

LA POLINIZACIÓN POR ESFÍNGIDOS (LEPIDÓPTERA) EN UN REMANENTE DE BOSQUE DECIDUO SECUNDARIO EN CARACAS, VENEZUELA

Nelson Ramírez*¹, Herbert Briceño¹, Maris López¹ y José Clavijo²

¹Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental, Centro Botánica Tropical. Caracas 1041A. Caracas, Venezuela.

²Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Maracay, Venezuela. *nramirez220252@gmail.com

RESUMEN

Un total de 11 especies de esfíngidos fueron encontradas transportando polen de 17 de especies de plantas en un remanente de bosque deciduo secundario en Caracas, Venezuela. La metodología empleada consistió en observaciones de campo e identificación de los granos de polen que transportaban los esfíngidos capturados mensualmente en una trampa de luz durante más de diez años. El polen es principalmente transportado sobre la proboscis, cabeza, ventral tórax y alas anteriores. La relación especies de plantas/especie de esfíngido fue 1.54 y el promedio fue de 4.36 y la relación especie de esfíngidos/especie de planta fue 0.65 y el promedio fue de 2.82. La conectancia de la red de interacción resultó relativamente alta (25.67%). La mayoría de las especies polinizadas por esfíngidos fueron encontradas durante el periodo lluvioso. Los mayores promedios de especificidad de polinización fueron encontrados durante los periodos de transición climáticos y el menor promedio fue registrado durante el periodo lluvioso. El largo del cuerpo de los esfíngidos estaba negativamente correlacionado con el índice de especificidad de polinización. La longitud del cuerpo y la proboscis de los esfíngidos resultaron positivos y significativamente correlacionados con el largo de la flor y unidad de polinización. El valor promedio de especificidad incrementó con el diámetro externo de la unidad de polinización. Plantas polinizadas por esfíngidos de largas proboscis mostraron mayor valor promedio de especificidad de polinización. En conclusión, la especificidad del sistema de polinización por esfíngidos estaba positivamente relacionada con la fenología de floración, morfometría floral y tipo morfológico floral.

Palabras clave: Bosque urbano, Conectancia, Especificidad de polinización, Fenología de floración, Morfometría floral.

Pollination by sphinx moths (Lepidoptera) in a remnant of secondary deciduous forest in Caracas, Venezuela

ABSTRACT

A total of 11 species of sphinx moths were found transporting pollen from 17 plants in a secondary deciduous forest remnant in Caracas, Venezuela. The plant species/sphinx moth species ratio was 1.54 and the average was 4.36. In contrast, the sphinx moth species/plant species ratio was 0.65 and the average was 2.82. The connectivity of the interaction network was relatively high (25.67%). The methodology used consisted of field observations and the identification of pollen grains carried by the sphinx moths, which were captured in a light trap on a monthly basis and for more than ten years. Pollen was transported mainly on the proboscis, head, ventral thorax and forewings. Most of the sphinx moth-pollinated species were found during the rainy period. The highest averages of pollination specificity were found during climatic transition periods, while the lowest average value was recorded during the rainy season. The body length of the sphinx moths was negatively correlated with the pollination specificity index. Body length and proboscis of sphinx moths were positively and significantly correlated with flower length and pollination unit length. The mean value of pollination specificity increased with the external diameter of the pollination unit, while it decreased with increasing tube length of the pollination unit. Plants pollinated by long-proboscis sphinx moths showed higher mean value of pollination specificity. In conclusion, the specificity of the sphinx moth pollination system was positively related to flowering phenology, floral morphometry and floral morphological type.

Keywords: Urban forest, Connectance, Pollination specificity, Flowering phenology, Floral morphometry.

INTRODUCCIÓN

Los esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae) representan un grupo de aproximadamente 1500 especies a nivel mundial, con hábito predominantemente nocturno, los cuales pueden polinizar un número importante de especies de plantas (Haber y Frankie, 1989; Ramírez, 1989; 2004; Primo *y col.*, 2013; Diogo *y col.*, 2016; Barrios y Ramírez, 2020; Nóbrega y Quirino, 2020; Genini *y col.*, 2021; Ramírez y Briceño, 2021; Borgiani *y col.*, 2022; Barták y Tropek, 2025). Registros menores al 10% de especies de plantas polinizadas por esfingidos a nivel comunitario parecen subestimar el número de especies polinizadas por esfingidos, así como la riqueza de esfingidos presentes en las comunidades de plantas. Estudios sobre la riqueza de especies de esfingidos en comunidades tropicales revelan un número de especies de esfingidos mayor al reportado en estudios sobre el espectro de los diversos tipos o modos de polinización a nivel comunitario (Haber y Frankie, 1989; Beccacece *y col.*, 2011; Primo *y col.*, 2013; Flores y Cañamero, 2015; Cavalheiro *y col.*, 2023; Lautenschleger *y col.*, 2020; Mertens *y col.*, 2021). De manera similar, los estudios enfocados en las comunidades de plantas y sus esfingidos polinizadores muestran un mayor número de plantas polinizadas por esfingido que los reportados en trabajos de comunidades de plantas (Haber y Frankie, 1989; Primo *y col.*, 2013).

Las plantas polinizadas por esfingidos y los esfingidos polinizadores representan un importante gremio en las interacciones generales que se suceden entre plantas y polinizadores a nivel comunitario y pueden mostrar variaciones temporales significativas (Ramírez, 2006; Genini *y col.*, 2021; Cavalheiro *y col.*, 2023). En algunas comunidades de plantas, la mayor cantidad de especies de plantas polinizadas por esfingidos están relacionadas con los periodos de mayor humedad y precipitación climática (Haber y Frankie, 1989; Ramírez, 2006; Genini *y col.*, 2021; Primo *y col.*, 2013), aunque algunas redes de interacción no necesariamente exhiben patrones estacionales (Mertens *y col.*, 2021). Más aun, las variaciones fenológicas muestran que las frecuencias de las interacciones entre plantas y esfingidos incrementan, así como incrementa la sobreposición fenológica (Cavalheiro *y col.*, 2023). El aumento en las interacciones durante los periodos fenológicos más favorables para el crecimiento y desarrollo de las plantas, sugiere que la especificidad de los sistemas de polinización debe experimentar cambios sustanciales con relación a los periodos de menor interacción entre especies.

La importancia de la especificidad de los sistemas de polinización está estrechamente relacionada con la reproducción exitosa de las especies de plantas. La eficiencia reproductiva y los niveles de entrecruzamiento de las especies con flores son dependientes del proceso de polinización. La calidad y cantidad de polen transportado, así como la efectividad del movimiento de polen depende de la especificidad del sistema de polinización. De acuerdo a lo anterior, todos aquellos factores que

incrementan la especificidad del sistema de polinización determinan el éxito reproductivo de las plantas. Entre los múltiples factores que afectan la especificidad de la polinización y en consecuencia el éxito reproductivo de las especies de plantas encontramos: 1- las variaciones temporales en la ocurrencia de los periodos de floración y la presencia de las especies polinizadoras, 2- la morfología floral o tipos morfológicos florales y 3- la morfometría de las flores y polinizadores que condicional el proceso exitoso de la polinización.

La separación temporal de los periodos de floración representa una de las principales estrategias de las plantas para evitar la sobreposición de los sistemas de polinización, lo cual promueve que especies de plantas con especies polinizadoras similares evadan las interacciones negativas relacionadas con el transporte de polen heteroespecifico. En este contexto, la separación temporal de las especies de plantas que comparten polinizadores alcanza mayores niveles de especificidad de polinización (Vidal y Ramírez, 2005). Diferentes periodos fenológicos en la floración de las plantas permiten el uso de sistemas de polinización compuesto por especies polinizadoras similares, que podrían estar sobrepuestos si ocurriesen en simultáneo. Muchos de los cambios temporales en la floración de las especies de plantas y la ocurrencia de los polinizadores obedecen a variaciones climáticas.

Las dimensiones florales o morfometría de las flores representan otro factor importante implicado en la especificidad de polinización. Estudios previos han demostrado que el incremento del diámetro floral reduce la especificidad de la polinización y el incremento en el largo floral aumenta la especificidad del sistema de polinización (Ramírez, 1988). La relación entre el tamaño de las flores y el tamaño de los polinizadores tiene particular importancia en los sistemas de polinización, tal como la relación tamaño flor y longitud de la proboscis de los esfingidos (Haber y Frankie, 1989; Johnson *y col.*, 2017; Mertens *y col.*, 2021; Cavalheiro *y col.*, 2023). Así, la especificidad está influenciada por las relaciones de tamaños flores-polinizadores. Flores con tubos cortos son visitadas por numerosas especies de esfingidos, mientras que flores con tubos florales más largos excluyen a los esfingidos con proboscis cortas (Haber y Frankie, 1989; Johnson *y col.*, 2017).

Otro determinante de la especificidad de los sistemas de polinización es la morfología floral y tipo de unidad de polinización. Diferentes tipos florales puede evitar la sobreposición de los sistemas de polinización entre especies y en consecuencia impedir la contaminación de polen heterospecifico entre plantas que comparten polinizadores, lo cual es alcanzado por la posición de diferentes cargas de polen en diferentes sitios sobre el cuerpo de los polinizadores y en consecuencia la deposición diferencial de las cargas de polen en las flores visitadas. Las características florales condicionan la forma como y donde el polen es transportado y en consecuencia la efectividad del proceso de transporte de polen (Vidal y Ramírez. 2005; More *y col.* 2014).

Uno de los métodos usados para describir las relaciones entre especies de plantas y polinizadores son las llamadas redes de interacción. Entre los parámetros incluidos en las redes de interacción encontramos la conectancia y su valor porcentual. La conectancia es uno de los descriptores ampliamente utilizado e interpretado como indicativo del nivel de especificidad de las redes de interacción. El valor porcentual de la conectancia tiene implicaciones sobre la especificidad (Jordano y *col.*, 2009) y estabilidad de las interacciones (Gilbert, 2009), sin embargo, el uso del valor de la conectancia está limitado por estar inversamente relacionada con el tamaño y número de interacciones de la red (Beccacece y *col.*, 2011). Los análisis de redes de interacción también incluyen información sobre el grado de especialización de las plantas y de los animales, los cuales son expresados por las relaciones entre especies de animales/especies de plantas y la relación inversa, especies de plantas/especies de animales. El primer caso muestra cuantas especies de animales interactúan con las especies de plantas evaluadas, mientras que la relación inversa revela cuantas plantas están relacionadas con los animales observados.

El presente estudio examina la riqueza de especies de plantas y especies de esfingidos presentes en un remanente de bosque deciduo secundario urbano. Además, determina la matriz de interacción entre especies de plantas-especies de esfingidos y el grado de especialización. Los análisis de las redes de interacción y los niveles de especialización en gremios particulares de polinizadores y su relación con la fenología de floración permiten examinar los niveles de especificidad y si la especialización de la polinización por esfingidos está influenciada por la fenología de floración de las especies de plantas. Además, evaluamos si la forma de las flores, forma de transporte de polen, y la morfometría de las flores y esfingidos afectan los niveles de especificidad y especialización de la polinización por esfingidos en un remanente de bosque deciduo secundario urbano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. Esta investigación fue realizada en el bosque deciduo secundario de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Colinas de Bello Monte, Distrito Capital (10° 29'N; 66° 33'W). El área comprende más de dos hectáreas de superficie con una altitud entre 1050 y 1100 m s. n. m. El clima es isotérmico, con una temperatura media anual entre 18 y 24°C. La precipitación media anual varía desde 550 a 1100mm. El área de estudio comprende sitios con perturbaciones recientes y otras donde no se evidencian alteraciones de la vegetación (López y Ramírez, 2004). Un total de 308 especies de plantas han sido registradas en el área de estudio, siendo Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae y Rubiaceae las familias más abundantes (López y Ramírez, 2004). En la

composición florística también reveló la presencia de un grupo importante de especies exóticas (N=38, 12.3%) y plantas nativas introducidas de otras áreas de Venezuela (N= 22, 7.2%). Un estudio previo sobre la fenología reproductiva de las plantas en el área de estudio permitió establecer cuatro categorías fenológicas de floración para las especies de plantas y para la presencia de los esfingidos. Los períodos climáticos fueron los siguientes: (1) lluvioso (entre abril y noviembre), (2) seco, (desde diciembre hasta marzo), (3) periodo transicional lluvia-sequía, y (4) periodo transicional sequía-lluvia (López y Ramírez, 2013).

Especies de esfingidos y plantas. Las especies de esfingidos fueron capturadas e identificadas siguiendo dos tipos de procedimientos: (1) capturas directas durante el periodo de antesis floral. Las observaciones y capturas fueron realizadas a distintas horas a partir de los registros de las visitas de los esfingidos (Vidal y Ramírez, 2005); (2) El segundo procedimiento consistió en la captura de los esfingidos en una trampa de luz, representada por una pared blanca que colindaba con el área de vegetación. Esta trampa permanecía iluminada con luz blanca durante toda la noche. Las mariposas fueron colectadas a intervalos semanales o mensuales durante más de diez años (2000-2010). Los ejemplares fueron medidos en longitud, observados bajo el microscopio estereoscópico para determinar cargas de polen y finalmente preparados para su identificación. La información sobre la longitud de la proboscis fue registrada como el promedio de dos reportes previos para las especies (Haber y Frankie 1989; Primo y col. 2013).

Las especies de plantas fueron identificadas por medio de los granos de polen transportados por las mariposas. Muestras de polen de todas las especies con antesis nocturna fueron preparadas en láminas permanentes para su observación, caracterización y comparación con las cargas de polen registradas sobre el cuerpo de las especies de esfingidos. Los registros fenológicos de floración (López y Ramírez, 2013) facilitaron la identificación de las especies de plantas.

La unidad de polinización (flor, inflorescencia o flor-inflorescencia) fue establecida de acuerdo a la organización de las flores en las inflorescencias (Ramírez y col., 1990). Las dimensiones de la unidad de polinización (UP) fueron determinadas usando los criterios previamente establecidos (Ramírez y col., 2010). En un mínimo de diez unidades de polinización provenientes de al menos cuatro individuos diferentes fue determinado: el diámetro externo de la unidad de polinización, largo flor, largo de la unidad de polinización y largo tubo de la unidad de polinización. El tipo floral usado corresponde con la clasificación propuesta por Faegri y van der Pij (1979): (1) cepillo, está definida por sí misma y la superficie externa esta exclusivamente o parcialmente formada por los órganos sexuales, (2) bandera, unidades de polinización actinomorfas o zigomorfas con los órganos sexuales en la parte inferior de la unidad de

polinización y el polen es depositado en la parte ventral del polinizador, (3) tazón, unidades de polinización actinomorfas con los órganos reproductivos están más o menos en el centro de la unidad de polinización, (4) tubulares, flores actinomorfas o zigomorfas con tubos largos y angostos, céntricos o subcéntricos y (5) multitubulares, unidades de polinización compuesta por muchas flores tubulares. Adicionalmente, los órdenes y linajes de las especies de plantas (APG IV, 2016) fueron también incluidos para detectar la posible influencia filogenéticas de las especies de plantas polinizadas por esfingidos.

Procesamiento de datos. De acuerdo a las especies de plantas y especies de esfingidos identificados se determinaron los siguientes descriptores de la red de interacción: especies de plantas-especies de esfingidos: (1) número de especies polinizadoras, (2) número de especies de plantas, (3) número total de asociaciones potenciales entre el número de especies de plantas, y el número de especies de mariposas, (4) número total de asociaciones registradas entre especies de plantas y especies polinizadoras, (5) las relaciones entre especies de polinizadoras y especies de plantas.

Conectancia y especialización. La relación entre especies de plantas y especies de esfingidos permitió determinar la conectancia de la red de interacción, la cual es definida como el porcentaje de asociaciones respecto al total posibles asociaciones potenciales (Jordano, 1987). Además, la interacción entre especies fue determinada para cada especie de planta (número de especies de esfingidos/especie de planta) y para cada especie de esfingido (número de especies de plantas/especie de esfingido). El número promedio de especies de esfingidos por especie de planta y el número promedio de especies de plantas por especie de esfingidos representan medidas de especialización. El número de especies de plantas por especie de mariposa expresa una medida del grado de especialización: mayor promedio, menor especialización (Vázquez y Aizen, 2004). Con la finalidad de establecer las variaciones temporales en los niveles de interacción, el número de especies de plantas por especie de esfingido y el número de especies de esfingidos por especie de planta fue determinado para cada uno de los cuatro periodos fenológicos descritos.

La especificidad de polinización. La especificidad de las especies de esfingidos polinizadores fue determinada por el índice de especificidad de polinización (IEP) y la especificidad del sistema de polinización por esfingidos fue determinada por el valor promedio de especificidad de polinización (VPE) de acuerdo a (Ramírez, 1988). El índice de especificidad del polinizador ($IEP_i = 1/N_i$) fue calculado dividiendo 1 entre el número de especies de plantas polinizadas por cada especie de esfingido (N_i = número de especies de plantas polinizadas por la especie de esfingido i) en cada periodo fenológico. Posteriormente fue calculado el IEP promedio (IEP para cada especie de esfingido entre periodos

fenológicos. El valor promedio de especificidad (VPE) para cada especie de planta fue calculado como el promedio de los IEP de las especies de esfingidos que polinizan a cada especie de planta ($VPE_a = (\sum IEP_i) / N_a$), donde N_a es el número de especies de esfingidos que polinizan a la especie de planta a).

Los valores promedios de especies de plantas por especie de esfingido y la relación inversa observada, así como los índices de polinización fueron comparadas entre los períodos fenológicos usando una prueba de ANOVA (Sokal y Rohlf, 1998). Los valores de especificidad (IEP y VPE), las dimensiones florales y el tamaño del cuerpo y longitud de la proboscis de los esfingidos fueron normalizados antes de realizar los análisis estadísticos. Los índices de especificidad fueron transformados usando el arcoseno de la raíz cuadrada. Las dimensiones florales y de los esfingidos (cuerpo y proboscis) fueron transformadas por la raíz cuadrada. Posteriormente los diferentes grupos fueron comparados usando análisis de varianza y los análisis a posteriori (Sokal y Rohlf 1998). Las relaciones entre la longitud del cuerpo de los esfingidos, longitud de la proboscis y las dimensiones florales fueron establecidas usando los coeficientes de Spearman ($P < 0.05$).

RESULTADOS

Un total de 11 especies de esfingidos fueron encontradas transportando polen de 17 especies de plantas en el remanente del bosque deciduo secundario (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de esfingidos y lugar de transporte de las cargas de polen de las especies de plantas visitadas.

Especies esfingidos	Especies de plantas y cargas de polen sobre el cuerpo ¹
<i>Aellopus titan</i> Cramer	<i>Lantana canescens</i> (P); <i>Lantana caracasana</i> (P); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Rondeletia mollis</i> (P)
<i>Cocytius antaeus</i> (DC.)	<i>Bauhinia aculeata</i> (P,Ca,Vto); <i>Ceiba pentandra</i> (P, Ca)
<i>Erinyis ello</i> (L.)	<i>Capparis flexuosa</i> (P,Ca, AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (Ca,AA); <i>Lantana canescens</i> (P); <i>Lantana caracasana</i> (P); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Tillandsia utriculata</i> (P); Zapoteca caracasana (Ca,AA)
<i>Eumorpha anchemola</i> Cramer	<i>Cereus hexagonus</i> (P,Ca,AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (P,Ca,AA); <i>Guettarda roupalifolia</i> (P); Zapoteca caracasana (P,Ca,AA)
<i>Eumorpha labruscae labruscae</i> (L.)	<i>Cereus hexagonus</i> (P,Ca, AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (P,Ca); <i>Coutarea hexandra</i> (P,Ca); <i>Tillandsia utriculata</i> (P)
<i>Eumorpha vites</i> (L.)	<i>Cereus hexagonus</i> (P,Ca,Vto,AA); <i>Chloroleucon mangense</i> (Ca,AA); <i>Coutarea hexandra</i> (P,Ca,AA); <i>Lueha speciosa</i> (P,Ca,AA); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Tillandsia utriculata</i> (P); <i>Zapoteca caracasana</i> (P,Ca,AA)
<i>Isognathus xpron</i> Cramer	<i>Bauhinia aculeata</i> (Ca,Vto,AA); <i>Calliandra riparia</i> (Ca,AA); <i>Calliandra glomerculata</i> (Ca,AA); <i>Capparis flexuosa</i> (P,AA); <i>Guettarda roupalifolia</i> (P); <i>Lueha speciosa</i> (P,Ca,AA); <i>Randia dioica</i> (P); <i>Rondeletia mollis</i> (P); <i>Zapoteca caracasana</i> (P,Ca,AA)
<i>Manduca ochus</i> Klug	<i>Bauhinia aculeata</i> (Ca,Vto); <i>Capparis flexuosa</i> (P,Ca,AA); <i>Cestrum alternifolium</i> (P); <i>Lueha speciosa</i> (P,AA)
<i>Manduca sexta paphus</i> Linnaeus	<i>Capparis flexuosa</i> (P,Ca,AA); <i>Ceiba pentandra</i> (P,Ca, Vto); <i>Cestrum alternifolium</i> (P)
<i>Xylophanes chiron nechus</i> Cramer	<i>Chloroleucon mangense</i> (Ca,AA); <i>Zapoteca caracasana</i> (Ca,AA)
<i>Xylophanes tersa</i> (L.)	<i>Bauhinia aculeata</i> (P,Ca,Vto); <i>Rondeletia mollis</i> (P)

¹ Ubicación de las cargas de polen sobre el cuerpo del esfingido. P = proboscis, Ca = cabeza, Vto = ventral tórax, AA = alas anteriores

El polen era transportado principalmente en la proboscis, cabeza, ventral tórax y alas anteriores. El período de actividad de los esfingidos es predominantemente nocturno con la excepción de *Aellopus titan*, el cual fue observado durante el día. Las plantas visitadas por esfingidos pertenecen a ocho familias y ocho órdenes (Tabla 2), las cuales corresponden a cuatro líneas evolutivas (APG IV 2016). Tal distribución taxonómica sugiere que no hay un efecto filogenético importante en las especies ni en la muestra analizada.

Tabla 2. Grupo taxonómico, fenología y características florales de las especies de plantas visitadas por esfingidos en el remanente de bosque deciduo secundario.

FAMILIA (Orden y Clade) Especie	Fenología de floración ¹	Unidad de polinización (UP)	Tipo unidad de polinización ²	Dimensiones (cm)				VPE ³ X(ds)
				Diámetro externo UP	Largo Flor	Largo UP	Largo Tubo UP	
BROMELIACEAE (Poales, Commelinides) <i>Tillandsia utriculata</i> L.	Lluvia	Flor	Tubular	0.86	3.52	3.52	2.11	0.21(0.04)
CACTACEAE (Caryophyllales, Malvides) <i>Cereus hexagonus</i> (L.) Miller	Lluvia	Flor	Tubular	2.10	5.90	5.90	4.40	0.22(0.05)
CAPPARACEAE (Brassicales, Malvides) <i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	Sequia-lluvia	Flor	Cepillo	3.09	3.91	3.91	0.72	0.71(0.34)
FABACEAE (Fabales, Fabides) <i>Bauhinia aculeata</i> L.	Sequia-lluvia	Flor	Bandera	7.38	6.42	6.42	1.70	0.75(0.29)
FABACEAE (Fabales, Fabides) <i>Calliandra glomerata</i> H. Karst.	Lluvia-sequia	Inflorescencia	Cepillo	1.97	3.51	2.96	0.24	1.00(0.00)
FABACEAE (Fabales, Fabides) <i>Calliandra riparia</i> Pittier	Lluvia-sequia	Inflorescencia	Cepillo	2.98	4.01	4.47	1.00	1.00(0.00)
FABACEAE (Fabales, Fabides) <i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	Lluvia	Inflorescencia	Cepillo	1.67	1.38	1.55	0.32	0.53(0.43)
FABACEAE (Fabales, Fabides) <i>Zapoteca caracasana</i> (Jacq.) H.M. Herr.	Lluvia	Inflorescencia	Cepillo	1.95	1.49	2.01	0.09	0.62(0.36)
MALVACEAE (Malvales, Malvides) <i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Sequia	Flor	Tazón	2.37	4.23	4.23	0.97	0.42(0.12)
MALVACEAE (Malvales, Malvides) <i>Lueha speciosa</i> Wild.	Lluvia-sequia	Flor	Tazón	5.22	2.86	2.86	0.00	0.78(0.38)
RUBIACEAE (Gentianales, Malvides) <i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	Lluvia	Flor	Tubular	2.96	5.55	5.55	3.56	0.21(0.06)
RUBIACEAE (Gentianales, Malvides) <i>Guetardia roupaiifolia</i> Rusby	Lluvia	Flor	Tubular	1.13	1.59	1.59	1.52	0.29(0.06)
RUBIACEAE (Gentianales, Malvides) <i>Randia diviaca</i> H. Karst.	Lluvia	Flor	Tubular	1.48	1.01	1.01	0.70	0.26(0.09)
RUBIACEAE (Gentianales, Malvides) <i>Rondeletia mollis</i> S.F. Blake ex Steyerf.	Lluvia-sequia	Flor	Tubular	0.51	0.65	0.65	0.52	0.75(0.43)
SOLANACEAE (Solanales, Lamides) <i>Cestrum alternifolium</i> (Jacq.) O.E. Schulz	Sequia-lluvia	Flor	Tubular	0.96	2.13	2.13	1.78	0.67(0.47)
VERBENACEAE (Lamiales, Lamides) <i>Lantana canescens</i> Kunth	Lluvia	Flor- Inflorescencia	Multitubular	2.03	0.90	0.81	0.49	0.42(0.12)
VERBENACEAE (Lamiales, Lamides) <i>Lantana caracasana</i> Turcz.	Lluvia	Flor- Inflorescencia	Multitubular	2.01	1.16	1.22	0.74	0.42(0.12)

¹ Fenología de floración de acuerdo a López & Ramirez (2013). ² Tipos florales de acuerdo a Faegri & van der Pijl (1979). ³ VPE = Valor Promedio de Especificidad de Polinización.

La relación especies de plantas/especie de esfingido fue 1.54 y el promedio fue de 4.36 (ds=2.34). Por el contrario, la relación especies de esfingidos/especie de planta fue 0.65 y el promedio fue de 2.82 (ds=1.24).

La conectancia entre especies de plantas y especies de esfingidos resultó relativamente alta (25.7%). El número de las especies de esfingidos por especie de planta mostro una tendencia decreciente de dos a cinco interacciones, mientras que la distribución de las interacciones de las especies de plantas por especie de esfingido estaba entre dos y nueve, y sin un patrón definido (Figura 1).

La fenología de polinización por esfingidos. La red de interacción entre especies de plantas y esfingidos y su relación con la fenología mostró cambios importantes entre los periodos climáticos (Figura 2). La mayoría

de las especies de plantas polinizadas por esfingidos fueron encontrados durante el período lluvioso (52.9%), seguido por la transición lluvia-sequia (23.5%), la transición sequia-lluvia (17,6%) y solo una especie de esfingido (5.9%) fue encontrada en el período seco (Tabla 3). La estacionalidad de las especies de esfingidos fue menos pronunciada entre los periodos climáticos comparados con las especies de plantas (Tabla 3). Las especies de esfingidos fueron más abundantes durante el período lluvioso, la transición sequía-lluvia y la transición lluvia-sequia; el menor número de especies de esfingidos fue encontrado en sequía.

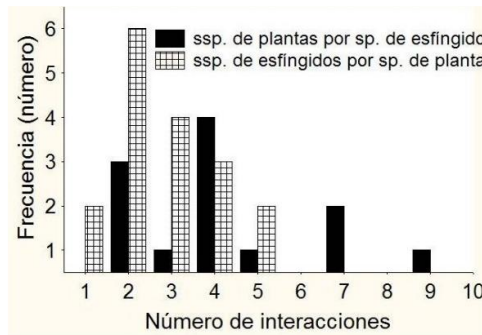


Figura 1. Distribución de frecuencia del número de interacciones entre las especies de esfingidos y especies de plantas.

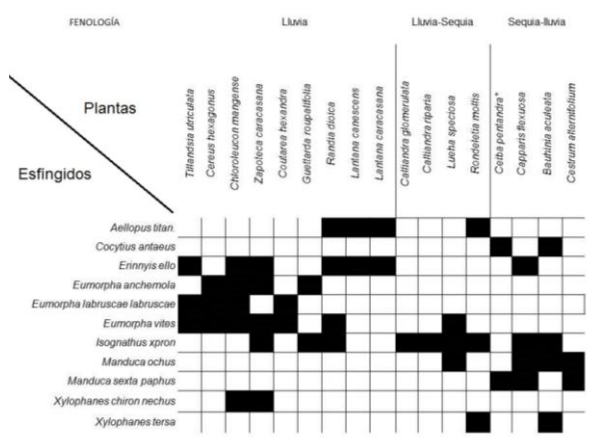


Figura 2. Red de interacción entre especies de plantas y esfingidos y su relación con la fenología.

La fenología de las interacciones mostró que la relación especies de plantas por especie de esfingido incrementó desde los periodos de sequía y transición sequia-lluvia hasta el período lluvioso; luego decrece en la

transición lluvia-sequia (Tabla 3). Lo opuesto ocurrió para la relación especies de esfingidos por especie de planta: los valores decrecen desde los periodos de sequía y transición sequía-lluvia hasta el período lluvioso; luego incrementa en la transición lluvia-sequia (Tabla 3). La relación y el promedio de plantas por esfingido determinados para todas las especies de plantas, independientemente de los periodos climáticos, son mayores a los valores encontrados para la relación y el promedio de plantas por esfingido en cada uno de los cuatro periodos climáticos. En contraste, la relación y el promedio de esfingidos por plantas determinados para todas las especies de esfingidos, independientemente de los periodos climáticos, son mayores a los valores encontrados para la relación y el promedio de esfingidos por planta en cada uno de los cuatro periodos climáticos (Tabla 3).

Tabla 3. Número de especies de plantas, especies de esfingidos, descriptores de las interacciones y valor promedio de especificidad de acuerdo a la fenología de floración. Los resultados de los análisis de varianza están al final de cada columna.

Fenología	Número spp. plantas	Número spp. esfingidos	spp. plantas/ spp. esfingidos		spp. esfingidos/ spp. plantas		Valor promedio de especificidad (VPE)
			Relación	X(DS)	Relación	X(DS)	X(DS)
Sequia (S)	1	2	0.50	1.00(0.00)	2.00	2.00(-)	0.42(-)
Transición S-II	3	6	0.50	1.67(1.82)	2.00	3.33(1.15)	0.71(0.04)
Lluvia (ll)	9	7	1.28	4.00(1.53)*	0.78	3.11(1.27)	0.35(0.15)*
Transición ll-S	4	5	0.80	1.60(1.34)	1.25	2.00(1.15)	0.88(0.14)
Resultados ANOVA				F _(3,16) = 6.7 (P=0.004)		F _(3,13) = 1.2 (n.s.)	F _(3,13) = 13.05, P=0.0003
Valores totales	17	11	1.54	4.36(2.34)	0.65	2.82(1.24)	0.56(0.26)

*= Promedio estadísticamente diferentes a los otros promedios de acuerdo al test *a posteriori*

El valor promedio de especificidad del sistema de polinización (VPE) por esfingidos es significativamente mayor durante los periodos de transición lluvia-sequia y sequía-lluvia, y menor durante el periodo lluvioso (Tabla 3). La contrastación entre el valor promedio de especificidad determinado independientemente a la fenología y los valores promedio de especificidad calculada para cada periodo climático, evidenció que la distribución fenológica de floración es un elemento que reduce la sobreposición e incrementa la especificidad de polinización.

Morfología y morfometría de flores y esfingidos. Las características morfológicas y morfométricas de la unidad de polinización y el valor promedio de especificidad de las plantas polinizadas por esfingidos están en la tabla 2. La mayoría de las especies de plantas polinizadas por esfingidos tienen unidades de polinización representadas por la flor, seguida por inflorescencias y las unidades de polinización menos abundantes fueron las flores-inflorescencias en la muestra examinada. Los tipos de unidad de polinización más frecuente en la muestra examinada fueron tubulares seguida por unidades de polinización tipo cepillo. El análisis morfométrico de las flores y unidades de polinización reveló que el diámetro externo de la unidad de polinización es mayor a un centímetro en la mayoría de las especies polinizadas por esfingidos (Tabla 2). Con la excepción de *Rondeletia mollis* y

Lantana canescens, el largo floral y largo de la unidad de polinización son mayores a un centímetro. Por el contrario, diez de las especies polinizadas por esfingidos tienen una longitud del tubo de la unidad de polinización menor a un centímetro y solo tres especies tienen longitudes del tubo de la unidad de polinización mayor a dos centímetros.

Especificidad de los esfingidos polinizadores y sus características morfométricas. La relación entre el largo del cuerpo y el largo de la proboscis de los esfingidos resultó positiva y significativa ($r= 0.43$ $P< 0.05$). El índice de especificidad de las especies polinizadoras (IEP) varió entre baja especificidad ($IEP<0.33$) como en las especies de *Eumorpha* y máxima especificidad ($IEP =1$), como en *Xylophanes tersa* (Tabla 4). El IEP decreció con el incremento del largo del cuerpo de los esfingidos ($r= -0.61$, $P<0.05$) y no estaba correlacionado significativamente con el largo de la proboscis de los esfingidos ($r = 0.11$, N.S.). El valor promedio de especificidad del sistema de polinización (VPE) incrementó positiva y significativamente con el largo de la proboscis, pero fue independiente del largo del cuerpo de los esfingidos (Tabla 5).

Tabla 4. Especies de esfingidos, longitud promedio del cuerpo, longitud proboscis e índice de especificidad de las especies de esfingidos (polinizadores).

Especie de esfingido	Largo cuerpo (cm)	Largo proboscis ¹ (cm)	IEP ² X(ds)
<i>Aellopus titan</i>	3.6	2.3	0.67(0.47)
<i>Cocytius antaeus</i>	7.0	12.2	0.50(0.00)
<i>Erinnyis ello</i>	3.7	3.8	0.60(0.57)
<i>Eumorpha anchemola</i>	7.0	5.8	0.25(0.00)
<i>Eumorpha labruscae labruscae</i>	5.9	5.5	0.25(0.00)
<i>Eumorpha vites</i>	5.5	3.7	0.58(0.59)
<i>Isognathus xpron</i>	4.3	ND	0.36(0.13)
<i>Manduca ochus</i>	4.9	13.6	0.67(0.47)
<i>Manduca sexta paphus</i>	4.8	8.8	0.33(0.00)
<i>Xylophanes chiron nechus</i>	5.1	4.6	0.50(0.00)
<i>Xylophanes tersa</i>	3.7	3.2	1.00(0.00)

¹ Estimado como promedio de las medidas reportadas por Haber y Frankie (1989) y Primo y col.(2013). ND = no disponible.

² IEP = índices de especificidad de las especies de esfingidos expresados como promedios de los periodos fenológicos.

Relaciones morfométricas entre esfingidos y unidades de polinización. La longitud del cuerpo y la proboscis de los esfingidos mostraron correlaciones positivas y significativas con el largo de la flor y el largo de la unidad de polinización (UP). El diámetro externo de la UP solo incrementó significativamente con el largo de la proboscis (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes de correlación entre las características morfométricas de las flores, esfingidos y el valor promedio de especificidad de polinización (VPE).

	Diámetro externo UP	Largo Flor	Largo UP	Largo tubo UP	Valor promedio de especificidad VPE
Largo cuerpo esfingidos	0.12	0.38*	0.41*	0.24	-0.17
Largo proboscis esfingidos	0.39*	0.45*	0.45*	0.08	0.34*
Valor promedio de especificidad (VPE)	0.41*	-0.11	-0.08	-0.59*	-

*Valores estadísticamente significativos ($P < 0.05$)

Los valores morfométricos promedios de los esfingidos y las flores mostraron los siguientes valores para la muestra analizada. El largo promedio del cuerpo ($X = 2.23$, $ds = 0.26$) y la proboscis ($X = 2.42$, $ds = 0.73$) de los esfingidos resultaron estadísticamente mayores ($F_{(82,5)} = 11.67$, $P < 0.00$) que el diámetro de la unidad de polinización ($X = 1.40$, $ds = 0.57$), largo flor ($X = 1.52$, $ds = 0.54$), largo unidad de polinización ($X = 1.40$, $ds = 0.49$) y largo tubo de la unidad de polinización ($X = 0.90$, $ds = 0.41$).

Las características morfológicas florales. La unidad de polinización fue la flor ($N = 11$, 64.7%), seguido por la inflorescencia ($N = 4$, 23.5%) y la flor-inflorescencia ($N = 2$, 11.8%) en la muestra analizada. Las frecuencias de los tipos morfológicos de la unidad de polinización fueron: tubular ($N = 7$, 41.2%), cepillo ($N = 5$, 29.4%), multitubular ($N = 2$, 11.8%), tazón ($N = 2$, 11.8%) y bandera ($N = 1$, 5.9%).

La especificidad de la polinización por esfingidos. El valor promedio de especificidad (VPE) varió notablemente entre las especies de plantas (Tabla 2). Los menores promedios o menores niveles de especificidad promedio fueron registrados en *Coutarea hexandra* y *Tillandsia utriculata* y los mayores promedios de especificidad fueron encontrados en *Calliandra* spp.

Por otra parte, los valores promedios de especificidad (VPE) variaron significativamente de acuerdo al tipo de unidad de polinización ($F_{(2,14)} = 3.88$, $P = 0.045$). Las inflorescencias mostraron mayores valores promedios de especificidad ($X = 0.79$, $ds = 0.24$) que flores individuales ($X = 0.48$, $ds = 0.25$) y flores-inflorescencias (0.42 , $ds = 0$). En contraste, el VPE resultó no significativo entre los tipos morfológicos florales ($F_{(4,12)} = 2.73$, n.s.). No obstante, los mayores VPE fueron encontrados en formas florales tipo cepillo ($X = 0.77$, $ds = 0.21$), bandera ($X = 0.75$) y tazón ($X = 0.59$, $ds = 0.25$), y los menores en tipos florales multitubulares ($X = 0.42$, $ds = 0$) y tubulares ($X = 0.37$, $ds = 0.23$).

Morfometría de esfingidos, flores y valor promedio de especificidad (VPE). La especificidad de la polinización por esfingidos está influenciada por el tamaño de la unidad de polinización (UP). El valor promedio de especificidad por esfingidos (VPE) incrementó con el diámetro externo de la UP ($N = 39$, $r = 0.41$, $P < 0.0009$), mientras que disminuyó con el incremento

en el largo del tubo de la UP ($N = 39$, $r = -0.59$, $P < 0.0001$). El largo de la proboscis de los esfingidos también está relacionado con la especificidad del sistema de polinización. El VPE incrementó con el largo de las proboscis de los esfingidos ($N = 39$, $r = 0.39$, $P < 0.0141$), es decir, plantas polinizadas por esfingidos con largas proboscis tienen mayor valor promedio de especificidad.

DISCUSIÓN

El número de especies de esfingidos registrados en el bosque deciduo secundario es comparable con algunos censos (Beccacece y col., 2011; Cavalheiro y col., 2023), aunque la mayoría de estudios de comunidades de esfingidos muestran una riqueza mucho mayor (Haber y Frankie, 1989; Primo y col., 2013; Flores y Cañamero, 2015; Mertens y col., 2021). La baja riqueza de especies de esfingidos en el bosque deciduo secundario puede ser explicada por la condición urbana de vegetación alterada y fragmentada. La perturbación de estas áreas desde más de cincuenta años podría también afectar a las orugas de muchas especies de esfingidos que se alimentan de plantas huéspedes para completar sus ciclos de vida (Ballesteros Mejía y col., 2020). En este contexto, la riqueza actual de esfingidos en el remanente de bosque secundario puede ser el resultado de procesos históricos, perturbaciones y fragmentación del hábitat.

El número de especies de plantas utilizadas por esfingidos polinizadores en el bosque deciduo secundario es superior a otros estudios de áreas tropicales (Ramírez, 1989; 2004; Ramírez, 1989; Ramírez y Briceño, 2014; Diogo y col., 2016; Barrios y Ramírez, 2020; Nóbrega y Quirino, 2020; Borgiani y col., 2022; Ramírez y Briceño, 2021; Barták, y Tropek, 2025). Sin embargo, otros registros muestran mayor número de especies de plantas polinizadas por esfingidos (Haber y Frankie, 1989; Genini y col., 2021; Haber y Frankie, 1989; Haber y Frankie, 1989; Primo y col., 2013). Al considerar la frecuencia a nivel comunitario, encontramos que, para un total de 173 especies de plantas evaluadas en el sistema de polinización, 11.5% de las especies de plantas son polinizadas por esfingidos en el bosque deciduo secundario (M. López, no publicado), lo cual representa un porcentaje superior a muchos de los reportes previos (Ramírez, 1989; 2004; Diogo y col., 2016; Barrios y Ramírez, 2020; Nóbrega y Quirino, 2020; Borgiani y col., 2022; Ramírez y Briceño, 2014; 2021). Por otra parte, los esfingidos no representan la principal adaptación de polinización en algunas de las especies. Un estudio exhaustivo de los sistemas de polinización en el bosque deciduo secundario ($N = 173$ especies de plantas), muestra que los esfingidos pueden ser polinizadores secundarios o adjuntos de otros sistemas de polinización. Por ejemplo, los polinizadores principales de *Ceiba pentandra* y *Cereus hexagonus* son murciélagos, las especies de *Calliandra* son principalmente polinizadas por aves y las especies de *Lantana* son también polinizadas por mariposas diurnas y otros insectos. Es importante agregar que algunas especies de esfingidos fueron

observados en *Agave cocui*, *Nicotiana glauca* y *Cleome spinosa*, pero no fueron capturados ni identificados. La riqueza de especies de plantas y esfingidos presentes en el remanente de bosque urbano resalta la necesidad de proteger estas áreas para la conservación de la biodiversidad de plantas esfingófilas y las especies de esfingidos.

La conectancia de la red de interacción registrada en el presente estudio puede ser considerada alta comparada con otras redes de plantas y esfingidos (Lautenschleger *y col.*, 2020), lo cual indica una alta conectividad y sugiere altos niveles de interacción entre las especies de esfingidos y plantas en el remanente de bosque secundario estudiado. Sin embargo, el reducido tamaño de la red y el número de interacciones entre especies de plantas y esfingidos limita el alcance del valor de conectancia (Jordano *y col.*, 2009). Al considerar que la robustez, esta correlacionada con la conectancia (Dunne *y col.*, 2002) y que la robustez tiene consecuencias para la estabilidad (Gilbert, 2009), entonces el alto valor de conectancia podría conferir mayor estabilidad a la red de interacción plantas-esfingidos en el bosque deciduo secundario.

Las relaciones entre especies de plantas por especie de esfingido y las relaciones entre las especies de esfingidos por especie de planta son indicativos del grado de especialización de cada uno de los grupos de especies. Bajos valores de interacciones (1-2) indican altos niveles de especialización, mientras que mayores valores de interacciones (≥ 3) muestran menores niveles de especialización. Además, la frecuencia con la cual ocurren las interacciones (1, 2, 3, ...etc.) es importante para establecer la especialización del sistema de interacciones. En este contexto, la alta frecuencia de las interacciones entre uno y dos especies de esfingidos por especie de planta indica que las especies de plantas pueden tener altos niveles de especialización, pero también muchas otras especies de plantas presentan mayor número de interacciones (≥ 3) y menores niveles de especialización. Frecuencias de interacciones mayores de dos indican menores niveles de especialización que difieren de lo esperado para la mayoría de las redes de interacción planta-animal (Jordano, 1987; Ramírez, 1989; Jordano *y col.*, 2009; Ramírez y Briceño, 2014). Así que las especies de plantas estudiadas exhibieron diferentes niveles de especialización. El mayor rango de especies de plantas por especie de esfingido sin tendencia definida, indica que las especies de esfingidos muestran bajos niveles de especialización en los patrones de interacción. Los cálculos generales de los descriptores de las interacciones para el gremio de plantas polinizadas por esfingidos en el bosque secundario también revelaron mayor especialización de las especies de plantas (relaciones y promedios) que las especies de esfingidos. La alta especialización de las especies de plantas a la polinización por esfingidos permite destacar la fragilidad de este sistema de polinización y enfatiza la necesidad de la conservación de los esfingidos y plantas para mantener el equilibrio reproductivo de las especies de plantas y proteger la diversidad de gremios polinizadores en relictos de vegetación.

La fenología floral de especies polinizadas por esfingidos representa un parámetro importante para entender la organización de la polinización a nivel comunitario. Mayores valores de la relación y promedio de especies de plantas por especie de esfingido para el total de la muestra analizada indican que más de una especie de planta es visitada por cada especie de esfingido y en consecuencia hay sobreposición de los polinizadores utilizados por las especies de plantas. La fenológica mostró que la relación y el promedio de especies de plantas por especie de esfingido fueron mayores durante el período lluvioso, lo cual indica mayores niveles de sobreposición comparado con los otros períodos climáticos. Una baja relación entre el número de especies de esfingidos por especie de planta para el total de la muestra, indica una condición de baja especificidad de las especies de esfingidos, además, muchas especies de esfingidos deben ser compartidos entre el mayor número de especies de plantas. Sin embargo, la fenología de floración reveló cambios estacionales de la relación entre especies de esfingidos por especie de planta: encontramos una baja especialización durante el lluvioso, el cual resulta de la mayor sobreposición de las especies de plantas que comparten esfingidos polinizadores. En contraste, los promedios de especies de esfingidos por especie de planta en el bosque deciduo secundario, no exhibieron cambios significativos a lo largo de los períodos fenológicos, lo cual indica bajos y similares niveles de especialización de las plantas con relación a las especies de esfingidos que las polinizan.

El mayor número de especies de plantas y esfingidos durante el período lluvioso concuerda con estudios previos sobre la distribución temporal de plantas y esfingidos (Haber y Frankie, 1989; Genini *y col.*, 2021; Mertens *y col.*, 2021; Primo *y col.*, 2013). Los menores niveles de especificidad de polinización acontecen durante el período lluvioso, donde convergen un mayor número de especies de plantas y especies de esfingidos polinizadores. Sin embargo, la sobreposición de las especies de plantas polinizadas por las mismas especies de esfingidos puede evadir la sobreposición efectiva por medio de diferentes mecanismos: 1- separación temporal de la floración en diferentes meses del período lluvioso. 2- Separación espacial y sucesional de las especies de plantas que pueden presentar diferentes nichos ecológicos en cuanto a la estratificación vertical y hábitat (secundario o primario). 3- Estrategias morfológicas florales que permitan el transporte de polen en diferentes partes del cuerpo de los esfingidos. La especificidad de transporte de polen es una estrategia importante para evadir la contaminación de las cargas del polen en especies que solapan los períodos fenológicos de floración y polinizadores (Ramírez, 1992; Vidal y Ramírez, 2005). Por ejemplo, en el caso de las plantas estudiadas con flores tipo cepillo (e.g. *Chloroleucon* y *Zapoteca*) tienden a depositar polen en la cabeza y alas anteriores, mientras que las especies con flores tubulares (e.g. *Guettarda* y *Tillandsia*) depositan polen principalmente en la proboscis de los esfingidos. Así, la ubicación diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo de los polinizadores

representa una estrategia a considerar en los estudios de especificidad de polinización, aunque algunos estudios en comunidades de esfingidos no muestran una tendencia firme en cuanto a la deposición diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo de los esfingidos (More *y col.*, 2014). El transporte de polen en diferentes partes del cuerpo de los polinizadores compartidos por diferentes especies de plantas incide directamente en la reproducción de las especies de plantas.

La mayor especificidad del sistema de polinización por esfingidos ocurrió durante los periodos fenológicos con menor número de especies de plantas y esfingidos, meses climáticamente menos favorables para la reproducción de las plantas y para la disponibilidad de follaje del cual se alimentan las larvas de los esfingidos. La floración durante los periodos de transición: lluvia-sequía y sequía-lluvia, podría ser interpretada como una estrategia fenológica de floración que reduce la interferencia por medio del menor número de especies de plantas que comparten esfingidos polinizadores durante estos cortos periodos climáticos. Florecer durante estos periodos fenológicos de transición climática, en los cuales hay menor disponibilidad de los recursos hídricos, corresponden con estrategias de las plantas que poseen características estructurales adecuadas para reproducirse en periodos fenológicos adversos para la reproducción.

La morfometría de las flores y esfingidos representan atributos significativos en el proceso de polinización y la especificidad del transporte de polen. Nuestros resultados revelan que los esfingidos de mayor longitud visitan mayor número de especies de plantas, es decir tienen menor índice de especificidad de polinización (IEP). Sin embargo, la longitud de la proboscis no estaba correlacionada con el número de especies de plantas visitadas por los esfingidos, lo cual contrasta con estudios previos en donde se demuestran que los esfingidos con largas proboscis tienden a visitar un gran número de especies de plantas (Haber y Frankie, 1989; Martins *y col.*, 2013; Johnson *y col.*, 2017). Aunque la longitud de la proboscis de los esfingidos no estaba correlacionada con el índice de especificidad de polinización (IEP), la correlación significativa entre la longitud del cuerpo y la proboscis de los esfingidos apoya la condición polífaga de las especies de esfingidos de mayor longitud.

Las relaciones entre las dimensiones de las flores y los polinizadores frecuentemente corresponden a acoplamientos que armonizan el proceso de transporte de polen y en muchos casos la accesibilidad a la recompensa que ofrecen las flores, lo que últimamente determina la especificidad de polinización. En nuestro estudio, las especies de plantas con flores de mayor longitud tienden a ser más especializadas. Las mayores dimensiones del cuerpo y proboscis de los esfingidos en comparación con los valores morfométricos florales sugieren alta especialización en la polinización por esfingidos. Estudios previos han destacado la importancia de la relación entre el tamaño flor y longitud de

la proboscis de los esfingidos (Haber y Frankie, 1989; More y col., 2014; Cavalheiro y col., 2023). Sin embargo, esta correlación no es válida entre la longitud de la proboscis y para todas las medidas florales. La ausencia de concordancia entre el largo del tubo de la unidad de polinización y el largo de la proboscis de los esfingidos en nuestro estudio coincide con otros estudios (e.g. Martins y col., 2013; Johnson y col., 2017; Mertens y col., 2021). Por el contrario, las relaciones entre la morfometría de los esfingidos con el largo floral, y el largo y diámetro externo de la unidad de polinización (UP) concuerdan con la preferencia de flores grandes y profundas reportadas para los esfingidos (Mertens y col., 2021), lo cual parece estar asociada con la atracción de especies de esfingidos de mayor tamaño, los cuales muestran mayores niveles de especificidad de polinización. Además, la longitud de la proboscis de los esfingidos también está relacionada con el valor promedio de especificidad del sistema de polinización. Aunque los esfingidos con proboscis más largas tienden a ser generalistas en sus hábitos de alimentación, las plantas muestran mayor especialización a esfingidos con proboscis de mayor longitud que el tubo floral (Johnson y col., 2017). Tales tendencias son corroboradas porque el valor promedio de especificidad de polinización (VPE) incrementó con el largo de las proboscis de los esfingidos.

La especificidad de polinización por esfingidos también está influenciada por las características morfológicas de las unidades de polinización. El mayor valor promedio de especificidad de polinización (VPE) en inflorescencias comparado con flores y flores-inflorescencias contrasta con la idea de que los mayores niveles de especificidad ocurren en flores tubulares. Tal tendencia es corroborada por mayor valor promedio de especificidad de polinización (VPE) en tipos florales tipo cepillo, los cuales corresponden principalmente con inflorescencias y los más bajos valores promedio de especificidad en tipos florales multitubulares y tubulares. No obstante, el tamaño de la unidad de polinización influye la especificidad de la polinización por esfingidos. Contrariamente a lo esperado, el incremento en el VPE incrementa con el diámetro externo de la unidad de polinización, mientras que el VPE disminuye con el incremento en el largo del tubo de la unidad de polinización. Esto último puede ser explicado porque flores con largos tubos son polinizadas por esfingidos de proboscis más largas que tienden a ser más generalistas en sus hábitos de alimentación (Johnson y col., 2017). De acuerdo a lo anterior, la morfometría de flores y la de los esfingidos representan variables determinantes en la especificidad del sistema de polinización por esfingidos en el bosque deciduo secundario.

CONCLUSIONES

El número de esfingidos registrado en el bosque deciduo secundario es relativamente bajo en comparación con otras comunidades tropicales, aunque el número de plantas es relativamente alto. La red de interacción

planta-esfingido mostro alta conectividad, lo que sugiere elevados niveles de interacción y podría conferir mayor estabilidad a la relación esfingidos-plantas. La fenología de floración contribuye con una reducción en los niveles de sobreposición de las especies de plantas, lo cual conlleva a mayor especificidad del sistema de polinización. La relación entre morfometría de las unidades de polinización y el tamaño del cuerpo y proboscis de los esfingidos muestra que los esfingidos de mayor longitud visitan mayor número de especies de plantas y en consecuencia son menos específicos. Las especies de plantas con flores de mayor longitud tienden a ser más especializadas en la polinización. El valor promedio de especificidad de polinización incrementó con el largo de las proboscis de los esfingidos. La especificidad de los sistemas de polinización por esfingidos no difiere entre tipos morfológicos de las de las unidades de polinización, sin embargo, la diversidad morfológica de las unidades de polinización favorece el transporte diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo de los esfingidos.

LITERATURA CITADA

- APG, IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linnean Soc.* 181: 1–20.
- Ballesteros Mejia, L., P. Arnal, W. Hallwachs, J. Haxaire, D. Janzen, I.J. Kitching y R. Rougerie. 2020. A global food plant dataset for wild silkmoths and hawkmoths and its use in documenting polyphagy of their caterpillars (Lepidoptera: Bombycoidea: Saturniidae, Sphingidae). *Biodiversity Data Journal* 8:e60027.
- Barrios, Y. y N. Ramírez. 2020. Biología floral y solapamiento fenológico de las angiospermas de un bosque inundable, cuenca del lago de Maracaibo, Venezuela. *Acta Bot. Mex.* 127: e1704.
- Barták, M. y R. Tropek 2025. When the day ends: Review on the importance of nocturnal moths as pollinators in tropical ecosystems. *J. Trop. Ecol.* 41(e5):1-12.
- Beccacece, H.M., A.I. Zapata, N.A. Villafañe, A. Zarco, M.P. Cherini, y M.E. Drewniak. 2011. Riqueza de esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae) en el Bosque Serrano de la Reserva Hídrica Natural “Parque La Quebrada” y sus alrededores (Córdoba, Argentina). *Rev. Soc. Entomol. Arg.* 70(1-2):137-140.
- Borgiani, R., M.T. Grombone-Guaratini, B.C.Vargas, A.E. Martins, M.G.G. Camargo, y L.P.C. Morellato. 2022. Floristic composition, pollination and seed-dispersal systems in a target cerrado conservation area. *Biota Neotr.* 22(2): e20211318.
- Cavalheiro L.B.D., J. Vizentin-Bugoni, R. Spaniol, y C.A. Iserhard. 2023. Hawkmoths' evolutionary history structures plant-pollinator interactions frequency, beyond its effect through ecological traits. DOI: 10.22541/au.167285904.43333980/v2.
- Diogo I.F.S., F.R. Martins, C.F. Verola y I.R. da Costa 2016. Variation in plant-animal interactions along an elevational gradient of moist forest in a semiarid area of Brazil. *Acta Bot. Brasil.* 30(1):27-34.
- Dunne J.A., R.J. William, y N.D. Martínez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5:558–567.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon Press.

- Flores, D.D.C. y A.B. Cañamero. 2015. Diversidad de los ensambles de esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae) de un bosque siempreverde mesófilo, Sierra del Rosario, Cuba. *Rev. Cubana Cienc. Biol.* 4: 27-35.
- Genini, J., P.R. Guimarães Jr, M. Sazima, I. Sazima, y L.P.C. Morellato. 2021. Temporal organization among pollination systems in a tropical seasonal forest. *The Sci. Nat.* 108:34.
- Gilbert, A.J. 2009. Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecol. Ind.* 9:72-80.
- Haber, W.A. y G.W. Frankie. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21:155-172.
- Johnson, S.D., M. More, F.W. Amorim, W.A. Haber, G.W. Frankie, D.A. Stanley, A.A. Cocucci, y R.A. Raguso. 2017. The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Funct. Ecol.* 31: 101-115.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Amer. Nat.* 129: 657-667.
- Jordano, P., D. Vázquez, y J. Bascompte. 2009. *Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal*. Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 17-41.
- Lautenschleger, A., J. Vizentin-Bugoni, L. Cavalheiro, y C.A. Iserhard. 2020. Morphological matching and phenological overlap promote niche partitioning and shape a mutualistic plant-hawkmoth network. *Ecol. Entomol.* 46(2):292-300.
- López, M. y N. Ramírez. 2004. Composición florística y abundancia de las especies en un remanente de bosque deciduo secundario. *Acta Biol. Venez.* 24:29-71.
- López, M. y N. Ramírez. 2013. Fenología reproductiva de un remanente de bosque deciduo secundario. *Acta Biol. Venez.* 33:1-22.
- Martins, D.J. y S.D. Johnson. 2013. Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biol. J. Linn. Soc.* 110:199-213.
- Mertens, J.E.J., L. Brisson, Š. Janeček, Y. Klomberg, V. Maicher, S. Sáfian, S. Delabye, P. Potocký, I.N. Kobe, T. Pyrcz y R. Tropek. 2021. Elevational and seasonal patterns of butterflies and hawkmoths in plant-pollinator networks in tropical rainforests of Mount Cameroon. *Sci. Rep.* 11:9710.
- More, M., S. Benitez-Vieyra, A.N. Sersic, y A.A. Cocucci. 2014. Patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores en comunidades esfingófilas de Argentina subtropical. *Darwiniana* 2(1):174-196.
- Nóbrega, S.R. y Z.G.M. Quirino. 2020. Sistemas de Polinização em um remanescente de Mata Atlântica Paraibana. *Res. Soc. Devel.*, 9(9):e444997611.
- Primo, L.M., J.A. Duarte y A.I.C. Machado. 2013 Hawkmoth fauna (Sphingidae, Lepidoptera) in a semi-deciduous rainforest remnant: composition, temporal fluctuations, and new records for northeastern Brazil. *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 85: 1177-1188.
- Ramírez, N. 1988. Como evaluar el sistema de polinización a nivel comunitario. *Acta Cient. Venez.* 39:304-305.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana venezolana. *Biotropica* 21:319-330.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres y Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana venezolana. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 77:383-397.
- Ramírez, N. 1992. Especificidad de los Sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos* 5:1-19.

- Ramírez, N. 2004. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Pl. Ecol.* 173:171-189.
- Ramírez, N. 2006. Temporal variation of pollination classes in a tropical Venezuelan plain: the importance of habitats and life-forms. *Canadian J. Bot.* 84(3):443-452.
- Ramírez, N., J.M. Nassar, L. Valera, V. Garay, H. Briceño, M. Quijada, Y.A. Moret y J. Montilla. 2010. Variación Morfométrica floral en *Pachira quinata* A.W. Alverson (Bombacaceae). *Acta Bot. Venez.* 33:83-102.
- Ramírez, N. y H. Briceño. 2014. Interacciones polinizador-planta en sabana natural y perturbada. *Mem. Inst. Biol. Exp.* 7:125-128.
- Ramírez, N. y H. Briceño. 2021. Pollination types and plant reproductive systems of two areas of Venezuelan cloud forests. *Inter. J. Pl. Repr. Biol.* 13(2):176-197.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 1998. *Biometry*. San Francisco, CA: WH Freeman.
- Vázquez, P.D. y M.A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85:1251-1257.
- Vidal, M.C. y N. Ramírez. 2005. Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque deciduo secundario. *Ecotropicos* 18(2):73-88.