the great South American biomes, and possibly functions as a permeable matrix for the dispersal of species among these ecosystems (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Silva, 1995).

Recent estimates indicate at least eight thousand species of moths (Lepidoptera, Heterocera) for the Brazilian Cerrado areas (Camargo, 2001). Hawkmoths of the family Sphingidae are among the best surveyed Lepidoptera with good information on the distribution patterns and ranges for most species (Kitching & Cadiou, 2000). Worldwide there are approximately 1350 sphingid species distributed on all continents and island-groups except Antarctica, although the largest concentration is observed in tropical areas (Kitching & Cadiou, 2000). Estimates for South America indicate the presence of at least 302 species, which is approximately a fifth of the global species richness, and Brazil alone harbors more than 60% of this total with at least 186 recorded species (I.J. Kitching, personal communication).

Hawkmoths are important pollinators in tropical communities (Kislev *et al.*, 1972; Nilsson *et al.*, 1987; Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002). In the Cerrado biome, in spite of the relatively low frequency of plants pollinated by moths, hawkmoths act as the main pollinators of some of the most common and widely distributed plant species in the biome (Oliveira *et al.*, 2004). Despite their ecological importance as pollinators in the tropics, and also their economic importance as agricultural pests (Kitching & Cadiou, 2000), sphingids have been poorly studied in the Neotropical areas, especially in Cerrado/Neotropical savanna areas in Central Brazil (Brown & Gifford, 2002).

In this context, the present work seeks to describe the sphingid assemblage in a Cerrado area in the Triângulo Mineiro region in southeastern Brazil; we evaluate seasonal variations in species composition, compare the faunistic relationships between the Cerrado biome and adjacent ecosystems, and analyze the biogeographical pattern of species distribution in the Neotropical region in an historical context.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The study was carried out in the Panga Ecological Station - PES (19°09'20"S - 48°23'20"W), located about 30 km south of the city of Uberlândia in the region of the Triângulo Mineiro, Minas Gerais state, Brazil. The PES is about 800 m above sea level and comprises 403.85 ha. It is the only Cerrado conservation area in the Triângulo Mineiro region, which was recently determined to be a region of extremely high significance for conservation of the Cerrado Biome (MMA, 2002). The PES includes many of the plant formations or physiognomies that are commonly observed in the domain of the Cerrado Biome (see Schiavini & Araújo, 1989; Oliveira-Filho & Ratter, 2002), with vegetation types varying from open savanna formations to dense forest (Fig. 1), the latter including cerradão and mesophytic forests, and also communities associated with floodplains (palm swamps or Veredas) and water courses (gallery forests). The climate is markedly seasonal, of the Aw type (according to the classification of Köppen, 1948), with a cold and dry winter from April to September, and a hot and humid summer from October to March (Rosa *et al.*, 1991; Oliveira-Filho & Ratter, 2002). Climatic data for the study period were obtained from the Laboratory of Climatology and Hydrological Resources of the Federal University of Uberlândia.

Hawkmoth surveys

Moth richness and abundance were monitored throughout the year, with monthly nocturnal collections to coincide with the new moon, from August 2003 to July 2004. Three additional collections were made, two in October and November 2005, and one in December 2006, giving a total of 15 samples. In this last collection, we recorded species richness only and did not consider abundance. Moths were captured using a light trap installed in an open, relatively elevated area, facing the station, such that light dispersion was facilitated, and moths could be attracted from different plant physiognomies in PES. The trap was made from two white fabric sheets, 2.0 m x 1.4

m, stretched and disposed at right angles 90 degrees, and illuminated by two 250 W mixed UV-rich bulbs (Philips ML 250 E27). Collection periods averaged 12 hours, beginning late afternoon and ending the following morning. Prior to switching on the lights, diurnal/crepuscular moths were also netted as they visited neighbouring plants at dusk, as these moths were not generally attracted to the light traps at this time of day. We also included some data from a previous series of 10 surveys that were carried out at PES from 2001 to 2002. In these surveys, the light trap was placed at the forest edge, about 200 m from the main study collection point, and used the same methods but in a less continuous sequence. This complementary data set was also used for some of the analyses presented here and treated as non-systematized collections.

Moths were killed by injecting a solution of 30% ammonium hydroxide (NH_4OH) into the ventral portion of the thorax between the thoracic segments. All collected individuals were mounted, labelled and deposited in the entomological collection of the Federal University of Uberlândia. All the identifications were made with reference to illustrations and identification keys (D'Abrera, 1986; Moré *et al.*, 2005), and confirmed by specialists. Nomenclature and classification follow Kitching & Cadiou (2000).

Species list and faunistic comparisons

To compile a more complete list of hawkmoth species for the study region, we also included some species that were recorded exclusively in the urban area of Uberlândia, and another group of species recorded exclusively in a farm area around 20 km to the south of the PES. The Novo Horizonte farm (19°17'35"S - 48°30'20"W) is an area of soybean cultivation, with a large remnant area of swampy gallery forest (*sensu* Ribeiro & Walter, 1998) where nocturnal collections were made throughout 2006, using the same light traps and collection methods.

To identify possible biogeographical patterns of hawkmoth species distribution, the community observed in the PES was compared with surveys carried out in other Brazilian biomes. These included two surveys of Atlantic forest communities in Brazil (one in the northeast and

another in the south), two of Amazon Forest areas, and four in the Caatinga domain (two from typical Caatinga areas, and one an area of Brejo forest, and one in a Tabuleiro forest). We also included studies of the Neotropical hawkmoth fauna from a dry forest community in Costa Rica, as well as more general faunistic surveys in Argentina, Bolivia and Venezuela (see details and references below).

Analyses

In order to evaluate the seasonal faunal changes, the variations in the richness and abundance of moths throughout the year in PES were related with climatic characteristics of the area using correlation analyses. The analyses were produced using annual (during the study period) and pluriannual (for the period 1997 – 2005) climatic data. The abundance and consequently the richness of moths collected on light traps are heavily dependent on weather conditions even at very short temporal scales like night-to-night collections (Yela & Holyoak, 1997; Beck *et al.*, 2006a). So, to improve the evaluation of the seasonal faunal changes and overcome the dependence of abundance in the diversity assessment, we used the Fisher's α diversity index (see Beck *et al.*, 2006a and references therein). For this analysis we excluded months with less than 11 collected individuals.

To calculate the β -diversity or species' turnover and in order to avoid the sample-size bias, as well as to incorporate the effect of unseen shared species (Chao *et al.*, 2005; 2006), we used the adjusted Chao-Jaccard abundance-based similarity index (Chao *et al.*, 2005; 2006). To calculate the Chao-Jaccard index we used the software SPADE (Chao & Shen, 2003). The species' turnover was analyzed between Cerrado areas (PES and NHF) and between seasons (dry and wet) as well as between years from different surveys in PES. We determined the β -diversity as $1 - \text{Chao-Jaccard index}$, which is expressed as a proportion in which values close to one represent higher species turnover (adapted from Sabo *et al.*, 2005).

To obtain comparable data for species richness for PES and other studied areas in the tropics, we calculated the expected accumulation curves for each analyzed area (sample-based rarefaction curves *sensu* Gotelli & Collwell, 2001). For this purpose, each sampled month was considered as a sampling unit. However, whenever it was possible, we rescaled sample-based rarefaction curves to individual-based ones as recommended by Gottelli & Collwell (2001). In addition to PES, we were able to rescale rarefaction curves for only two other Neotropical studies which provided the abundance data necessary for the analysis. As the rarefaction curves assume that differences between samples are only due to random sampling effects (Gotelli & Collwell, 2001), to evaluate the biases in the expected accumulation curves (like the seasonality effect), we used the “patchiness simulation” in the EstimateS program to calculate sample-based rarefaction curves with the assumption of no seasonality (see EstimateS User’s Guide in Collwell (2006)). The resulting simulated curves were compared with those of real data. Only real data curves were presented in results.

Considering the information of species-incidence, and based on distribution of unique and duplicates (see Collwell & Coddington, 1994), we estimated the “true” values of species richness for each area included in the sample-based rarefaction analysis. For this purpose, we used and compared the estimators of Jackknife of first and second orders, and the bias-corrected version of Chao 2. For the three areas for which the abundance data were available (including PES) we calculated the “true” species richness using the estimators of Chao 1 (the bias-corrected version) and ACE (Abundance-based Coverage Estimator of species richness). We used 10 as the upper abundance limit for rare or infrequent species to calculate ACE (see EstimateS User’s Guide in Collwell (2006)). All these analyses were carried out using the EstimateS 8.0 software (Collwell, 2006).

We used similarity clusters to obtain a general pattern of faunal relationship between areas in the Neotropical region. Similarity was calculated based on incidence (presence and absence) data (Brown & Freitas, 2000). Simple match distances were clustered using the Ward algorithm (Ward

minimum variance method), according to Brown & Freitas (2000) and Brown & Gifford (2002). Since the possible incompleteness of the published faunal lists used to evaluate the large-scale β -diversity, could lead to some inconsistent results, we also used and compared other clustering methods (Jaccard and Sørensen Indexes clustered by UPGMA) (see McGarigal *et al.* (2000) for clustering analysis details).

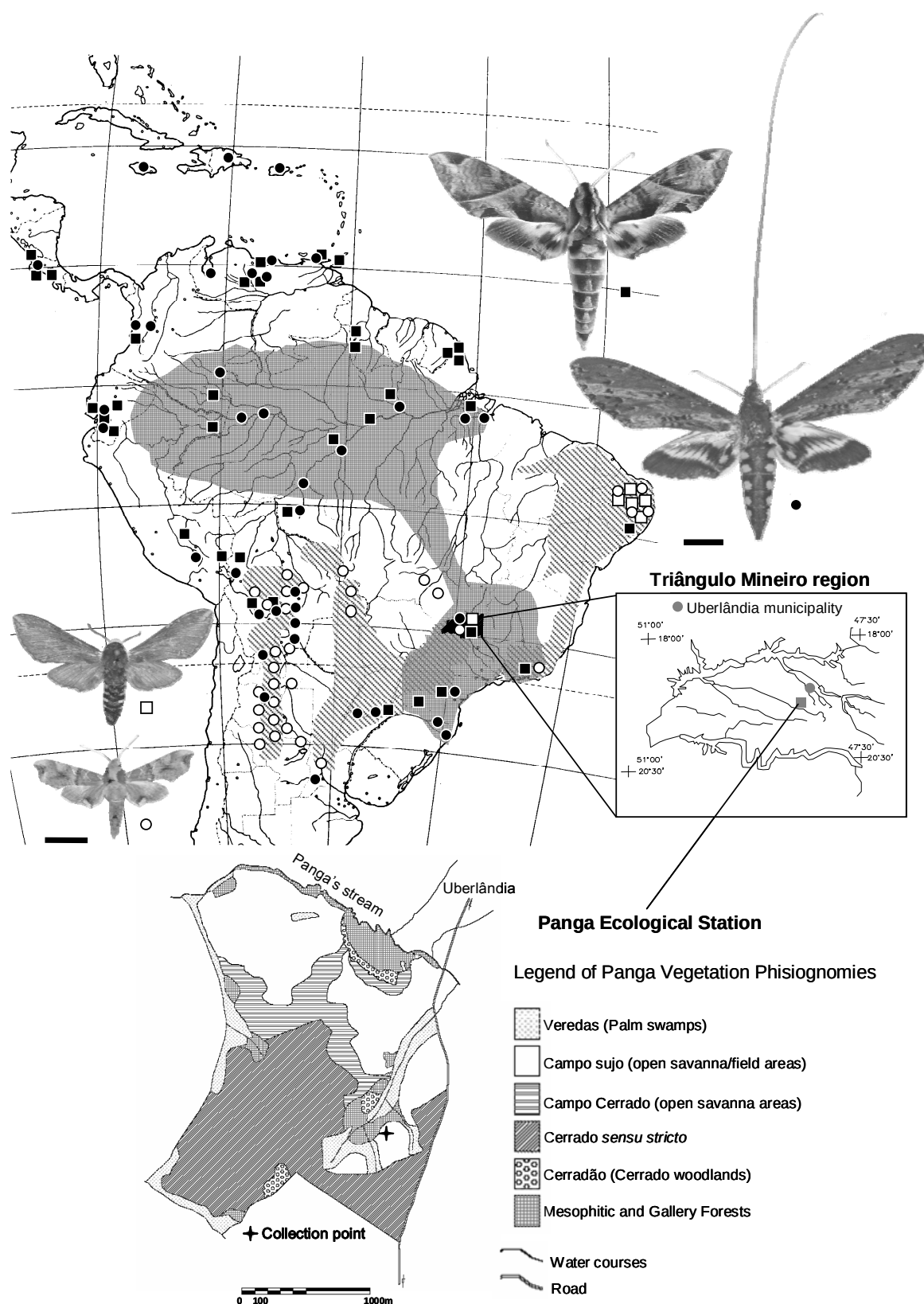


Figure 1 Hawkmoth assemblage study location and biogeographical relationships. Panga Ecological Station (PES) location and its plant formations (physiognomies). Trap site is indicated. South America map also shows the distribution patterns of some hawkmoth species shared between

the Cerrado of Triângulo Mineiro region and adjacent ecosystems. *Neogene dynaeus* (Rothschild & Jordan, 1903) (specimen shown top left and occurrence marked by open squares) and *Callionima grisescens* (Rothschild, 1894) (specimen bottom left, marked by open circles), are species associated with seasonally dry tropical forest (approximate distribution according to Pennington *et al.* (2000), cross hatched area); *Eumorpha anchemolus* (Cramer, 1779) (specimen at top right, occurrence marked by closed squares) and *Neococytius cluentius* (Cramer, 1775) (specimen bottom right, marked by closed circles) are rainforest species associated with humid corridors of gallery forest through the Cerrado biome (approximate rainforest range in Amazonian and Atlantic region shown in gray). Hawkmoth distributions based on Moré *et al.* (2005) and studies reviewed for the present work. Bars = 2 cm for hawkmoth illustrations. PES base map: Edivani Cardoso da Silva.

RESULTS

Species richness and seasonality

A total of 61 hawkmoth species was recorded for the Cerrados of the Triângulo Mineiro region (Table 1). The Panga Ecological Station alone presented 52 species, of which three were captured exclusively during the non-systemized collections carried out in 2001 and 2002. During the main study period between 2003 and 2006, 408 moths of 49 species and 20 genera were captured (Table 1). From the total of the species observed in the Cerrado of the Triângulo Mineiro region, seven were collected only at the Novo Horizonte farm, and another two were found only in the urban area of the city of Uberlândia.

During the main study period, the distribution of species throughout the year was markedly seasonal, with higher species richness, moth abundance and diversity during the rainy period. This conclusion was supported by significantly different values of Fisher's α diversity index between seasons (Mann-Whitney (U)_{df = 8} = 0.000; $Z(U)$ = 2.61; p = 0.009). During the rainy months (October to March) we collected 77% of the individuals belonging to 47 species, and with 33 species (67.3%) observed exclusively in this period. During the dry months (between April and September) 23% of the individuals captured belonged to 16 species, of which two (4.1%) were observed in this period only. Some 14 species (28.6%) were encountered in both periods. The species' turnover between seasons was high (0.569) due to the occurrence of many species exclusively during the rainy months.

Variations in hawkmoth richness and abundance in PES showed a positive correlation with temperature and both annual and pluriannual precipitation (Table 2). Nevertheless, these correlations were always stronger with pluriannual data. Variations in pluriannual relative humidity were correlated with moth abundance, but there was no correlation with species richness (Table 2).

The tribe Dilophonotini was best represented, with 21 species in 12 genera. The eight most frequent species (with more than 15 collected specimens) represented about 65% of the whole

sample and corresponded to 263 of the 408 collected individuals. *Protambulyx strigilis* (Linnaeus, 1771) was the most common species in PES, with 18% of the total collected individuals. This species occurred in every month of the surveys between 2001 and 2006, with exception of September 2003 when the area was affected by a fire. Other common species (percentage of collected individuals in parentheses) were *Manduca sexta* (Linnaeus, 1763) (11.3%), *Xylophanes tersa* (Linnaeus, 1771) (9.3%), *Isognathus caricae* (Linnaeus, 1758) (5.9%), *Callionima parce* (Fabricius, 1775) (5.9%), *Erinnyis ello* (Linnaeus, 1758) (5.6%), *Eumorpha adamsi* (Rothschild & Jordan, 1903) (4.4%) and *Cocytius lucifer* (Rothschild & Jordan, 1903) (3.9%). The rare species, which were represented by up to three individuals, comprised 47% of the species and 8.3% of the collected individuals.

Table 1 Hawkmoth collections at Panga Ecological Station and complementary data for other areas in the Triângulo Mineiro Region, Brazil. D.S.: Dry season; W.S.: Wet season.

[illegible]

Table 1 continued.

Species	Number of Hawkmoths collected per month														
	2003					2004					2005		2006		
	D.S.		W.S.					D.S.				W.S.			
	A	S	O	N	D	J	F ⁵	M	A	M	J	J	O	N	D ⁴
<i>Nyceryx coffaeae</i> (Walker, 1856)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Nyceryx furtadoi</i> (Haxaire, 1996) ³	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pachylia ficus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Pachylia syces</i> (Hubner, [1819]) ¹	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pachylioides resumens</i> (Walker, 1856)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Perigonia lusca</i> (Fabricius, 1777)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Perigonia pallida</i> (Roth. & Jor., 1903)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Phryxus caicus</i> (Cramer, 1777) ³	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pseudosphinx tetrio</i> (Linnaeus, 1771)	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	1	-	-
Philampelini															
<i>Eumorpha adamsi</i> (Roth. & Jorda., 1903)	-	-	1	1	10	5	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Eumorpha analis</i> (Rot. & Jordan, 1903) ³	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Eumorpha anchemolus</i> (Cramer, 1779)	-	-	-	-	1	3	-	1	-	-	-	-	2	-	-
<i>Eumorpha fasciatus</i> (Sulzer, 1776)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eumorpha labruscae</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1
<i>Eumorpha vitis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Macroglossini															
<i>Hyles euphorbiarium</i> (G.-M. & P., 1835)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Xylophanes anubus</i> (Cram., 1777)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Xylophanes chiron</i> (Drury, 1773)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	1
<i>Xylophanes pistacina</i> (Boisduval, [1875])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3	-
<i>Xylophanes tersa</i> (Linnaeus, 1771)	1	-	-	-	1	4	2	4	7	1	9	5	-	3	1
<i>Xylophanes tyndarus</i> (Boisduval, [1895])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-
Total number of individuals	13	4	24	11	39	58	6	34	24	15	21	18	40	82	19
Total number of species	7	4	17	8	16	20	4	16	5	7	5	8	18	26	19

* Species not collected at Panga Ecological Station or collected in another period (see methods).

1: Species restricted to non-systemized collection at Panga Ecological Station during 2001 and 2002.

2: Species restricted to urban area of Uberlândia – MG.

3: Species restricted to Novo Horizonte farm.

4: Hawkmoth abundance was not considered in this sample.

5: Sampling during this month was restricted to two hours due to rains.

Table 2 Correlation analyses between hawkmoth species richness and abundance, and climatic variables at Panga Ecological Station, Uberlândia – MG, Triângulo Mineiro region, Brazil.

	Values of Spearman's (rs) correlation index					
	Temperature		Rainfall		Humidity	
	Annual	Pluriannual	Annual	Pluriannual	Annual	Pluriannual
Species	0.658	0.783	0.641	0.685	0.208 ^(NS)	0.454 ^(NS)
Abundance	0.529	0.697	0.599	0.903	0.379 ^(NS)	0.778

(NS): Non-significant values at $P < 0.05$.

Faunistic relationships in the Neotropical region

The studied Cerrado areas showed a sphingid fauna with low variation between areas. When we compared the two sampled areas in the Triângulo Mineiro region we obtained a β -diversity value of 0.041 (note that the effect of unseen species was incorporated in similarity analysis, cf. Chao *et al.*, 2005 and 2006). For the main study area in the PES, the β -diversity values comparing collections in 2003 and 2005 for the months of October and November were respectively of 0.255 and 0.159. These values suggest a relatively stable species composition among close areas such as PES and FNH (20 km distant), but moderate fluctuation in the species composition between different years.

The cluster analysis between the hawkmoth fauna observed in this study and those described for other areas of Brazil and Neotropical region, showed two very separate groups (Fig. 2). The first cluster, which comprised the studied hawkmoth Cerrado community, formed a complex and highly heterogeneous group that included faunas from Argentina to Costa Rica. But PES presented the closest faunal relation with Amazonian forests, southern Atlantic forest and Costa Rican dry forest areas (Fig. 2). The second cluster comprised a clearer and more homogeneous group that included the sphingid fauna from northeastern Brazil (Fig. 2). Alternative analyses using the Sørensen and Jaccard indices of similarity, clustered by UPGMA presented very similar patterns (data not presented here).

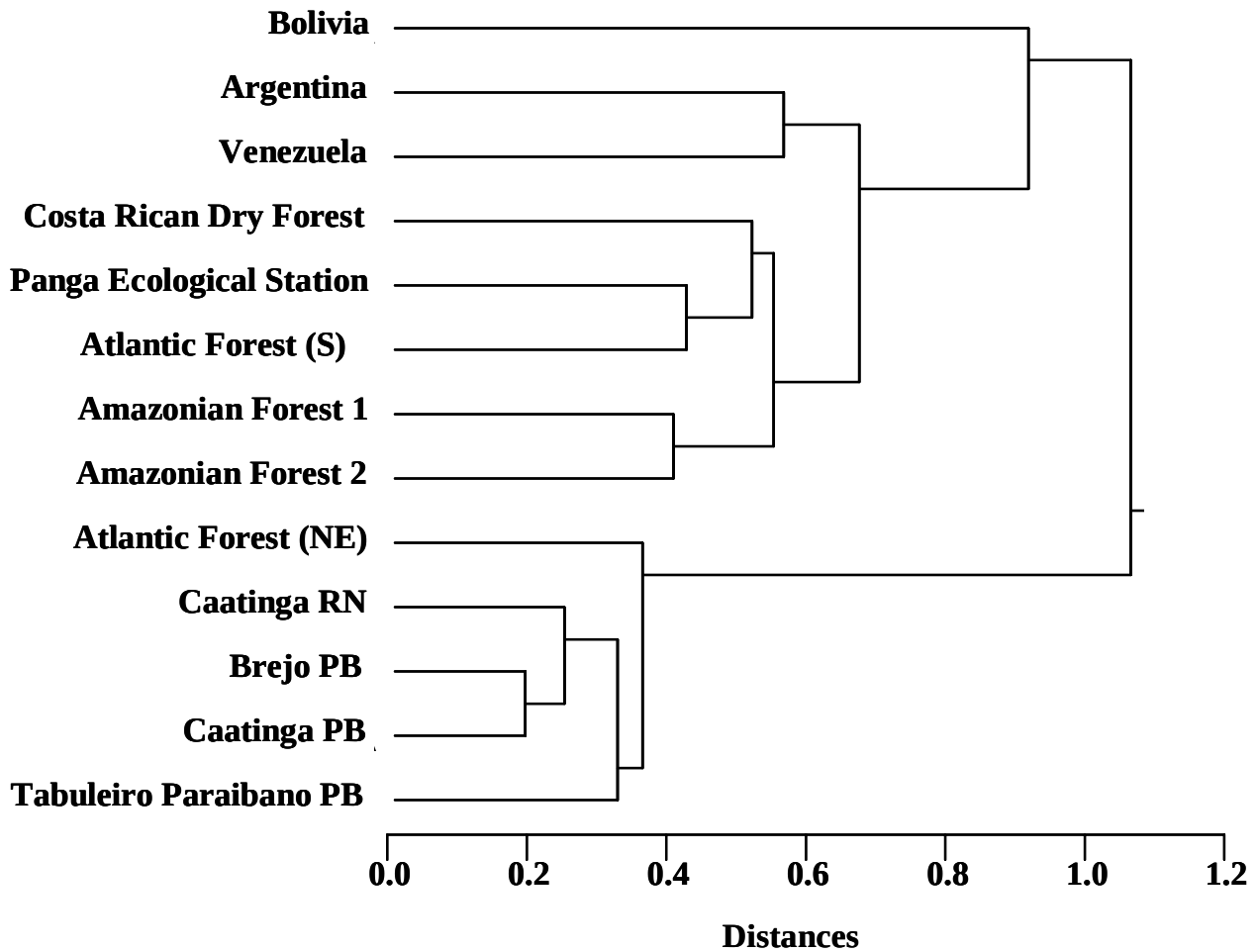


Figure 2 Similarity between Neotropical/Subtropical hawkmoth assemblages based on Ward minimum variance clustering method. Source: Bolivia (Kitching *et al.*, 2001); Argentina (Moré *et al.*, 2005), Venezuela (Yépez & González, 1994); Costa Rican Dry Forest (Haber & Frakie, 1989), Panga Ecological Station (present study); Atlantic Forest (S – South region) (Laroka & Mielke, 1975); Amazonian Forest 1 (Motta *et al.*, 1998); Amazonian Forest 2 (Motta & Xavier-Filho, 2005); Atlantic Forest (NE – Northeast region) (Duarte Jr. & Schlindwein, 2005a); Caatinga RN (Rio Grande do Norte state) (Duarte Jr. & Schlindwein, 2005b); Brejo PB (Paraíba state) (Gusmão & Creão-Duarte, 2004); Caatinga PB (Paraíba state) (Gusmão & Creão-Duarte, 2004); Tabuleiro Paraibano PB (Paraíba state) (Darrault & Schlindwein, 2002).

Rarefaction analysis and “true” species richness estimates

Comparisons of species richness among areas by sample-based rarefaction curves (Fig. 3a) showed that PES has intermediate species richness in relation of those areas observed in the Brazilian northeastern region and studied areas of Brazilian southern Atlantic forest, Amazonian forest and Costa Rican dry forest. This comparison indicates that species richness in Brazilian northeastern areas was low, even for the area of Atlantic forest in this region, which was notably less rich in species than the Atlantic forest areas further south (Fig. 3a). However, when sample-based rarefaction curves were rescaled for some areas to individual-based curves (Fig. 3b), thus allowing comparisons of species richness based in the same amount of collected individuals, the results showed that species richness in PES can be higher than areas of Amazonian forest. However, individual-based species richness in PES was still smaller than the area of Costa Rican dry forest (Fig. 3b).

Estimators of “true” species richness showed a similar pattern in terms of the expected number of species for each area (Table 3). The estimators based on species incidence data showed that the highest values of richness can be found in Amazon area while those based on abundance data showed very similar values of expected species richness in the three richest areas (Costa Rican dry forest, Amazonian forest and PES). In general, the number of hawkmoth species estimated for the PES Cerrado area was very close (compared with the Amazon Forest and Costa Rican areas) or even higher (with regard to all the Atlantic forest areas) than the estimates for forest areas in the Neotropics (Table 3).

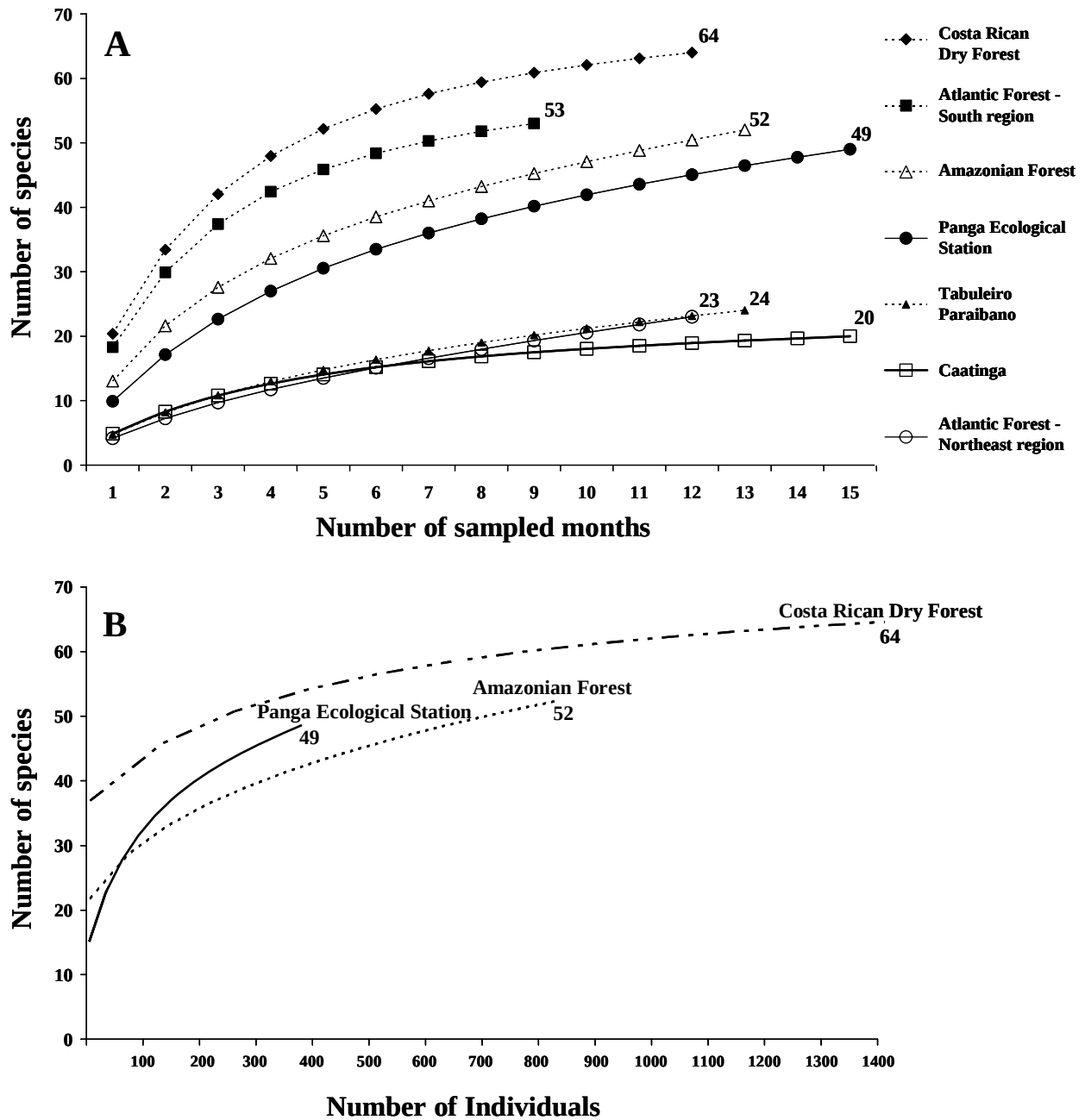


Figure 3 Rarefaction analyses of some Neotropical hawkmoth assemblages. (a) Sample-based rarefaction curves. (b) Individual-based rarefaction curves. Total number of observed species is given for each area. Costa Rican Dry Forest (Haber & Frankie, 1989); Atlantic Forest – South region (Laroka & Mielke, 1975); Amazonian Forest (Motta *et al.*, 1998); Panga Ecological Station (present study); Tabuleiro Paraibano (Darrault & Schlindwein, 2002); Caatinga (Duarte Jr. & Schlindwein, 2005b); Atlantic Forest – Northeast region (Duarte Jr. & Schlindwein, 2005a).

Table 3 Estimates of “true” species richness for some Neotropical hawkmoth assemblages. AFS: Atlantic Forest, South region (Laroca & Mielke, 1975). AFNE: Atlantic Forest – Northeast region (Duarte Jr. & Schlindwein, 2005a). TAPB: Tabuleiro Paraibano (Darrault & Schlindwein, 2002). CAA: Caatinga (Duarte Jr. & Schlindwein, 2005b). AMF: Amazonian Forest (Motta *et al.*, 1998). PES : Panga Ecological Station (present study). CRDF: Costa Rican Dry Forest (Haber & Frankie, 1989). IB: Incidence-based estimates. AB: Abundance-Based estimates.

	Estimates of “true” species richness									
	AFS	AFNE	TABPA	CAA	PES		AMF		CRDF	
	IB	IB	IB	IB	IB	AB	IB	AB	IB	AB
Jack 1th	62	36	34	25	66	-	70	-	73	-
Jack 2th	64	45	40	28	75	-	84	-	76	-
Chao 1	-	-	-	-	-	69	-	69	-	70
Chao 2	57	44	34	25	65	-	87	-	70	-
ACE	-	-	-	-	-	57	-	75	-	69

DISCUSSION

Hawkmoth seasonality and species richness

The hawkmoth assemblage in this study probably represents only a small fraction of the total of species in the Brazilian Cerrado domain. However, the species found in this relatively short-term study and in such small area comprised around 34% of all species recorded for Brazil, about 22% for South America and 4.7% of the worldwide hawkmoth fauna (Kitching & Cadiou, 2000). Long-term studies by Janzen (1984; 1986) found a very similar faunal composition and richness in Costa Rican dry forest. Hawkmoths present in the latter area mostly have a wide distribution throughout Americas and no endemism. As suggested by Beck *et al.* (2006a - d) for hawkmoth assemblages in South-East Asia (with exception some isolated islands), and discussed by Janzen (1984; 1986) for Costa Rica, *in situ* speciation is not an explanation for hawkmoth diversity found in Cerrado areas. Instead, the local species composition and richness is probably determined by factors such as dispersal ability, seasonality, migration and disturbance. Biogeographical and historical associations also play an important role in hawkmoth occurrence (Janzen, 1984; 1986; Beck *et al.*, 2006a – d).

As observed for other tropical ecosystems (Janzen, 1986; 1987; Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002; Gusmão & Creão-Duarte, 2004; Duarte Júnior & Schlindwein, 2005b), the hawkmoth species distribution in the PES follows a remarkably seasonal pattern. Seasonal rainfall is one of the main determinants of savanna ecosystems as a whole (Bourliere & Hadley 1970; Oliveira-Filho & Ratter, 2002 and references therein), and has been linked to the activity of its biota (Brown & Gifford, 2002; Macedo 2002; Marquis *et al.*, 2002; Batalha & Mantovani, 2004).

Hawkmoth seasonality can also be influenced by resource availability for their larvae. Janzen's studies (1981; 1984; 1993) at Costa Rica, have reported narrow relationships among hawkmoth larvae and their host plant species that are usually restricted to a small group of

families. As observed in another seasonal tropical ecosystem (Haber & Frankie, 1989), the concentration of reproductive activity of hawkmoths in the rainy season seems to have a strong link with host plant availability (but see Marquis *et al.*, 2002 for non-hawkmoth Lepidoptera groups in Cerrado areas). Further observations indicate that the flowering peak of potentially hawkmoth-pollinated plants in the PES coincides with hawkmoth faunal abundance and richness. Moreover, during the rainy months, some of the most specialized hawkmoth-pollinated plants are blooming at PES (F.W. Amorim and P.E. Oliveira, in preparation) coinciding with the appearance of long-tongued sphingids, such as the species of *Manduca* (proboscides between 6.0 - 13.0 cm) and *Neococytiis cluentius* (Rothschild & Jordan, 1903) (proboscis up to 20.0 cm). Among the plants flowering during this period, *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae) and *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum. (Rubiaceae) are strictly pollinated by long-tongued sphingids and are two of the most common woody species throughout the entire Cerrado Biome (Ratter *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2004).

But if species richness increases dramatically during the rainy months, where do the hawkmoths come from? Hawkmoths with long proboscides, which appeared during the rains, are probably long-lived insects and their abundance during the rains may be explained in great part by migration, as reported for Costa Rica (Janzen 1986; 1987). Hence, hawkmoth species richness during the rainy months, observed in PES, may be result of migration between areas, either within the mosaic of Cerrado plant formations or between adjacent biomes.

The high environmental heterogeneity observed in the Brazilian Cerrado areas (Ribeiro & Walter, 1998; Oliveira-Filho & Ratter, 2002), as well as in the PES, may explain species richness. Such heterogeneity provides a mosaic of microhabitats, such as forest and savanna patches, which would favour the survival of the species of pollinators (Oliveira & Gibbs, 2002). The presence of gallery forests for example, seems to be essential for the maintenance of the Lepidopteran fauna in the Cerrado Biome, since such forests provide a mild environment throughout the year. They also

function as refuges for open savanna faunal elements during the more critical periods of drought and fire (Camargo & Becker, 1999; Camargo, 2001).

Relationships within the Neotropical region and biogeographical patterns

Historical and biogeographical factors may also be important for the high local as well as regional hawkmoth diversity. Silva (1995), studying the distribution of birds in the Cerrado region, suggested that the high biotic diversity in this biome is the result of species interchange with adjacent ecosystems, such as Atlantic and Amazon forests, that occurred during Quaternary climatic-vegetational fluctuations. During recent moister, post-glacial periods, the rainforests have expanded into the Cerrado biome, partially via the network of gallery forests, facilitating a rapid biotic invasion and ongoing species interchange of elements from Atlantic forests in the south, and from Amazon forest in the north (Silva, 1995; 1997; Silva & Bates, 2002).

Relationships between Atlantic and Amazon forests, via the dendritic extensions of gallery forests in the Cerrado region, has been demonstrated for forest woody species (Oliveira-Filho & Ratter, 1995), some groups of non-flying mammals (Redford & Fonseca, 1986; Johnson *et al.*, 1999; Costa, 2003), and groups of Lepidoptera (Brown 1967a and b; Camargo & Becker, 1999; Camargo 2001; Brown & Gifford 2002). The distribution of some hawkmoth species recorded in the present study seems to be aligned along a northwest-southeast axis following the humid corridors formed by gallery forests across the central Cerrado area (Fig. 1). Many hawkmoth species recorded here, and associated with rainforest habitats, have a very wide distribution throughout the Americas, especially in the Neotropical region (Schreiber, 1978), which also helps to explain the high similarity found between Costa Rican and PES faunas.

The influence of the Caatinga and Chaco elements on the Cerrado biome seems to be weaker than that of the rainforests (Camargo & Becker, 1999; Brown & Gifford, 2002). However, the occurrence of species from seasonally dry tropical forest areas (SDTF) within the Cerrado domain suggests historical connections with Caatinga and other such forests in Piedmont areas bordering

the Chaco (Prado & Gibbs, 1993; Prado, 2000; Pennington *et al.*, 2000; Werneck & Coli, 2006). The historical basis for this connection probably lies in the Pleistocene expansion of the dry forests into the ancient central Cerrado region forming the pleistocenic-arc of SDTF (Prado & Gibbs, 1993; Prado, 2000). This pleistocenic-arc would have allowed species interchanges among these ecosystems and the Cerrado biome (Silva & Bates, 1992; Werneck & Coli, 2006). *Callionima grisescens* (Rothschild, 1894) and *Neogene dynaeus* (Rothschild. & Jordan, 1903), two rare species at PES, appeared also in the Caatingas of Pernambuco and the neighbouring states (Schreiber, 1978; Duarte Júnior & Schlindwein, 2005b). *Callionima grisescens* presents a distribution (based on Moré *et al.*, 2005) which matches the pleistocenic-arc that would have linked the Caatinga domains and other SDTF areas through the Cerrado (Fig. 1). Our observations have also shown that *Neogene dynaeus*, thought to be endemic of the northeastern region surrounding the Caatingas of Pernambuco (Schreiber, 1978), also occurs occasionally in the Cerrado region. As suggested by Werneck & Coli (2006) for lizard fauna, the occurrence of endemic species from the Caatinga domain within the Cerrado area supports the hypothesis of a pleistocenic-arc of SDTF connecting the Caatinga and the calciphylous seasonal dry forests patches still embedded in the Cerrado region.

Hawkmoths and their importance to Cerrado ecosystem

Hawkmoths constitute extraordinary pollinators of a great number of plant species in the Neotropical region (Haber & Frankie, 1989; Darraut & Schlindwein, 2002). This group of insects, due to their great muscular capacity (Heinrich, 1975), can quickly travel for great distances in search of food resources, sexual partners and host plants for oviposition. Oliveira *et al.* (2004) noted that moths, including hawkmoths, are the pollinators of 21% of the 38 tree species identified by Ratter *et al.* (2003) as the most widespread (i.e. occurring in at least 50% of 376 sites) Cerrado woody species. Since most Neotropical hawkmoths species have widespread distributions and possibly migrate between adjacent habitats and biomes, this group of moths may be acting as true “mobile links” among different populations of hawkmoth-pollinated plants. These plants are

presently increasingly restricted to a mosaic of small fragments that currently constitute the Cerrado landscape (Ratter *et al.* 1997, Myers *et al.* 2000). In this sense, these moths must be considered of great importance for the structure, maintenance and conservation of the genetic diversity of the Cerrado biome plants.

A flora esfingófila em uma área de Cerrado no sudeste brasileiro e suas associações com a fauna de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae)

Flora esfingófilas e suas associações com a fauna de esfingídeo no Cerrado

INTRODUÇÃO

A conservação e estruturação das comunidades biológicas que compõem os ecossistemas tropicais estão intimamente ligadas aos sistemas de polinização de suas espécies vegetais (Heithaus, 1974; Bawa, 1990; Fenster *et al.*, 2004). As interações entre plantas e seus polinizadores constituem inclusive, um serviço essencial para manutenção destes ecossistemas. Tais interações formam redes mutualísticas que agem como um fator integrador das comunidades biológicas, sendo a manutenção dos polinizadores e dos serviços de polinização críticos para o funcionamento da biocenose (Vogel & Westerkamp, 1991; Buchmann & Nabhan, 1996; Kearns *et al.*, 1998). A perda destas relações mutualísticas pode ter conseqüências, tais como a diminuição da produção de frutos e sementes, redução da diversidade genética em decorrência de depressão endogâmica, e até mesmo levar algumas espécies à extinção local (Bond, 1994; Buchmann & Nabhan, 1996; Kearns *et al.*, 1998).

O Cerrado possui sistemas de polinização e vetores tão diversificados quanto aqueles observados em florestas tropicais (Oliveira & Gibbs, 2002). Reprodução sexuada mediada obrigatoriamente pela ação de vetores bióticos, é preponderante entre as espécies lenhosas de Cerrado, sendo muitas destas auto-incompatíveis ou mesmo dióicas (Oliveira, 1996; Oliveira & Gibbs, 2000). Desta forma se estabelece uma relação de interdependência entre plantas e polinizadores neste ecossistema, estando a manutenção da variabilidade genética de muitas espécies vegetais no bioma Cerrado diretamente relacionada a integridade dos serviços de polinização (Oliveira & Gibbs 2002, Martins & Batalha, 2006).

No Cerrado, assim como observado em outras áreas tropicais (Bawa *et al.*, 1985; Fenster *et al.*, 2004; Freitas & Sazima, 2006), as relações entre plantas e seus polinizadores estão organizadas em guildas ou grupos funcionais, nos quais, determinada espécie vegetal pode ser polinizada por um conjunto de espécies de polinizadores, enquanto um mesmo agente polinizador pode contribuir efetivamente para os processos reprodutivos de várias espécies de plantas (Gottsberger, 1986; Oliveira & Gibbs, 2000; Martins & Batalha, 2006; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006).

Tais sistemas de polinização generalistas, de fato, são mais frequentes e amplamente distribuídos na natureza que sistemas que envolvem estrita especialização entre uma determinada planta e seu polinizador (Memmott, 1999; Jonson & Steiner, 2000; Dicks *et al.*, 2002; Vazquez & Aizen, 2003; Fenster *et al.*, 2004).

Em comunidades de Cerrado as abelhas atuam como o principal grupo de polinizadores, agindo como vetores efetivos de pólen de um grande espectro de espécies vegetais (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Barbosa, 1997; Oliveira & Gibbs, 2000). Mas por outro lado, grupos menos frequentes como beija-flores, besouros, morcegos, borboletas e mariposas também possuem importância para os processos reprodutivos de muitas espécies vegetais no Cerrado (Sazima & Sazima, 1975; Gottsberger, 1986; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975 e 1988; Gribel & Hay, 1993; Oliveira & Gibbs, 2000; Oliveira & Gibbs 2002; Oliveira *et al.*, 2004).

A polinização por mariposas em áreas de Cerrado, a despeito de sua baixa frequência em relação a outros vetores de pólen, constitui um serviço crítico para o funcionamento deste ecossistema (Oliveira *et al.*, 2004). Isto ocorre, uma vez que o grupo é responsável pela polinização de 21% das 38 espécies lenhosas identificadas por Ratter *et al.* (2003) como as mais abundantes e amplamente distribuídas pelo bioma (Oliveira *et al.*, 2004). Os esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) estão entre os principais polinizadores em comunidades tropicais (Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002). A família possui distribuição ampla pelo globo, porém a maior concentração de espécies destas mariposas ocorre nas regiões tropicais (D'Abrera, 1986; Kitching & Cadiou, 2000), exatamente onde a diversidade e a frequência de espécies vegetais zoófilas atingem seu ápice (Regal, 1982; Buchmann & Nabhan, 1996).

Os esfingídeos geralmente possuem aparelhos bucais longos, adaptados à sucção de néctar floral, o que os torna visitantes florais obrigatórios (Haber & Frankie, 1989; Proctor *et al.*, 1996; Moré *et al.*, 2005; mas veja Kitching & Cadiou, 2000 para a ocorrência e distribuição de espécies com aparato bucal não funcional). Seu hábito alimentar aliado a morfologia do aparelho bucal (na maioria das espécies) e ao comportamento de visita nas flores, possibilita o contato com as partes

reprodutivas das plantas, viabilizando a polinização e reprodução de espécies vegetais xenógamas (Cruden *et al.* 1976; Nilsson, 1988; Brunet & Sweet, 2006). Plantas esfingófilas por sua vez, possuem um conjunto de características morfo-fisiológicas que são importantes para atração dos visitantes e a adequação ao tipo de visita (Baker, 1961). Estas espécies geralmente apresentam abertura floral crepuscular a noturna, cores brancas ou pálidas, flores tubulares geralmente longas (do tipo hipocrateriformes ou infundibuliformes), calcaradas ou predominantemente estaminadas (flores do tipo pincel), com produção de odores adocicados e néctar com predominância de sacarose (Proctor & Yeo, 1973; Faegri & van der Pijl 1980; Haber & Frankie, 1989; Bawa, 1990).

Desde as clássicas observações de Charles Darwin no século XIX dos sistemas de polinização das orquídeas angraecoides em Madagascar, a íntima associação entre plantas e esfingídeos tem suscitado profundas discussões sobre o paradoxo evolutivo (coevolução vs. mudanças de polinizador) de estruturas florais excepcionalmente longas para probóscides tão longas quanto (Nilsson, 1988, 1998 a, b; Wassertal, 1997, 1998; Jermy, 1998; Samways, 1998; Svensson *et al.*, 1998; Whittall & Hodges, 2007). Porém, novas idéias que incorporam processos de competição e partição de recursos também vêm sendo lançadas como hipóteses para a diversificação e evolução destes caracteres (Agosta & Janzen, 2005; Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2007). Embora em muitos casos haja elevado grau de especialização de algumas espécies para polinização por esfingídeos (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975; Nilsson *et al.*, 1987; Nilsson, 1988; Martins & Johnson, 2007), estas mariposas apresentam alta flexibilidade na escolha das flores exploradas. Sendo que, uma única espécie de esfingídeo pode atuar como polinizadora efetiva de várias espécies vegetais numa mesma comunidade, uma vez que a principal restrição é a capacidade de acesso ao néctar dependente do comprimento das probóscides e da disposição das peças florais (Kislev *et al.*, 1972; Nilsson *et al.*, 1987; Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002; Martins & Johnson, 2007).

Recentemente, Agosta & Janzen (2005) mostraram que existe uma correspondência morfológica na distribuição do tamanho das probóscides dos esfingídeos e do comprimento das

corolas de plantas esfingófilas ao nível de comunidade, em área de floresta seca na Costa Rica. Tal estudo também propõe um cenário evolutivo pelo qual haveria a diversificação da distribuição dos tamanhos dos corpos e probóscides dos esfingídeos, assim como, das corolas das plantas esfingófilas. Porém, a maioria das espécies de esfingídeos analisadas naquele estudo, possui distribuição muito ampla pelas Américas (ver Haber & Frankie, 1989 para composição de espécies de esfingídeos observada na área de floresta seca na Costa Rica). Desta forma, como ressaltado pelos autores, esta correspondência morfológica caracteriza um processo de “ajustamento ecológico” (*“Ecological fitting” sensu Janzen, 1985*) entre esfingídeos e plantas, não sendo resultante de processo de evolução “*in situ*” entre ambos os grupos na área de estudos (Agosta & Janzen, 2005).

Interessante ressaltar, que a grande parte das espécies de esfingídeos que compõem a comunidade de floresta seca analisada por Agosta & Janzen (2005), é compartilhada pela comunidade descrita para área de Cerrado analisada no presente estudo (ver Amorim *et al.*, no prelo). Assim, como predito por Agosta & Janzen (2005), seria muito provável que tal correspondência morfológica (a qual será referida no presente estudo como “ajustamento ecológico”, *sensu Janzen (1985)*) entre plantas esfingófilas e esfingídeos fosse observado numa escala espacial mais ampla.

Neste contexto, este trabalho teve como objetivos identificar a flora de plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste brasileiro e avaliar suas associações com a fauna de esfingídeos da região. Baseando-se na análise da carga polínica presente no corpo das mariposas, na fenologia de floração das plantas esfingófilas, na distribuição dos comprimentos de suas peças florais e das probóscides da comunidade de Sphingidae, foi traçada a rede de interações entre esfingídeos e plantas e analisadas as associações morfológicas e fenológicas entre ambos os grupos. A partir análise da distribuição dos comprimentos das peças florais e das probóscides foi testada a hipótese de “ajustamento ecológico”, ou seja, da ocorrência de uma correspondência morfológica entre plantas e esfingídeos no Cerrado. Também foi testada a hipótese de correspondência morfo-

fenológica ou de “ajustamento fenológico” entre plantas e esfingídeos. Ou seja, se é previsível que haja uma correspondência morfológica entre os comprimentos das probóscides e das partes florais de plantas esfingófilas (Agosta & Janzen, 2005), também seria previsível que esta correspondência morfológica também ocorresse em termos fenológicos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica do Panga – EEP (19°09'20"S - 48°23'20"W) localizada a cerca de 30 km ao sul do município de Uberlândia – MG, Brasil. A área situa-se a uma elevação média de 800 m do nível do mar e possui uma área total de 403,85 ha., sendo uma das únicas reservas de Cerrado remanescente em toda região. O clima é marcadamente sazonal, do tipo Aw segundo a classificação de Köppen (1948), caracterizado por duas estações bem definidas. Sendo um inverno frio e seco, entre os meses de abril a setembro, e um verão quente e úmido, entre os meses de outubro e março (Rosa *et al.*, 1991; Oliveira-Filho & Ratter, 2002).

A EEP possui um mosaico de vegetação que compreende os vários tipos fitofisionômicos que constituem o bioma Cerrado (figura 1). Sua vegetação varia desde formações savânicas e campestres, como Cerrado *sensu stricto* e campos sujos, os quais estão sujeitos ao estresse hídrico durante o período mais seco do ano, a densas formações vegetais, como observados nas Matas Mesófiticas e Matas de Galeria. Estas, por sua vez, estão associadas a tipos de solos mésicos e sustentam uma vegetação arbórea de grande porte e com folhagem verde durante todo o ano (veja Schiavini & Araújo, 1989, para uma caracterização da EEP, mas veja Oliveira-Filho & Ratter, 2002 para o bioma Cerrado como um todo).

Fauna de esfingídeos

A composição e fenologia da fauna de esfingídeos foram obtidas a partir de coletas mensais realizadas preferencialmente em noites de lua nova. As coletas foram realizadas continuamente no período de agosto de 2003 a julho de 2004, além de coletas pontuais realizadas entre os anos de 2001 e 2002, nos meses de outubro e novembro de 2005 e em dezembro de 2006. A fenologia e composição das espécies analisadas neste estudo encontram-se descritas em Amorim *et al.* (no prelo). As mariposas foram atraídas e capturadas com auxílio de armadilha luminosa. A armadilha era composta por dois lençóis brancos, com dimensões de 2,0 m por 1,4 m, esticados e dispostos num ângulo de 90°, e iluminados por duas lâmpadas de luz mista de 250 W. As lâmpadas foram alimentadas por rede elétrica normal.

As mariposas capturadas foram retiradas manualmente uma a uma da armadilha luminosa e sacrificadas com solução de Hidróxido de Amônia (NH₄OH) a 30%, injetada na porção ventral do tórax entre os segmentos torácicos. Logo após o sacrifício, cada indivíduo teve sua probóscide cuidadosamente desenrolada e mensurada com auxílio de paquímetro com precisão de 0,01 mm. O material utilizado era limpo antes de cada manipulação de forma a evitar contaminação de pólen entre indivíduos. Toda precaução foi tomada para evitar perdas do pólen aderido ao corpo e aparelho bucal das mariposas. Todos os indivíduos coletados foram montados, etiquetados e depositados na coleção entomológica da Universidade Federal de Uberlândia. As identificações foram feitas com pranchas e chaves de identificação disponíveis na literatura (D'Abrera 1986, Moré *et al.* 2005), e com a colaboração de especialistas (Dr. Ian J. Kitching, *Natural History Museum of London*). A nomenclatura e classificação foram baseadas em Kitching & Cadiou (2000).

Flora esfingófila

A partir de uma listagem prévia da flora de Angiospermas da EEP (Rosa, 2005), foi definido um conjunto de espécies potencialmente esfingófilas da área. Estas espécies foram classificadas através da análise de morfologia floral (observações de flores no campo e em exemplares

herborizados), tipo de recurso que oferecem e observações diretas de visitantes no campo. Os critérios adotados para a classificação das plantas esfingófilas seguiram Haber & Frankie (1989) e para a classificação botânica seguiram o sistema APG II (APG, 2003). A fenologia de floração destas espécies foi determinada pela observação direta no campo, dados de literatura e pela análise de exsicatas coletadas na área de estudos e depositadas no herbário do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia (HUFU). Além dos dados de fenologia do material herborizado também foram tomadas medidas morfométricas do comprimento das estruturas florais que restringem o acesso ao néctar pelos visitantes, tais como, tubo da corola, cálcares e conjunto de estames. Para as flores tubulares e flores estaminadas estas medidas foram tomadas desde a base do receptáculo floral até a extremidade da flor (abertura do tubo da corola ou altura dos estames e pistilos). Já no caso de flores calcaradas estas medidas foram feitas a partir do ápice do calcar até sua região de abertura na flor. Daqui em diante no presente trabalho, o estas três estruturas (calcar, tubo da corola e conjunto de estames) serão designadas apenas como tubos florais.

A determinação das espécies vegetais efetivamente visitadas pelos esfingídeos foi feita através da análise da carga polínica presente no corpo das mariposas coletadas. A análise de pólen foi utilizada por se tratar da técnica mais prática para se caracterizar as plantas visitadas por esfingídeos (Kislev *et al.*, 1972; Haber & Frankie, 1989; Darroult & Schlindwein, 2002). Nesta análise só foram utilizadas as mariposas coletadas durante o período de 2003 e 2004 e nos dois meses adicionais do ano de 2005. O pólen foi retirado do corpo de cada mariposa sob estéreo-microscópio e com auxílio de cubos de gelatina glicerizada de Kisser (Kearns & Inouye, 1993). Este material foi colocado sobre lâmina histológica e tratado sob acetólise lática – ACLAC 60 (Raynal & Raynal, 1971). Em seguida as probóscides foram extraídas com pinças e lavadas sobre uma lâmina histológica também em solução de ACLAC 60.

Para auxiliar as identificações dos tipos polínicos encontrados no corpo dos visitantes foi montado um laminário de referência de pólen das plantas previamente classificadas como potencialmente esfingófilas (*sensu* Haber & Frankie, 1989). Para este fim foram coletadas anteras

de flores e de botões florais de material herborizado ou de plantas coletadas diretamente no campo. Este pólen foi tratado sob acetólise de Erdtman (Erdtman, 1960) para a montagem de lâminas permanentes. As lâminas foram depositadas no Laboratório de Morfologia Vegetal e Imagens (LAMOVI – IB/UFU). Além das comparações com o laminário de referência confeccionado para este propósito, as identificações dos tipos polínicos também foram checadas no laminário polínico da Fundação Ezequiel Dias (FUNED – Belo Horizonte, Minas Gerais) e na literatura especializada (Salgado-Labouriau, 1973; Roubik & Moreno, 1991).

Nestas análises não foi quantificado o número de grãos de pólen presente em cada indivíduo. Apenas foi identificada a presença de grãos de pólen de determinada espécie de planta por espécie de esfingídeo dentro de cada mês de coleta. Porém, de forma a minimizar os efeitos de contaminação, foram desconsideradas observações de tipos polínicos únicos ou tipos polínicos em quantidades muito pequenas (menos de 10 grãos por indivíduo).

Análises

Baseando-se nos dados das análises polínicas, que retrataram as interações entre as plantas esfingófilas e a fauna de esfingídeos durante o período de estudos na EEP, foi montada a matriz de interações entre ambos os grupos e calculado o nível de aninhamento desta matriz. Este nível de aninhamento foi obtido pelo cálculo do valor da temperatura da matriz (T), que é uma medida do quanto uma matriz binária (ausência / presença) difere de um aninhamento perfeito (Atmar & Patterson, 1993). Sendo que, o valor de T pode variar entre 0° (matriz perfeitamente aninhada) e 100° (matriz perfeitamente não aninhada). Seguindo Bascompt *et al.* (2003) o nível de aninhamento N , foi definido como $N = (100 - T / 100)$, onde valores próximos de 1 indicam alto nível de aninhamento e valores próximos de 0 indicam a ausência de aninhamento.

Para calcular a significância do aninhamento N , foram utilizados dois modelos nulos de acordo com Bascompt *et al.* (2003). O modelo nulo 1 assume que cada par de espécie de esfingídeo e de planta aleatoriamente ordenado, interage numa probabilidade constante P , onde P é a

conectância, ou seja, a proporção de interações observada na rede de interações. Portanto, esse modelo testa se o valor de N observado é maior do que o esperado para redes de interações aleatórias com um número similar de interações. Já o modelo nulo 2 testa se o valor de N observado é maior do que o esperado para redes de interações com heterogeneidade similar de interações entre espécies (veja detalhes em Bascompt *et al.*, 2003). A rede interações obtida foi comparada com 1000 replicações geradas para cada modelo nulo. Todas as análises de aninhamento foram realizadas com auxílio do software “ANINHADO” (Guimarães & Guimarães, 2006).

Para testar a hipótese de ajustamento ecológico, as análises das relações morfológicas entre esfingídeos e plantas foram realizadas conforme Agosta & Janzen (2005). Para estas análises foram utilizadas todas as espécies coletadas que compuseram a fauna de esfingídeos (Amorim *et al.*, no prelo) e a flora de plantas potencialmente esfingófilas (tabela 1) da EEP. A normalidade da distribuição do comprimento das probóscides dos esfingídeos e dos tubos florais das plantas esfingófilas foi testada pela análise de Shapiro-Wilk (W). O valor de assimetria da distribuição ($G1$) foi calculado para cada caso. Já para testar a hipótese de correspondência morfo-fenológica na distribuição dos comprimentos dos tubos florais e das probóscides dos esfingídeos (ajustamento fenológico), foram calculadas as médias mensais dos comprimentos dos tubos florais e das probóscides. Em seguida, foi testado se existiam diferenças e/ou correlações entre esses valores através do teste de Mann-Whitney (U) e do coeficiente de correlação de Pearson, respectivamente.

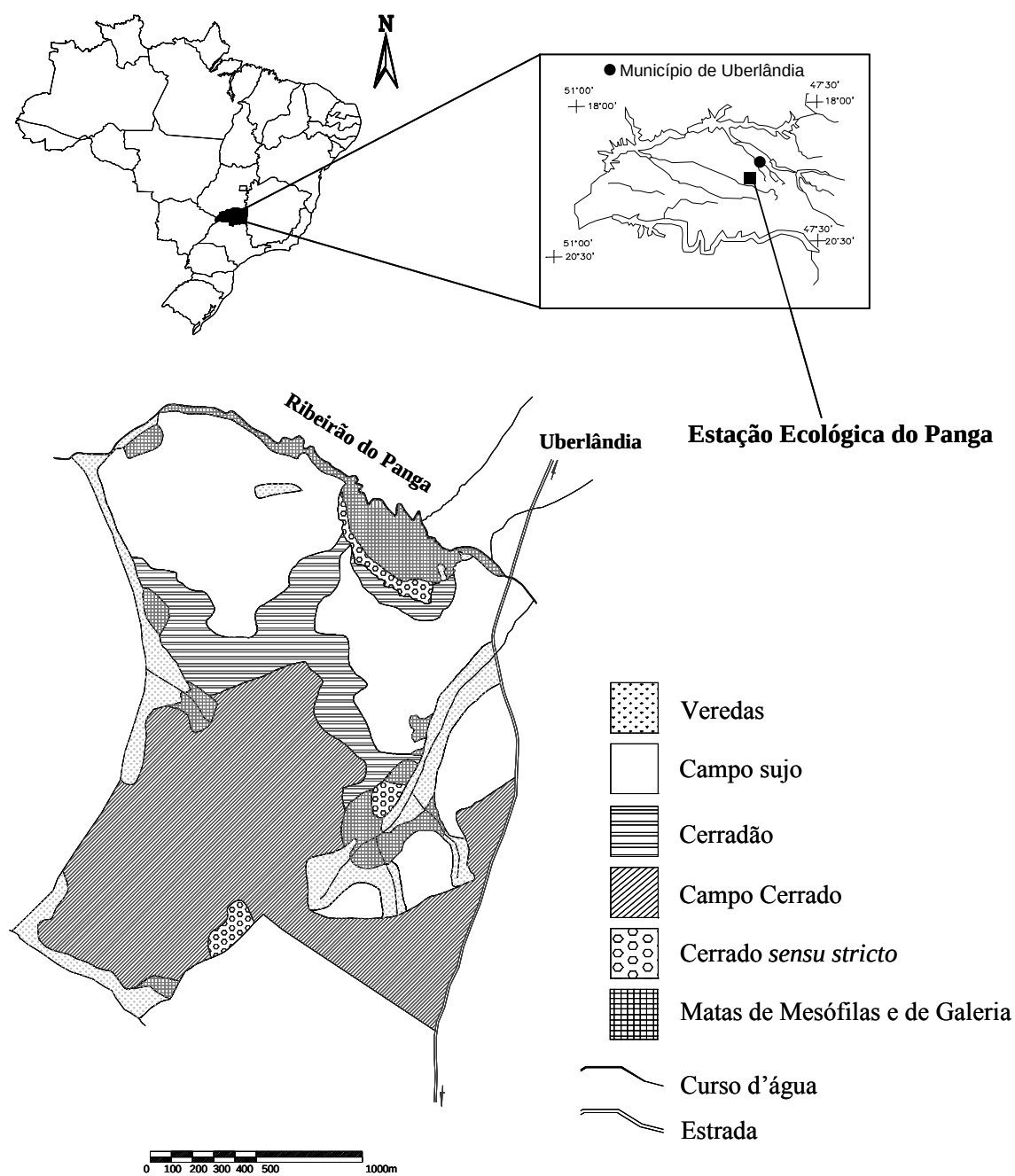


Figura 1 Localização da Estação Ecológica do Panga (EEP) e suas principais fisionomias vegetais.

Mapa básico da EEP editado por Edivani Cardoso da Silva.

RESULTADOS

Flora esfingófila

Ao todo foram encontradas 46 espécies cujas características florais, tais como morfologia, período de antese, produção e tipo de odores florais, assim como, tipo de recursos se adequavam à síndrome da esfingofilia (tabela 1). Estas espécies estavam distribuídas em 29 gêneros e 12 famílias. Apocynaceae foi a família mais representativa com 11 espécies em oito gêneros, incluindo duas espécies do gênero *Macrosiphonia* com flores de tubos hipocrateriformes com mais de 12 cm de comprimento. As espécies esfingófilas se distribuíram em várias fisionomias vegetais componentes do mosaico de ecossistemas que formam o bioma Cerrado (figura 1). Estas variaram desde formações úmidas e campestres até formações florestais densas como Mata de Galeria e Mata Mesofítica (tabela 1). O hábito de vida predominante entre as plantas esfingófilas foi o arbóreo, seguida pelo herbáceo. Porém, foram observadas várias espécies de trepadeiras, de arbustos e arvoretas (tabela 1).

A maioria das espécies, cerca de 60%, apresentou flores tubulares e desta aproximadamente 56% apresentou tubo hipocrateriforme, ou seja, tubo floral longo e estreito com abertura suficiente para entrada apenas do aparelho bucal do visitante. Porém, flores com morfologia do tipo pincel (com um conjunto denso de estames), também foram muito frequentes entre as espécies esfingófilas observadas (tabela 1). O pico de floração das espécies esfingófilas na área ocorreu no final da estação seca e se estendeu até os últimos meses da estação chuvosa (tabela 1). Todavia, a floração das plantas esfingófilas se estendeu durante todo o ano, ao longo do qual puderam ser observadas pelo menos cinco espécies floridas em cada mês. Os meses nos quais ocorreram os picos de florescimento das espécies esfingófilas também coincidiram com o período de maior riqueza de esfingídeos na EEP (figura 2). Os esfingídeos por sua vez, tiveram sazonalidade bem mais acentuada do que as plantas esfingófilas na área. Durante os meses mais secos a riqueza de espécies de esfingídeos na EEP apresentou diferenças mais discrepantes em relação aos meses chuvosos do

que o observado para as plantas esfingófilas da área (figura 2; mas para maiores detalhes da fenologia de esfingídeos na EEP, veja Amorim *et al.*, no prelo), que apresentaram um número mais constante de espécies floridas ao longo de todo ano.

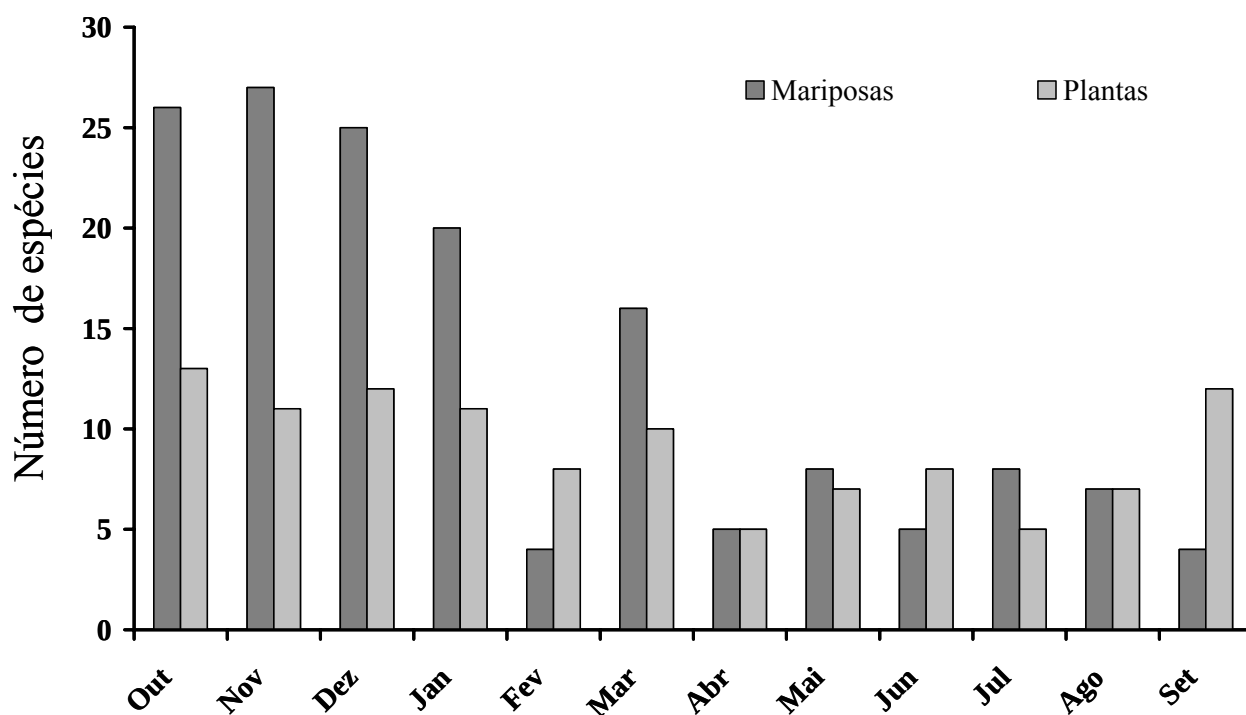


Figura 2 Riqueza de esfingídeos e plantas esfingófilas ao longo do ano em área de Cerrado.

Tabela 1 Fenologia de floração, habitat, tipo floral (*sensu* Faegri & van der Pijl 1980) das espécies que compõem a flora de plantas esfigófilas em área de Cerrado no Triângulo Mineiro.

	Família	Meses de Floração (**)												Morfologia	Forma de	Formação
		Estação Chuvosa						Estação Seca								
		O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S			
														Floral	Vida	Vegetal
Caryocar brasiliensis A.St.-Hil.	CARY	**											**	PINCEL	ARV	CE
Posoqueria latifolia Roem. & Schult.	MALV	**											**	TUB HIP	ARV	MG
Inga laurina (Sw.) Willd.	FABA	**										**	**	PINCEL	ART/ARV	MM/MG
Macrosiphonia petrea Müell. Arg.	APOC	**												TUB HIP	ERV	CS
Cestrum schlechtendalii G.Don.	SOLA	**												TUB HIP	SUB	VE
Hancornia speciosa Gomes	APOC	**	**											TUB HIP	ARV	CE
Hymenaea stignocarpa Mart.	FABA	**	**											ESTAM	ARV	CE/CD
Guettarda viburnoides Cham. & Schltdl.	RUBI	**	**											TUB HIP	ART/ARV	CS/CD/MM
Rudgea viburnoides Benth.	RUBI	**	**											TUB HIP	ARB/ART	CD/VE
Inga vera Willd.	FABA	**	**									**	**	PINCEL	ARV	MM/MG
Macrosinphonía longiflora Müell. Arg.	APOC	**	**	**									**	TUB HIP	ERV	CS/CE
Mandevilla illustris (Vell.) Woodson.	APOC	**	**	**										TUB INF	ERV/SUB	CS
Tocoyena formosa Schum. & Schlecht	RUBI	**	**	**										TUB HIP	ART	CE/CD
Himatanthus obovatus Müell. Arg.	APOC		**	**	**									TUB HIP	ART	CE
Mandevilla velutina (Mart) Woodson	APOC		**	**	**									TUB INF	ERV/SUB	CE/CS
Qualea grandiflora Mart.	VOCH		**	**	**									CALCAR	ARV	CE/CD
Bauhinia holophylla (Bong.) Steud.	FABA		**	**	**	**	**	**						ESTAM	SUB/ARB	CE/CS
Ipomoea procumbens Mart.	CONV			**										TUB INF	SUB	VE
Hymenaea courbaril L. Var.	FABA			**	**									ESTAM	ARV	MM
Luehea divaricata Mart.	MALV			**	**	**	**							PINCEL	ARV	MG
Merremia tomentosa (Choisy) Hallier	CONV			**	**	**	**						**	TUB INF	SUB/ARB	CS/CE/VE
Ipomoea procurrens Meisn.	CONV			**	**	**	**	**						TUB INF	ERV	CS/VE
Rhabdadenia pohlii Müell. Arg.	APOC				**									TUB INF	ERV	VE
Ruellia humilis Nutt.	ACHA				**								**	TUB INF	ERV	CS
Schubertia grandiflora Mart. & Zucc.	APOC				**	**	**							TUB INF	TRE	VE/MM
Prestonia coalita Vell.	APOC					**	**							TUB HIP	TRE	MM/CD
Prestonia lindmanii Müell. Arg.	APOC					**	**							TUB HIP	TRE	CE/CD
Habenaria glazioviana Kraenzl.	ORCH					**	**	**						CALCAR	ERV	CU/VE
Merremia cissoides (Lam.) Hall. f.	CONV						**							TUB INF	ERV/TRE	CS
Lafoensia pacari St. Hil.	LYTH						**	**	**	**				PRATO	ARV	CE
Odontadenia hypoglauca (Stadelm.) M. A.	APOC							**					**	TUB INF	TRE	CE
Ruellia puri Mart.	ACHA								**					TUB HIP	ERV	MG/MM
Merremia contorquens Hallier f.	CONV								**					TUB INF	ERV	CD
Pseudobombax tomentosum Mart. & Zucc.	MALV								**					PINCEL	ARV	CE/CD/MM
Habenaria nuda Lindl.	ORCH								**	**				CALCAR	ERV	VER
Cestrum megalophyllum Dunal.	SOLA								**	**				TUB HIP	SUB/ARB	MM/MG
Luehea grandiflora Mart. & Zucc.	MALV								**	**	**	**	**	PINCEL	ART/ARV	CD/MM/MG
Ipomea villosa Meisn.	CONV									**	**			TUB INF	TRE	CS
Bauhinia unguolata Linn.	FABA									**	**			ESTAM	ARV	MM/MG
Salvertia convallariodora A.St.-Hil.	VOCH									**	**			CALCAR	ARV	CE/CD
Bauhinia brevipes Vog.	FABA									**	**	**		ESTAM	SUB/ARB	CE/CS
Inga alba Willd.	FABA											**		PINCEL	ART/ARV	MG
Pseudobombax longiflorum Mart. & Zucc.	MALV											**		PINCEL	ARV	CU/CE
Faramea cyanea Müell. Arg.	RUBI											**	**	TUB HIP	ARV	MM/MG
Brunfelsia obovata Benth.	SOLA												**	TUB HIP	SUB/ARB	VE
Couepia grandiflora Mart. & Zucc.	CHRY												**	PINCEL	ARV	CE

PINCEL (flores com conjunto de estames numerosos); ESTAM (flores predominantemente estaminadas, porém, com conjunto de estames pouco denso); PRATO (flores abertas); TUB HIP (flores tubulares hipocrateriformes, tubos da corola estreitos com pequenas aberturas); TUB INF (flores tubulares infundibuliformes ou em forma de sino). ERV (ervas); SUB (subarbustos); ARB (arbustos); TRE (trepadeiras); ART (arvoretas); ARV (árvores). VE (vereda); CU (campo úmido); CS (campo sujo); CE (cerrado *stricto sensu*); CD (cerradão); MM (mata mesófila); MG (mata de galeria). Achantaceae (ACHA); Apocynaceae (APOC); Caryocaraceae (CARY); Convolvulaceae (CONV); Fabaceae (FABA); Lythraceae (LITH); Malvaceae (MALV); Rubiaceae (RUBI); Sapindaceae (SAPI), Solanaceae (SOLA); Vochysiaceae (VOCH).

Relações com a fauna de esfingídeos

Entre os anos de 2003 e 2005 foram coletados ao todo 389 esfingídeos pertencentes a 46 espécies, para os quais foi feita análise da carga polínica aderida no corpo e/ou aparelho bucal. Desses, um total de 316 indivíduos (80%) e 40 espécies (87%) apresentaram cargas de pólen aderidas principalmente na probóscides, asas e abdômen. Os grãos presentes na região das asas e abdômen foram derivados principalmente de espécies com flores com morfologia do tipo pincel (figura 3 A e B), como no caso de *Inga vera* (Fabaceae). Já os tipos polínicos predominantes na probóscide eram originados em sua maior parte de espécies com flores tubulares (figura 3 C - E), como *Tocoyena formosa* (Rubiaceae).

O número de espécies esfingófilas visitadas por espécie de esfingídeo variou de um a 20 (Figura 4). Porém, a maior parte das espécies de esfingídeos (65%) visitou entre uma e cinco espécies de plantas esfingófilas ao longo do ano, das quais 30% visitaram entre seis e 10 espécies e apenas 5% visitou mais de 10 espécies. As análises polínicas apontaram 29 espécies sendo visitadas pelos esfingídeos na área (tabela 2). Destas, cinco espécies não puderam ser identificadas. Entre as plantas visitadas foi observado com relativa abundância o pólen de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae), uma espécie esfingófila exótica que cresce e invade áreas úmidas de Cerrado em toda a região. *Vochysia cinnamomea* (Vochysiaceae), uma espécie de flores amarelas calcaradas, porém não classificada como potencialmente esfingófila, foi muito comumente visitada por todos os indivíduos de espécies de esfingídeos de hábito diurno a crepuscular, como os do gênero *Aellopos*.

De forma geral, baseado nos dados de amplitude das probóscides dos esfingídeos, a maioria das plantas (que por sua vez possuem tubos florais curtos) não mostrou grande especificidade em termos das mariposas visitantes (tabela 2). A teia de interações entre esfingídeos e plantas apresentou um padrão altamente aninhado com valor de $N = 0,89$ (*sensu* Bascompte *et al.*, 2003). Esta teia de interações foi significativamente mais aninhada do que o esperado em interações aleatórias (modelo nulo 1, $P < 0,001$) ou pelas diferenças no número de interações entre as espécies (modelo nulo 2, $P < 0,001$). Isto significa que existe de um grupo core de espécies generalistas interagindo umas com as outras e um outro grupo de espécies mais especializadas, que interagem apenas com um subconjunto das espécies mais generalistas (figura 5).

Tabela 2 Espécies esfingófilas visitadas pela fauna de esfingídeos em área de Cerrado. Estas espécies foram definidas através da análise da carga polínica das mariposas coletadas na EEP.

Espécies	Comprimento médio $\pm$ DP da flor (cm) / Nº flores	Número de Esfingídeos		Comprimento da Probóscide (cm)	
		Espécies	Indivíduos	Médiana	Amplitude
ACHANTACEAE					
<i>Ruellia humilis</i> Nutt.	3.79 $\pm$ 0.09 / 5	2	3	6.46	3.18 - 9.73
APOCYNACEAE					
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	3.19 $\pm$ 0.25 / 10	5	22	5.76	3.55 - 9.73
<i>Mandevilla illustris</i> (Vell.) Woodson.	3.12 $\pm$ 0.20 / 10	3	4	4.76	2.93 - 7.53
<i>Schubertia grandiflora</i> Mart. & Zucc.	2.14 $\pm$ 0.12 / 10	3	4	5.95	2.93 - 9.19
CARYOCARACEAE					
<i>Caryocar brasiliensis</i> A.St.-Hil.	5.02 $\pm$ 0.73 / 10	23		5.65	2.46 - 12.63
CONVOLVULACEAE					
<i>Merremia tomentosa</i> (Choisy) Hallier	1.93 $\pm$ 0.37 / 5	2	6	4.41	3.18 - 5.64
<i>Ipomea villosa</i> Meisn.	3.12 $\pm$ 0.35 / 5	2	5	2.60	2.02 - 3.18
FABACEAE					
<i>Bauhinia brevipes</i> Vog.	4.07 $\pm$ 0.37 / 10	4	11	4.45	2.93 - 7.53
<i>Bauhinia holophylla</i> (Bong.) Steud.	7.21 $\pm$ 0.45 / 10	5	18	4.98	2.51 - 9.19
<i>Bauhinia unguolata</i> Linn.	3.59 $\pm$ 0.36 / 10	1	2	2.93	-
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	1.03 $\pm$ 0.23 / 10	5	13	5.15	3.35 - 9.73
<i>Inga vera</i> Willd.	5.23 $\pm$ 0.59 / 10	29	113	4.76	2.00 - 9.87
LYTHRACEAE					
<i>Lafoensia pacari</i> St. Hil.	5.52 $\pm$ 0.57 / 10	10	27	4.08	2.02 - 8.44
MALVACEAE					
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	1.71 $\pm$ 0.13 / 10	8	21	4.87	2.02 - 9.19
<i>Pseudobombax tomentosum</i> Mart. & Zucc.	10.05 $\pm$ 1.0 / 5	3	7	3.10	2.82 - 3.55
RUBIACEAE					
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltdl.	3.84 $\pm$ 0.30 / 10	22	63	4.43	1.50 - 9.73
<i>Tocoyena formosa</i> Schum. & Schlecht	9.84 $\pm$ 0.87 / 10	10	44	4.29 - 7.97	4.29 - 12.63
SAPINDACEAE					
<i>Serjania erecta</i> Radlk.	0.29 $\pm$ 0.04 / 10	9	27	4.42	2.51 - 9.73
SOLANACEAE					
<i>Cestrum megalophyllum</i> Dunal.	1.24 $\pm$ 0.15 / 10	2	5	3.24	2.93 - 3.55
<i>Cestrum schlechtendalii</i> G.Don.	2.11 $\pm$ 0.11 / 10	2	4	5.52	2.89 - 8.15
VOCHYSIACEAE					
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	3.77 $\pm$ 0.29 / 10	17	37	5.20	2.02 - 9.87
<i>Salvertia convallariodora</i> A.St.-Hil.	2.08 $\pm$ 0.32 / 10	8	24	4.00	2.02 - 8.15
<i>Vochysia cinnamomea</i> Pohl.	0.73 $\pm$ 0.14 / 10	3	3	2.34	1.82 - 2.91
ZINGIBERACEAE					
<i>Hedychium coronarium</i> J. König.	8.48 $\pm$ 0.68 / 10	2	7	7.46	9.19 - 9.73
Não indentificadas					
sp 1	-	6	10	4.22	2.51 - 9.19
sp 2	-	5	7	3.58	2.93 - 4.29
sp 3	-	3	5	5.28	2.93 - 9.73
sp 4	-	2	5	3.37	3.18 - 3.55
sp 5	-	1	3	2.93	-

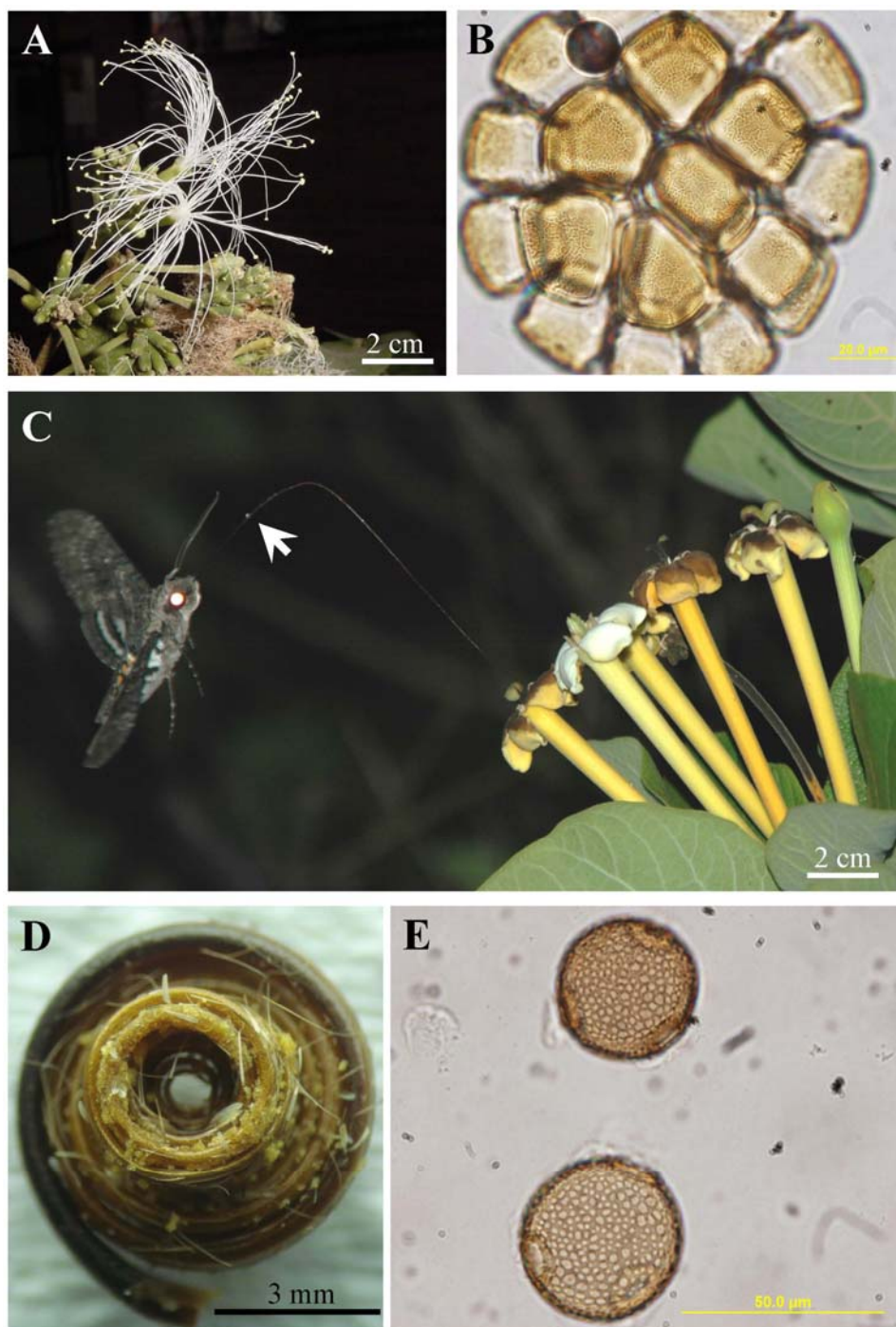


Figura 3 Morfologia floral e tipos polínicos de duas espécies esfingófilas de Cerrado. A) Flor de *Inga vera* (Fabaceae), morfologia do tipo pincel. B) Fotomicrografia da políade acetolisada de *I. vera*. C) Esfingídeo de longa probóscide *Manduca sexta* visitando flores de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae), de morfologia tubular hipocrateriforme. Note (seta) a presença de uma massa de pólen já aderida à probóscide da mariposa. D) Probóscide seccionada de *M. sexta* mostrando em detalhe a massa de pólen aderida (grumo de cor amarelada). E) Fotomicrografia dos grãos de pólen acetolisados de *T. formosa*. Fotos: F.W. Amorim.

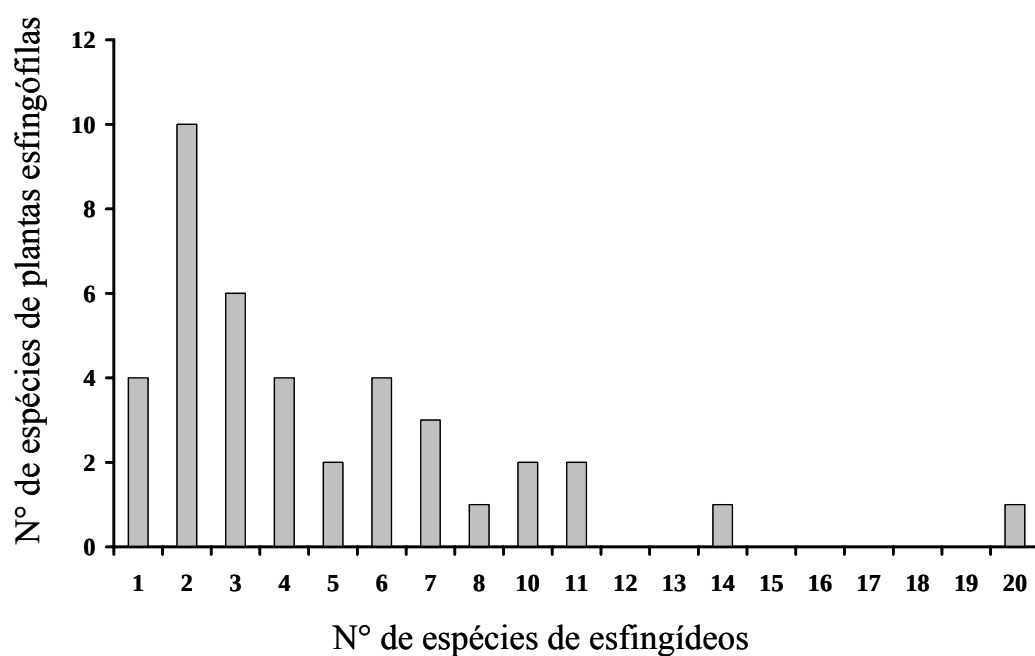


Figura 4 Distribuição do número de espécies de plantas visitadas por espécie de esfingídeo em área de Cerrado. Dados obtidos através da análise da carga polínica presente nas mariposas coletadas na área.

Associações morfológicas e fenológicas

Tanto a distribuição do comprimento das probóscides dos esfingídeos ($N = 51$; $W = 0,899$; $P < 0,01$; $G1 = 2,085$; EP de $G1 = 0,333$), quanto a dos tubos florais das plantas esfingófilas ($N = 46$; $W = 0,789$; $P < 0,01$; $G1 = 1,630$; EP de $G1 = 0,350$), apresentaram desvios significativos da normalidade com assimetria ($G1$) enviesada para direita (Figura 6). Os valores das médias em ambos os grupos também foram muito similares, assim como, os valores de desvio padrão (tabela 3). Este padrão mostra existência de uma correspondência a nível de comunidade na distribuição dos comprimentos dos tubos florais das plantas esfingófilas e do aparelho bucal do seu grupo de polinizadores, o que confirma a hipótese de ajustamento ecológico entre esfingídeos e plantas (Figura 6).

Quando foram comparadas as distribuições das médias mensais dos comprimentos das probóscides dos esfingídeos e das flores das plantas esfingófilas foi verificado que ambos não diferiram entre si (Mann-Whitney $U = 56,000$; $GL = 22$; $P = 0,355$). Estas distribuições de médias mensais tiveram correlação significativamente positiva ($r = 0,628$; $GL = 10$; $P = 0,028$; figura 7). Tais observações indicam que apesar das espécies de esfingídeos com probóscides mais longas serem capazes de acessar o néctar em praticamente todas as plantas esfingófilas na comunidade, sua ocorrência está positivamente correlacionada com o período de floração das espécies esfingófilas com tubos florais também mais longos (figura 3 C e 7). Neste sentido, os dados sugerem que além de uma correspondência a nível de comunidade, também existe uma correspondência morfo-fenológica na distribuição ao longo do ano dos esfingídeos com comprimentos mais longos de probóscide e da floração das plantas esfingófilas com tubos florais também mais longos. Este resultado confirma a hipótese de ajustamento fenológico entre plantas e esfingídeos.

Tabela 3 Estatística descritiva dos valores de comprimento das probóscide e das peças florais de esfingídeos e de plantas esfingófilas no Cerrado. A distribuição dos valores está plotada na Fig. 4.

	Número de espécies	Média	DP	Mediana	Valor mín.	Valor máx.
Comprimento das probóscides (cm)	51	4,88	3,28	4,29	1,39	19,2
Comprimento das peças florais (cm)	46	4,34	3,51	3,25	0,66	14,32

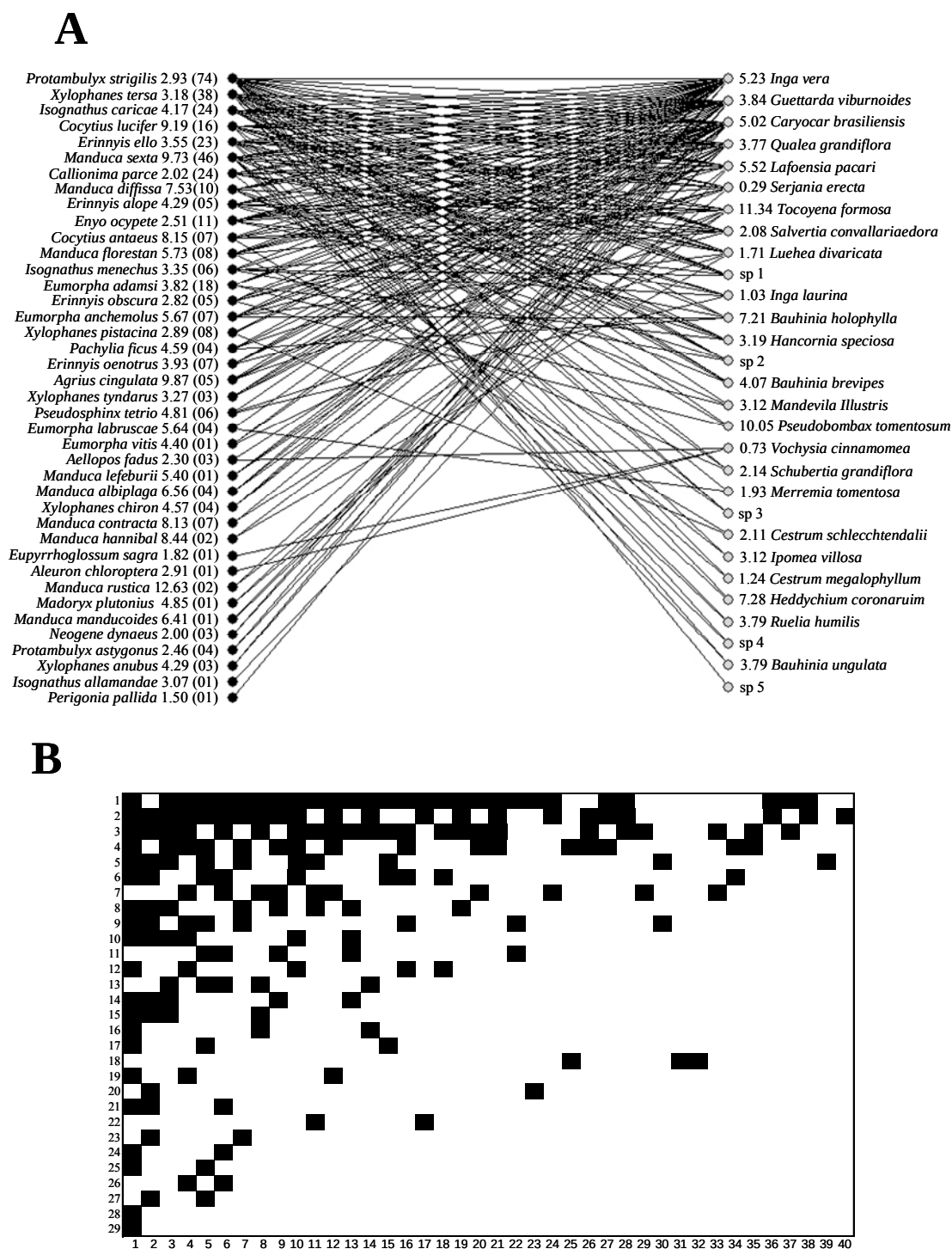


Figura 5 Rede (A) e matriz (B) de interações mutualísticas da comunidade de plantas esfingófilas (círculos claros e linhas) e esfingídeos (círculos pretos e colunas) do Cerrado no Triângulo Mineiro. Os dados são binários e as linhas entre um par de espécies, assim como, os espaços preenchidos pelos quadrados negros representam as interações. A sequência numérica em ordem crescente nas linhas (plantas) e colunas (esfingídeos) da matriz de interações representa as espécies presentes na rede de interações seguindo a sequência de espécies do topo (espécies com mais interações) até a base (espécie com menos interações) da rede descrita. Os números entre parênteses ao lado de cada espécie de esfingídeo na figura A, indica a abundância destas mariposas. Os demais números representam o comprimento (cm) dos tubos florais das plantas e o tamanho (cm) das probóscides dos esfingídeos.

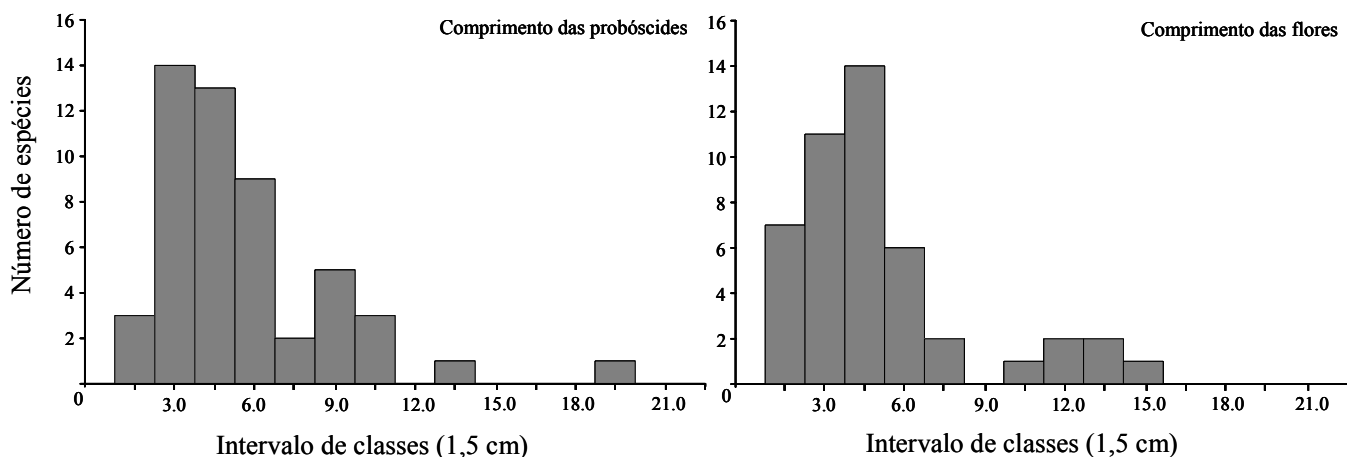


Figura 6 Distribuição dos comprimentos das probóscides e das peças florais dos esfingídeos e das plantas esfingófilas no Cerrado. A estatística descritiva de ambas as comunidades encontra-se na Tabela 3.

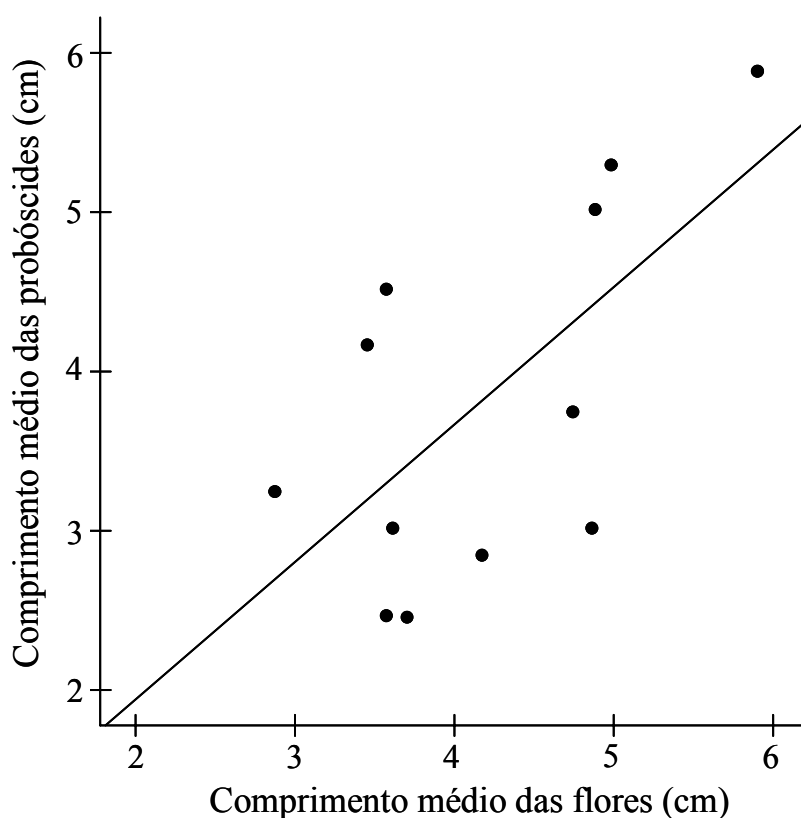


Figura 7 Relações entre as médias mensais dos comprimentos das probóscides dos esfingídeos e das flores das plantas esfingófilas no Cerrado. Note que há uma correlação significativamente positiva ($r = 0,628$; $P < 0,05$) entre a ocorrência de esfingídeos com probóscides mais longas e a floração espécies esfingófilas com tubos florais mais compridos.

DISCUSSÃO

Flora de plantas esfingófilas

A polinização por mariposas provavelmente é um dos sistemas mais comuns e menos estudados nos trópicos (Bawa, 1990). Poucos são os estudos disponíveis em outras comunidades tropicais para que sejam feitas comparações entre as proporções da ocorrência de polinização por mariposas, especialmente polinização por esfingídeos em separado. Revisão recente para a flora de Angiospermas da EEP, aponta a existência de cerca de 1100 espécies vegetais para a área de estudos (Rosa, 2005). Considerando as 46 espécies descritas na tabela 1, aproximadamente 4% do total da flora de Angiosperma da EEP pode ser definida como potencialmente esfingófila. Este valor é similar aos 3% reportados por Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988), em outra área de Cerrado no sudeste Brasil, aos 5% observados por Oliveira *et al.* (2004) para uma área de Cerrado na porção central do Brasil, e aos 8% observados na Costa Rica por Bawa *et al.* (1985). De forma geral, o bioma Cerrado apresenta um conjunto de sistemas de polinização e vetores tão diversificados quanto aqueles observados para outras áreas de florestas na região Neotropical (Oliveira & Gibbs, 2000).

A despeito de apenas 29 espécies (pouco mais de 60% do total apresentado na tabela 1) terem sido registradas efetivamente como visitadas pelos esfingídeos através das análises da carga polínica, os critérios utilizados para definir as espécies como potencialmente esfingófilas seguiram quase estritamente aqueles adotados por Haber & Frankie (1989), assim como algumas observações prévias da flora de plantas esfingófilas nos Cerrados brasileiros (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006). Através de análises polínicas similares, realizadas utilizando mais do que o dobro do número de mariposas analisadas no presente estudo, Haber & Frankie (1989) encontraram grãos de pólen de 27 espécies do total das 31 observadas como esfingófilas na área de floresta seca na Costa Rica. Na EEP, no entanto, não foram encontrados tipos polínicos de algumas das espécies esfingófilas mais especializadas que ocorrem

na área, como as duas espécies do gênero *Macrosiphonia* e *Posoqueria latifolia*, todas com cerca de 12 cm de tubo da corola. Além do fato destas espécies serem pouco abundantes na área, isto reforça o fato de que as análises de pólen realizadas no presente estudo foram baseadas numa amostra muito reduzida em comparação com outros trabalhos (Haber & Frankie, 1989), sendo talvez insuficientes para que todas as espécies esfingófilas da área, especialmente as mais raras, fossem registradas.

Desta maneira, os dados apresentados na tabela 1 representam o espectro das espécies visitadas por esfingídeos na área de estudo e a ausência de pólen de muitas destas espécies no corpo dos esfingídeos coletados é provavelmente resultado de subamostragem. É importante notar que algumas das espécies de plantas, inclusive aquelas especializadas mencionadas acima, constituem elementos raros na área. Como são visitadas e polinizadas por esfingídeos grandes, capturados em menor número e numa época específica do ano, é possível que a deficiência de amostragem afete principalmente a documentação efetiva destas interações mais raras. Mesmo em espécies mais comuns como *Tocoyena formosa* e *Qualea grandiflora*, a observação direta de visitas de esfingídeos tem sido esporádica, sugerindo que a documentação das interações entre mariposas e plantas depende de observações em bases contínuas e amostragens mais intensivas (Oliveira *et al.*; 2004).

Assim como observado em outras regiões tropicais (Kislev *et al.*, 1972; Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002), a flora esfingófila encontrada no Cerrado, possui espécies com características florais muito variadas. Sabe-se que apesar de serem definidos conjuntos de características específicas que definem a síndrome da esfingofilia (Baker, 1961; Proctor & Yeo, 1973; Faegri & van der Pijl, 1980), muitas espécies esfingófilas não possuem estas características básicas e, no entanto, são efetivamente polinizadas por esfingídeos (Kislev, *et al.*, 1972; Haber & Frankie, 1989). Na flora de plantas esfingófilas aqui apresentada, foram encontradas espécies com características clássicas que correspondem à síndrome da esfingofilia, como flores brancas, tubulares, antese noturna, nectaríferas e muito odoríferas. Entretanto, também foram encontradas

espécies com flores abertas ou que não produzem néctar ou mesmo em outras tonalidades como rosa e amarelo principalmente. Espécies esfingófilas não produtoras de néctar são comuns em algumas espécies da família Apocynaceae, como observado neste estudo para *Himatantus obovatus*. Nestas espécies a polinização tem sido reportada principalmente como ocorrendo por engodo (Haber, 1984; Schlindwein *et al.*, 2004).

Muitas espécies aqui caracterizadas como esfingófilas (*e.g.*: *Bauhinia unguolata*, *Caryocar brasiliensis*, *Hymenaea courbaril*, *Lafoensia pacari*, *Pseudobombax longiflorum*), são também polinizadas efetivamente por morcegos e consideradas primariamente como quiropterófilas (Sazima & Sazima, 1975; Haber & Frankie, 1989, Gribel & Hay, 1993; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Interessante notar que várias características de flores esfingófilas e quiropterófilas se sobrepõem, sendo que a polinização em algumas destas espécies pode ser realizada efetivamente por ambos os grupos. Entretanto, esfingídeos e morcegos podem apresentar preferências mais proeminentemente marcadas, quando se trata do tipo de açúcar predominante no néctar produzido pela flor (Baker & Baker, 1983). Sendo que morcegos parecem preferir néctares compostos por hexoses e aparentemente ignorarem aqueles compostos por sacarose, os quais representam o tipo de néctar preferido pelos esfingídeos (Haber & Frankie, 1989). Estas mariposas por sua vez são mais generalistas e apesar da preferência, podem visitar flores produtoras de ambos os tipos de néctar (Haber & Frankie, 1989).

Sazonalidade e relações com a fauna de esfingídeos

O Cerrado é um bioma com sazonalidade climática muito marcada e a atividade de sua biota está relacionada ao início da estação chuvosa, que para muitas espécies vegetais corresponde à estação mais propícia para os processos reprodutivos (Mantovani & Martins; 1988; Oliveira & Gibbs, 2000; Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Batalha & Mantovani, 2004). De forma geral, assim como observado na flora esfingófila, o pico de floração das espécies lenhosas de Cerrado é coincidente com a transição da estação seca para chuvosa, porém durante todos os meses do ano

pode-se observar a ocorrência de várias espécies em floração (Oliveira & Gibbs, 2000). A floração de muitas das espécies esfingófilas durante os meses mais secos do ano esteve relacionada principalmente ao tipo de habitat em que estas espécies ocorreram, como áreas de mata e outros ambientes úmidos tais quais as veredas (tabela 1). Porém, como em outros ecossistemas sazonais (Haber & Frankie, 1989), o período de maior riqueza de espécies esfingófilas florindo, na transição para a estação chuvosa, também correspondeu ao período de maior riqueza e abundância de esfingídeos na EEP.

Baseando-se no número de espécies de visitantes e na amplitude do comprimento de suas probóscides percebe-se que modo geral há pouca especialização na relação entre plantas e os esfingídeos. As análises polínicas revelaram que muitas espécies de plantas podem ser visitadas por várias espécies de esfingídeos, enquanto que uma única espécie de esfingídeo pode visitar várias plantas esfingófilas. Apenas algumas espécies com tubos florais muito longos e do tipo hipocrateriformes como no caso de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) conseguiram restringir a visita de grande parte dos esfingídeos, que em sua maioria possui probóscides relativamente curtas (entre 3,0 e 4,0 cm). Como já observado em outros estudos (Haber & Frankie, 1989; Darrault & Schlindwein, 2002) esfingídeos com probóscides longas são flexíveis em termos de uso de recursos, e neste sentido podem ser mais generalistas, que as espécies de probóscides curtas. De forma geral, generalizações nos sistemas de polinização são muito mais comuns do que sistemas que envolvem estrita especialização entre um par de espécies (Ollerton, 1996; Waser *et al.*, 1996; Johnson & Steiner, 2000; Olesen & Jordano, 2002; Thompson, 2005; Freitas & Sazima, 2006).

Por outro lado, as observações mostraram que ocorre uma correspondência morfo-fenológica entre esfingídeos e plantas, com a ocorrência de correlação positiva e significativa entre a frequência das classes de tamanho dos tubos florais e das probóscides em cada mês ao longo do ano (figura 7). Assim, não somente as chuvas estão associadas à maior frequência de esfingídeos e plantas esfingófilas floridas, mas também à floração de espécies esfingófilas com tubos florais mais

longos e a ocorrência de mariposas com probóscides também mais longas. Esta interrelação, no entanto, não parece implicar em relações estritas entre espécies de esfingídeos e as flores visitadas.

No Cerrado os esfingídeos apresentam uma distribuição marcadamente sazonal com razoável flutuação em sua composição faunística de ano para ano, que provavelmente ocorre devido a processos como ciclos migratórios de várias de suas espécies (Amorim *et al.*, no prelo). Dentro deste contexto, caso houvesse estrita especialização com uma única espécie de visitante, tais flutuações poderiam causar grande imprevisibilidade em termos do serviço de polinização para as plantas esfingófilas. Variações temporais no serviço de polinização, como provavelmente devem ocorrer em muitas plantas polinizadas por esfingídeos, tornam o estabelecimento de especializações (ocorrendo estritamente entre um par ou grupo pequeno de espécies) menos favorável (Waser *et al.*, 1996).

Todavia, é interessante notar que as duas espécies esfingófilas de distribuição mais ampla no bioma Cerrado, possuem tubos florais de comprimentos médios (*Qualea grandiflora*) a muito longos (*Tocoyena formosa*), os quais restringem o serviço de polinização aos esfingídeos com comprimento de probóscides equivalentes (figura 3 C). Sabe-se que ambas as espécies são auto-incompatíveis (veja Oliveira *et al.*, 2004) e necessitam, portanto, de transferência obrigatória de pólen entre indivíduos distintos para se reproduzirem sexuadamente. Oliveira *et al.* (2004) sugerem que plantas com distribuições muito amplas, principalmente aquelas dependentes de polinizações cruzadas, necessitem de um serviço de polinização mais eficiente. A maioria das espécies de esfingídeos analisada neste estudo também possui distribuições geográficas amplas além de possivelmente apresentarem ciclos migratórios, principalmente aquelas de grande porte e com longas probóscides (Amorim *et al.*, no prelo, mas veja Jazen, 1984; 1986; 1987). Logo, é possível que a relativa especialização destas plantas, inclusive com a floração ocorrendo nos meses em que aparecem os esfingídeos de probóscides mais longas, esteja relacionada à utilização destes esfingídeos de grande mobilidade, que possivelmente oferecem um melhor serviço de polinização do que aquelas espécies residentes e provavelmente mais generalistas.

Associações morfológicas e fenológicas

A correspondência encontrada nas distribuições dos comprimentos das probóscides e dos tubos florais de esfingídeos e plantas no Cerrado, confirma a hipótese de que neste ecossistema há um ajustamento ecológico a nível de comunidade entre ambos os grupos (*sensu* Janzen, 1985). Assim como observado na Costa Rica, os esfingídeos presentes no Cerrado possuem distribuições muito amplas na região Neotropical, sendo assim, o padrão que aqui emerge entre plantas e mariposas é decorrente de ajustamento ecológico (*sensu* Janzen, 1985) entre ambos os grupos não de um processo evolutivo *in situ* (Agosta & Janzen, 2005). Tal ajustamento possivelmente foi dirigido pelas interações mutualísticas entre este grupo de plantas e seu conjunto de polinizadores (Temeles & Kress, 2003, Agosta & Janzen, 2005; Martins & Johnson, 2007; Whittall & Hodges, 2007). Desta forma, tais resultados corroboram a predição feita por Agosta & Janzen (2005), de que este padrão seria evidente em outras comunidades, mesmo em maior escala espacial e evolutiva.

De acordo com a “hipótese de convergência em redes mutualísticas” (*sensu* Thompson, 2005), os mutualismos entre organismos de vida livre, como no caso de plantas e seus respectivos polinizadores, raramente favorecem a extrema especialização entre seus membros (Waser *et al.*, 1996, Ollesen & Jordano, 2002). Ao invés disto, seleções recíprocas entre tais organismos tendem a favorecer o surgimento de um conjunto de adaptações convergentes entre as espécies envolvidas em tais redes mutualísticas. Neste sentido, mesmo que a composição de espécies dentro destas redes mutualísticas mude geograficamente, o processo de coevolução tende a moldar estas redes dentro de padrões previsíveis (Thompson, 2005). Sugere-se que redes de interações mutualísticas locais entre plantas e seus polinizadores, como a apresentada neste estudo (figura 5), geralmente desenvolvam padrões aninhados do que compartimentalizados ou aleatórios (Bascompte *et al.*, 2003; Thompson, 2005). Logo, o padrão aninhado observado na EEP, assim como o ajustamento ecológico entre esfingídeos e plantas observado em áreas geograficamente distintas na região Neotropical, indicam que tais convergências são de fato muito comuns e previsíveis.

O aninhamento em redes de interações indica que há um grupo de espécies generalistas interagindo umas com as outras e um outro grupo de espécies mais especialistas que só interagem com aquelas mais generalistas (Bascompte *et al.*, 2003). No caso da relação entre esfingídeos e plantas no Cerrado, isto corresponderia aos esfingídeos de probóscides médias e longas interagindo com plantas de tubos florais médios e curtos (grupo de generalistas interagindo com generalistas). Num outro extremo, estariam as plantas com tubos florais muito longos interagindo com os esfingídeos com probóscides longas, assim como os esfingídeos de probóscides muito curtas que só são capazes de interagir com as flores com tubos florais tão curtos quanto (grupo de especialistas interagindo apenas com aquele subgrupo dos mais generalistas). Novamente, este arranjo da teia de interações corrobora a idéia de que os esfingídeos de probóscides longas podem ser mais generalistas e não especialistas em termos de hábitos alimentares (Nilsson *et al.*, 1987). Porém, além de restrições morfológicas, outros fatores ecológicos certamente podem ter influenciado o padrão observado, tais como a abundância e fenologia das espécies.

Os dados aqui apresentados mostram que convergências adaptativas entre plantas e seus polinizadores, também podem resultar em outros padrões, tais como ajustamentos fenológicos entre a comunidade de plantas e seus polinizadores (figura 7). Isto indica que houve um sincronismo temporal entre a floração das espécies esfingófilas mais especializadas (com tubos florais mais longos) e o aparecimento dos esfingídeos com probóscides também mais longas. Tal fato ocorre a despeito da capacidade morfológica, que os esfingídeos com probóscides mais longas possuem, de acesso ao néctar em todas as espécies que compõem a flora de plantas esfingófilas observada na área de estudos. Mas, se generalizações são mais comuns que especializações no sistema de polinização e os esfingídeos com longas probóscides teoricamente poderiam ter acesso ao néctar em espécies floridas durante todo o ano, que fator favoreceria o estabelecimento de tal ajustamento fenológico? Num outro extremo, a mesma questão poderia ser direcionada para as plantas, pois quais fatores favoreceriam a evolução de corolas excepcionalmente longas em alguns membros da flora de plantas esfingófilas, como observado no Cerrado e na Costa Rica?

Modelagens recentes (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2007), têm sugerido que competição entre os polinizadores por néctar pode resultar em repartição de recursos entre os membros de uma comunidade de visitantes florais. Na comunidade de esfingídeos no Cerrado, das 51 espécies analisadas neste estudo, pouco mais de 20% possuem probóscides maiores que 60,0 mm e pouco mais do que 15% apresentam probóscides maiores que 80,0 mm. Baseando-se nas coletas em armadilhas luminosas, os indivíduos pertencentes a estas espécies representam menos de um terço da abundância total de esfingídeos capturados. Padrão muito semelhante também foi observado na comunidade de esfingídeos da Costa Rica (Haber & Frankie, 1989). Por exemplo, a espécie de maior comprimento de probóscide (*Neococcytijs cluentius* com *ca.* de 200,0 mm) esteve representada por apenas um indivíduo em ambas as comunidades. Sabe-se que o comprimento da probóscide nos esfingídeos está diretamente relacionado com o porte corpóreo (Agosta & Janzen, 2005), e que quanto maior o porte do corpo, maiores são as necessidades energéticas e custo de forrageamento (Heinrich, 1983). Tubos florais curtos permitem visitas de praticamente todos os membros da fauna de esfingídeo, o que deve resultar em competição extrema por néctar entre estas mariposas. Desta forma, o estabelecimento de um ajustamento fenológico, como o aqui observado, poderia ter sido selecionado por parte dos esfingídeos de probóscides longas como uma estratégia para minimizar a competição com os outros membros de probóscides curtas da fauna. Estes membros por sua vez, representam a maioria das espécies e indivíduos, mas não têm capacidade de acesso ao néctar em flores longas.

Já pelo lado das plantas esfingófilas, a vantagem em evoluir estruturas florais excepcionalmente longas, estabelecendo assim relações mais estreitas com um curto espectro de espécies de visitantes dentro da fauna de esfingídeos, provavelmente estaria na ocorrência de maior fidelidade no serviço de polinização. De acordo com o “princípio do polinizador mais efetivo” (*sensu* Stebbins, 1970; mas veja modelagem matemática em Waser *et al.*, 1996), as plantas tendem a se especializar nos visitantes mais efetivos (*e.g.* aqueles que possuem maior fidelidade) e / ou mais abundantes. Em modelagem proposta por Rodríguez-Gironés & Santamaría (2007), a evolução

de estruturas florais longas seria favorecida por causar, em última instância, a partição de recursos entre os membros de probóscides longas e curtas na comunidade de mariposas visitantes. Por sua vez, tal alongamento seria rapidamente estabelecido por resultar num aumento da probabilidade de transferência de pólen coespecífico, em outras palavras, num aumento da fidelidade do serviço de polinização (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2007).

Em suma, é bem provável que o ajustamento fenológico observado na comunidade de esfingídeos e plantas esfingófilas no Cerrado, tenha sido selecionado por proporcionar benefícios mútuos para ambos os grupos. Apesar de não ter sido considerada nas análises apresentadas no estudo de Agosta & Janzen (2005), seria muito razoável que esta sincronia na fenologia entre esfingídeos e plantas também ocorresse naquela região. Como em redes de interações mutualísticas entre organismos de vida livre há possibilidade de elevado intercâmbio geográfico entre as espécies participantes, além de haver poucas restrições filogenéticas na composição de espécies destas redes (Thompson, 2005), é bem provável que tal padrão também possa se repetir em outras áreas no planeta.

CONCLUSÕES GERAIS

Na América Neotropical estudos a nível comunitário, relacionando esfingídeos e plantas esfingófilas estão restritos a poucos trabalhos (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1975 e Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006 para algumas espécies de Cerrado; Haber & Frankie, 1989 para comunidade de Floresta seca na Costa Rica; Darrault & Schlindwein, 2002 para comunidade do “Tabuleiro Paraibano”, área disjunta de Cerrado no litoral nordeste do Brasil). O presente estudo é uma nova contribuição para uma área core do bioma Cerrado, que tem sido tão pouco explorada para este grupo funcional de plantas e seus respectivos polinizadores.

A excepcional riqueza de esfingídeos observada num fragmento tão pequeno de Cerrado no Triângulo Mineiro, uma região categorizada como de significância extremamente alta para a conservação deste bioma (MMA, 2002), reforça a idéia de que são necessárias e urgentes a adoção de estratégias de manejo e conservação, mesmo das pequenas áreas remanescentes de Cerrado. Tanto a composição quanto a riqueza de espécies observada na área de estudos, dependem de uma dinâmica de fatores, que envolvem processos históricos aliado a um fluxo contínuo de espécies entre diferentes fragmentos ou mesmo diferentes habitats. Logo, a preservação dessas áreas é de fundamental importância para a manutenção desses processos.

A Estação Ecológica do Panga pode ser considerada como uma pequena ilha de Cerrado circundada por um “mar inóspito” de áreas de pastagens e sistemas agrícolas. Ainda assim, este estudo nos revela que esta área mantém processos ecológicos muito importantes, porém frágeis, para o funcionamento ecossistêmico. Por se repetir em largas escalas geográficas, o ajustamento ecológico entre esfingídeos e plantas, parece ser crucial para a equilíbrio da relação planta-polinizador na comunidade. Revelamos além da ocorrência de ajustamento ecológico entre esfingídeos e plantas, também há ajustamento fenológico. Tal ajustamento fenológico por sua vez, é dependente dos ciclos de migração dos esfingídeos de longas probóscides e de seu sincronismo com a floração das plantas esfingófilas mais especializadas. A perda de áreas de matas de galeria, que

constituem a única ponte entre os pequenos fragmentos que atualmente compõem a paisagem do Cerrado, poderia quebrar o intercâmbio das espécies de esfingídeos entre áreas e mesmo interferir em seus ciclos migratórios. Desta forma trazendo um prejuízo direto sobre os processos reprodutivos das plantas esfingófilas associadas.

As redes de interações mutualísticas entre esfingídeos e plantas sugerem que pode haver certa resiliência nestas interações. Esta resiliência é revelada pela presença de um grande grupo de espécies generalistas interagindo entre si, na medida em que a perda de uma ou outra não afetaria a dinâmica do grupo como um todo. Porém, as redes também podem sugerir que a presença de espécies mais especialistas (como aquelas xenógamas e com longos tubos florais e/ou menos abundantes) pode ser afetada diretamente pela perda de espécies mais generalistas (como os esfingídeos de longas probóscides e/ou mais abundantes). Isto ocorre, porque as espécies na base da teia de interações (mais especialistas) são capazes de interagir apenas com as espécies mais generalistas, ou seja, aquelas que ocupam o topo da teia de interações. Portanto, concluímos que a conservação desta pequena parcela de biodiversidade presente no bioma Cerrado, não está relacionada apenas com a conservação de suas espécies como unidades isoladas, mas sim, com a conservação dos processos ecológicos que propiciam a manutenção destas espécies neste “hotspot” global de biodiversidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTA, S. J., AND D. H. JANZEN (2005) Body size distributions of large Costa Rican dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *OIKOS*, **108**, 183-193.
- AMORIM, F. W.; ÁVILA-JR, R. S.; CAMARGO, A. J. A.; VIEIRA, A. L. & OLIVEIRA, P. E. (2008, no prelo). Hawkmoth (Lepidoptera, Sphingidae) assemblage in a Cerrado area of southeastern Brazil: seasonality and biogeographical associations. *Journal of Biogeography*.
- APG (2003) An update of the angiosperm phylogeny group. Classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **141**, 399-436.
- ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, **96**, 373-382.
- BAKER, H. G. (1961) The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quaternary Review of Biology*, **36**, 64-73.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. (1983) Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *Handbook of experimental pollination biology*. (ed. by C. E. Jones and R. J. Little), pp 117-141. Van Nostrand, New York, USA.
- BARBOSA, A. A. (1997) *Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia – MG*. Ph.D. Thesis – Universidade Estadual de Campinas, Brazil.
- 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 of the United States of America*, **100**, 9383-9387.

- BATALHA, M. A. & MANTOVANI, W. (2004) Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigande reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, **60**, 129-145.
- BAWA, K. S. (1990) Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 399-422.
- BAWA, K. S., PERRY, D. R. & BEACH, J. H. (1985) Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, **72**, 346- 456.
- BECK, J., KITCHING, I. J. & LINSÉNMAIR, K. E. (2006a) Effects of habitat disturbance can be subtle yet significant: biodiversity of hawkmoth-assemblages (Lepidoptera: Sphingidae) in Southeast-Asia. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 465–486.
- BECK, J., KITCHING, I. J. & LINSÉNMAIR, K. E. (2006b) Measuring range sizes of South-East Asian hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae): effects of scale, resolution and phylogeny. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 339–348.
- BECK, J., KITCHING, I. J. & LINSÉNMAIR, K. E. (2006c) Determinants of regional species richness: an empirical analysis of the number of hawkmoth species (Lepidoptera: Sphingidae) on the Malesian archipelago. *Journal of Biogeography*, **33**, 694–706.
- BECK, J., KITCHING, I. J. & LINSÉNMAIR, K. E. (2006d) Wallace's line revisited: has vicariance or dispersal shaped the distribution of Malesian hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, **89**, 455–468.
- BOND, W.J. (1994) Do Mutualisms Matter? Assessing the Impact of Pollinator and Disperser Disruption on Plant Extinction. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **344**, 83-90.
- BOURLIERE, F. & HADLEY, M. (1970) The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 125-152.

- BROWN JR., K. S. & FREITAS, A. V. L. (2000) Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica*, **32**, 934-956.
- BROWN JR., K. S. & GIFFORD, D. R. (2002) Lepidoptera in the Cerrado landscape and the conservation of vegetation, soil, and topographical mosaics. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. (ed. by P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp.201-222. Columbia University Press, New York.
- BROWN JR., K. S. & MIELKE, O. H. H. (1967a) Lepidoptera of the Central Brazil Plateau: I. Preliminary list of Rhopalocera: Introduction, Nymphalidae, Libytheidae. *Journal of the Lepidopterist's Society*, **21**, 77–106.
- BROWN JR., K. S. & MIELKE, O. H. H. (1967b) Lepidoptera of the Central Brazil Plateau: I. Preliminary list of Rhopalocera (continued): Lycaenidae, Pieridae, Papilionidae, Hesperidae. *Journal of the Lepidopterist's Society*, **21**, 145–168.
- BRUNET, J. & SWEET, H. (2006) Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution*, **60**, 234-246.
- BUCHMANN, S. L. & NABHAN, G. P. (1996) *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washington, D. C.
- BURNHAM, R. J. & GRAHAM, A. (1999) The history of Neotropical vegetation: New developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 546-589.
- CAMARGO, A. J. A. & BECKER, V. O. (1999) Saturniidae (Lepidoptera) from the Brazilian Cerrado: Composition and biogeographic relationships. *Biotropica*, **31**, 696-705.
- CAMARGO, A. J. A. (2001) Importância das Matas de Galeria para a conservação de lepidópteros do Cerrado. *Cerrado - Caracterização recuperação de Matas de Galeria*. (ed. by J. F. Ribeiro, C. E. L. D. Fonseca and J. C. Sousa-Silva). Empraba, Planaltina, DF.
- CAMARGO, A. J. A. (2004) Monitoramento da diversidade de mariposas (Lepidoptera) em áreas agrícolas. *Cerrado – Ecologia e caracterização*. (ed. by L.M.S. Aguiar and A.J.A. Camargo). Empraba, Planaltina, DF.

- CAVALCANTI, R. B. & JOLY, C. A. (2002) Biodiversity and conservation priorities in the Cerrado region. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. (ed. by P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp.351-367. Columbia University Press, New York.
- CHAO, A. & SHEN, T. J. (2003–2005). Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). User's Guide and application published at: <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- CHAO, A., CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K. & SHEN, T.-J. (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**, 148-159.
- CHAO, A., CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K. & SHEN, T.-J. (2006) Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, **62**, 361-371.
- COLE, M.M. (1960) Cerrado, Caatinga and Pantanal: The distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal*, **26**, 168-179.
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **345**, 101-118.
- COLWELL, R. K. (2006) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- COSTA, L. P. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, **30**, 71–86.
- CRUDEN, R.W.; KINSMAN, S.; STOCKHOUSE, R.E. & LINHART, Y.B. (1976) Pollination, fecundity and the distribution of moth- flowered plants. *Biotropica*, **8**: 204-210, 1976.
- D'ABRERA, B. (1986) *Sphingidae mundi. Hawkmoths of the World*. Faringdon, UK: E. W. Classey Ltd.

- DARRAULT, O. R. & SCHLINDWEIN, C. (2002) Esfingideos (Lepidoptera, Sphingidae) no tabuleiro paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**, 429-443.
- DARWIN, C. (1862) *On the various contrivances by which British and foreign are fertilized by insects*. Murray, London
- DICKS, L. V.; CORBET, S. A. & PYWELL, R. F. (2002) Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 32–43.
- DUARTE JR., J. A. & SCHLINDWEIN, C. (2005a) Riqueza, abundância e sazonalidade de Sphingidae (Lepidoptera) num fragmento de Mata Atlântica de Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**, 662-666.
- DUARTE JR., J. A. & SCHLINDWEIN, C. (2005b) The highly seasonal hawkmoth fauna (Lepidoptera: Sphingidae) of the Caatinga of northeast Brazil: a case study in the state of Rio Grande do Norte. *Journal of the Lepidopterist's Society*, **59**, 212-218.
- ERDTMAN, G. (1960) The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, **54**, 561-564.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1980) *The principles of pollination ecology*. New York: Pergamon Press.
- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R. & THOMSON, J. D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review in Ecology. Evolution and Systematics*, **35**, 375–403.
- FREITAS, L. & SAZIMA, M. (2006) Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**, 465-516.
- FURLEY, P. A. (1999) The nature and diversity of Neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 223-241.
- FUTUYMA, D. J. (1992) *Biologia evolutiva*. 2 ed. Ribeirão Preto: SBG / CNPq.

- GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.
- GOTTSBERGER, G. (1986) Some pollination strategies in Neotropical savannas and forests. *Plant Systematics and Evolution*, **152**, 29-45.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. (2006) *Life in the Cerrado a South American tropical seasonal ecosystem, Vol II*. Reta Verlag, Ulm.
- GRIBEL, R. & HAY, J. D. (1993) Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology*, **9**, 199-211.
- GUIMARÃES, P. R. & GUIMARÃES, P. (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, **21**, 1512-1513.
- GUSMÃO, M. A. B. & CREÃO-DUARTE, A. J. (2004) Diversidade e análise faunística de Sphingidae (Lepidoptera) em área de brejo e caatinga no Estado da Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **21**, 491-498.
- HABER, W. A. (1984) Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica*, **16**, 269-275.
- HABER, W. A. & FRANKIE, G. W. (1989) A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica*, **21**, 155-172.
- HEINRICH, B. (1975) Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**, 139-170.
- HEINRICH, B. (1983) Insect foraging energetics. *Handbook of experimental pollination biology*. (ed. by C. E. Jones and R. J. Little), pp 187-214. Van Nostrand, New York, USA.
- HEITHAUS, E. R. (1974) The Role of Plant-Pollinator Interactions in Determining Community Structure. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **61**, 675-691.
- JANZEN, D. H. (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, **13**, 271-282.
- JANZEN, D. H. (1983) *Costa Rica natural history*. Chicago. Univ. Chicago Press.

- JANZEN, D.H. (1984) Two ways to be a big tropical moth: Santa Rosa saturniids and sphingids. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, **1**, 85-139.
- JANZEN, D. H. (1985) On ecological fitting. *Oikos*, **45**, 308-310.
- JANZEN, D. H. (1986) Biogeography of an unexceptional place: What determines the saturniid and sphingid moth fauna of Santa Rosa National Park, Costa Rica, and what does it mean to conservation biology? *Brenesia*, **25/26**, 51-87.
- JANZEN, D. H. (1987) How moths pass the dry season in a Costa Rican dry forest. *Insect Science and its Applications*, **8**, 489-500.
- JANZEN, D. H. (1993) Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. *In Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. (ed. by N. E. Stamps and T. M. Casey), pp. 448-477. Chapman and Hall, New York.
- JERMY, T. (1999) Deep flowers for long tongues: a final word. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 34.
- JOHNSON, M. A., SARAIVA, P. M. & COELHO, D. (1999) The role of Gallery forests in the distribution of Cerrado mammals. *Revista Brasileira de Biologia*, **59**, 421-427.
- JOHNSON, S.D. & STEINER, E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 140-143.
- KATO, M. & INOUE, T. (1994) Origin of insect pollination. *Nature*, **368**, 195.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. (1993) *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, Colorado.
- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W. (1997) Pollinators, Flowering Plants, and Conservation Biology. *Bioscience*, **47**, 297-307.
- KEARNS, C. A., INOUE, D. W. & WASER, N. M. (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 83-112.
- KISLEV, M.E., KRAVITZ, Z. & LORCH, J. (1972) A study of hawkmoth pollination by a palinological analysis of the proboscis. *A Israel Journal of Botany*, **21**, 57-75.

- KITCHING, I. J. & CADIOU, J. M. (2000) *Hawkmoth of the world: an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae)*. Cornell University Press, Ithaca.
- KITCHING, I. J., LEDEZMA, J. & BAIXERAS, J. (2001) The Sphingidae of Bolivia (Insecta: Lepidoptera). *Gayana (Concepc.)*, **65**, 79-111.
- KLINK, C. A. & MACHADO, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, **19**, 707-713.
- KÖPPEN, W. (1948) *Climatologia*. Fondo de Cultura Econômica, México.
- LAROCA, S. & MIELKE, O. H. (1975) Ensaios sobre a ecologia de comunidade em Sphingidae na Serra do Mar, Paraná, Brasil (Lepidoptera). *Revista Brasileira de Biologia*, **35**, 1-19.
- McGARIAL, C., CUSHMAN, S. & STAFFORD, S. (2000) *Multivariate statistical for wildlife and ecology research*. Springer-Verlag, New York.
- MACEDO, R. H. F. (2002) The avifauna: Ecology, biogeography, and behavior. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. (ed. by P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp.242-265. Columbia University Press, New York.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F. R. (1988) Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, **11**, 101-112.
- MARQUIS, R. J., MORAIS, H. C. & DINIZ, I. R. (2002) Interactions among Cerrado plants and their herbivores: Unique or typical? *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. (ed. by P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp.306-328. Columbia University Press, New York.
- MARTINS, F. Q. & BATALHA, M. A. (2006) Pollination systems and floral traits in Cerrado woody species of the upper Taquari region (Central Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, **66**, 543-552.

- MARTINS, D.J. & JOHNSON, S. D. (2007) Hawkmoth pollination of aerangoid orchids in Kenya, with special reference to nectar sugar concentration gradients in the floral spurs. *American Journal of Botany*, **94**, 650-659.
- MEMMOTT, J. (1999) The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, **2**, 276–280.
- MMA (2002) *Ações prioritárias para conservação da biodiversidade do Cerrado e Pantanal*. MMA, Funatura, Conservation International, Fundação Biodiversitas & Universidade de Brasília, Brasília.
- MORÉ, M., KITCHING, I. J. & COCUCCI, A. A. (2005) *Hawkmoths of Argentina*. LOLA, Buenos Aires.
- MOTTA, C. S., AGUILERA-PERALTA, F. J. & ANDREAZZE, R. (1998) Aspectos da esfingofauna (Lepidoptera, Sphingiadae), em área de terra-firme, no estado do Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, **28**, 75-92.
- MOTTA, C. S. & XAVIER-FILHO, F. F. (2005) Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) do município de Beruri, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, **35**, 457-462.
- MYERS, N. & MITTERMEIER, R. A. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- NILSSON, L.A. (1988) Evolution of flowers with deep corola tubes. *Nature*, **334**, 147-149.
- NILSSON, L.A. (1998 a) Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 259-260.
- NILSSON, L.A. (1998 b) Deep flowers for long tongues: reply from L.A. Nilsson. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 509.
- NILSSON, L. A.; JONSSON, L.; RALISON, L. & RANDRIANJOHANY, E. (1987) Angraecoid orchid and hawkmoths in central Madagascar: Specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica*, **19**, 310–318.
- OLLERTON, J. (1996) Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology*, **84**, 767–769.

- OLESEN, J. M. & JORDANO, P. (2002) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, **83**, 2416-2424.
- OLIVEIRA, P.E. (1996) Dioecy in the Cerrado vegetation of central Brazil. *Flora*, **191**, 235-243.
- OLIVEIRA, P. E. & GIBBS, P. E. (2000) Reproductive biology of wood plants in a Cerrado community of central Brazil. *Flora*, **195**, 311-329.
- OLIVEIRA, P. E. & GIBBS, P. E. (2002) Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. (ed. by P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp.329-347. Columbia University Press, New York.
- OLIVEIRA, P. E., GIBBS, P. E. & BARBOSA, A. A. (2004) Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Systematics and Evolution*, **245**, 41-54.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & RATTER, J. A. (1995) A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distributions. *Edinburgh Journal of Botany*, **52**, 141-194.
- OLIVEIRA-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 a Neotropical Savanna*. (ed. by P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp.351-367. Columbia University Press, New York.
- PENNINGTON, R. T., PRADO, D. E. & PENDRY, C. A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261-273.
- PRADO, D. & GIBBS, P. E. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**, 902-927.
- PRADO, D. E. (2000) Seasonally Dry Forest of Tropical south America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, **57**, 437 - 461.
- PROCTOR, M. & YEO, P. (1973) *The pollination of flowers*. Collins, London.

- PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. (1996) *The natural history of pollination*. London: Harper Collins Publishers, p. 80-97.
- RATTER, J. A., POTT, A., POTT, V. J., CUNHA, C. N. & HARIDASAN, M. (1988) Observations on woody vegetation types in the Pantanal and at Coroumbá, Brazil. *Notes, Royal Botanical Garden, Edinburgh*, **45**, 503-525.
- RATTER, J. A., RIBEIRO, J. F. & BRIDGEWATER, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, **80**, 223-230.
- RATTER, J. A., BRIDGEWATER, S. & RIBEIRO, J. F. (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, **60**, 57-109.
- RAYNAL, A. & RAYNAL, J. (1971) Une technique de préparation des grains de pollen fragiles. *Adansonia*, **11**, 77-79.
- REDFORD, K. H. & FONSECA, G. A. B. D. (1986) The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*, **18**, 126-135.
- REGAL, P.J. (1982) Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 497-524.
- RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. (1998) Fitofissionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: Ambiente e Flora*. (ed. by S. M. Sano and S. P. Almeida), pp.89-152. Planaltina: Embrapa - CPAC, Brasília.
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A. & SANTAMARÍA, L. (2007) Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *The American Naturalist*, **170**, 455-464.
- ROSA, P.O. (2005) *Checklist das Angiospermas da Estação Ecológica do Panga, município de Uberlândia, Minas Gerais*. Graduation Monography – Universidade Federal de Uberlândia, Brazil.

- ROSA, R., LIMA, S. C. & ASSUNÇÃO, W. L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza*, **3**, 91-108.
- ROTHSCHILD, L.W. & JORDAN, K. (1903). A revision of the Lepidopterous family Sphingidae. *Novitates Zoologicae*, **9** (suppl.), 1- 972.
- ROUBIK, D.W. & MORENO, J.E. (1991) *The pollen and spores of Barro Colorado Island*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St Louis, Missouri, USA.
- SABO, J. L., SPONSELLER, R., DIXON, M., GADE, K., HARMS, T., HEFFERNAN, J., JANI, A., KATZ, G., SOYKAN, C., WATTS, J. & WELTER, J. (2005) Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology*, **86**, 56–62.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. (1973) *Contribuição à palinologia dos Cerrados*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, Brazil.
- SAMWAYS, M. J. (1998) Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution*, **37**, 459-460.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I (1975) Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura*, **27**, 406–416.
- SCHIAVINI, I. & ARAÚJO, G. M. (1989) Considerações sobre a vegetação da reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade e Natureza*, **1**, 61-66.
- SCHLINDWEIN, C.; DARRAULT, R. O. & GRISI, T. (2004) Reproductive strategies in two sphingophilous apocynaceous trees attracting pollinators through nectar or deceit. *Results of worldwide Ecological studies. Proceedings of the 2nd Symposium of the A.F.W. Schimper-Foundation*. (ed. by S.-W. Breckle, B. Schweizer and A. Fangmeier), pp. 215-227. Stuttgart: Günter Heimbach.
- SCHREIBER, H. (1978) Dispersal centers of Sphingidae (Lepidoptera) in the Neotropical region. *Biogeografica*, **10**, 1-195.

- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. (1975) Über sphingophile Angiospermen brasiliens. *Plant Systematic and Evolution*, **123**, 157-184.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. (1988) A polinização de plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*, **48**, 651-663.
- SILVA, J. M. C. (1995) Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia*, **21**, 69-92.
- SILVA, J. M. C. (1997) Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 435-450.
- SILVA, J. M. C. & BATES, J. M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience*, **52**, 225-233.
- STEBBINS, G. L. (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 307-326.
- SVENSSON, M. G. E.; RYDELL, J. & TÖVE, J. (1998) Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution*, **137**, 460.
- TEMELES, E. J. & KRESS, W. J. (2003) Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*, **300**, 630-633.
- THÉRY, M., STEVENS, A., HOPPE, J.R., CHARLES-DOMINIQUE, P. & SCHUCHMANN, K. L. (1998) Angiosperm pollination and seed dispersal, a review. *Ecotropica*, **4**, 69-91.
- THOMPSON, J. N. (2005) *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- VAZQUEZ, D.P. & AIZEN, M. A. (2004) Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, **85**, 1251-1257.
- VOGEL, S. & C. WESTERKAMP. (1991) Pollination: an integrating factor of biocenoses. *Species conservation: a population-biological approach*. (ed. by A. Seitz. and V. Loeschcke) pp.159-170. Boston, Birkhäuser.
- WALLACE, A.R. (1867) Creation by law. *Quaternary Journal of Science*, **4**, 470-488.

- WASER, N. M., CHITTKA, L., PRICE, M. V., WILLIAMS, N. M. & OLLERTON, J. (1996) Generalization in pollinations systems, and why it matters. *Ecology*, **77**, 1043–1060.
- WASSERTHAL, L.T. (1997) The pollinators of the malagasy star orchids *Angraceum sesquipedale*, *A. Sororium* and *A. Compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta*, **110**, 343-359.
- WASSERTHAL, L.T. (1998) Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution*, **137**, 459-460.
- WERNECK, F. P. & COLLI, G. R. (2006) The lizard assemblage from seasonally dry tropical forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, **33**, 1983–1992.
- WHITTALL, J.B. & HODGES, S.A. (2007) Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature*, **447**, 706-709.
- YELA, J.L. & HOLYOAK, M. (1997) Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, **26**, 1283–1290.
- YÉPEZ, F. F. & GONZÁLEZ, J. M. (1994) Fauna del Parque Nacional “Henri Pittier” Aragua, Venezuela: Esfingodos (Lepidoptera: Sphingidae) de Rancho Grande. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, **2**, 43-54.