



Universidade Federal de Minas Gerais

Departamento de Biologia Geral



Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Diversidade de borboletas frugívoras em arquipélago de florestas tropicais montanas.

Geanne Carla Novais Pereira

Belo Horizonte

2016

Geanne Carla Novais Pereira

Diversidade de borboletas frugívoras em arquipélago de florestas tropicais montanas

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes

Co-orientador: Dr. Rodrigo Fagundes Braga

Belo Horizonte

Março de 2016

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador Geraldo Wilson Fernandes, por ter me dado a oportunidade, confiança e autonomia para trabalhar com um projeto que tanto me encanta.

A Marina do Vale Beirão pela imensa participação em todo o processo. Que começou muito antes de eu pensar em entrar no mestrado, com a iniciação científica; por me ensinar tanto sobre ecologia e borboletas; pela imensurável ajuda desde a elaboração do projeto, identificação das borboletas e análise dos dados até a escrita do trabalho final. Por sempre me apoiar e estar sempre disposta a compartilhar seus conhecimentos.

Ao Rodrigo Fagundes Braga pela co-orientação, compreensão e amizade.

Ao Marcel Serra Coelho pela imensa ajuda especialmente no final do trabalho.

A minha família maravilhosa, que sempre esteve ao meu lado, e que ajudou tanto, mas tanto, que deveriam ser co-autores também. Ajudaram com sua compreensão, incentivo, carinho, amor, conversas, comida, hum comida! Sempre confiaram em mim, e acreditaram na minha capacidade mesmo quando eu não acreditava. Meus eternos companheiros, minha mãe Maria Antônia, meu Pai Nelson, meus irmãos Tanna, Kelly e Dener e minhas sobrinhas Sofia e Vitória, que mesmo sem entender, me apoiaram com seu carinho!

A toda a equipe capões, sem a qual nada disso teria acontecido: Frederico Neves, Lucas Perillo, Dudu, Luiz, Cássio, Arleu, Rayana, Reuber, Tica, Heron, Jéssica Gonçalves, Jéssica Martins, Caio, Humberto, Tiago, Lorenzo, Mariana, Daniela, Isabela, Melina, Fernando e Flávio. Tanto pela ajuda em campo, quanto fora.

Aos meus amigos do LEEB, pelas discussões e momentos de descontração. Cresci muito nesse tempo que passei no LEEB. Em especial a Thaíse, Irene, Fabíola, Hernani e Lucas, que sempre me apoiam, com minhas conversas demoradas e as vezes só com café mesmo! E Ana Carolina Vieira Pires, que além disso tudo ainda participou da elaboração do projeto.

As minhas amigas e parceiras de vida Fernanda Freitas e Érica, que deixaram os meus dias bem mais divertidos. E as amigas Laura e Suzana que deixam os dias em casa mais confortáveis e saborosos!

Ao Arleu e Raoni pela ajuda com as análises estatísticas e pela batalha com o “R”. Ao Felipe Carvalho pela confecção do mapa da área de estudo. Aos motoristas do ICB que sempre tiveram boa vontade e alegria nas idas à Serra do Cipó.

Ao Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) e ao projeto ComCerrado, Co-ordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG); pela viabilização do projeto e pela bolsa à mim concedida. Agradeço também a Reserva Vellozia pelo suporte com a logística.

Aos professores e colegas da ECMVS, principalmente a minha turma que é muito especial e também ao pessoal da secretaria, Fred e Cris

E agradeço também aos membros da banca examinadora Henrique Paprocki e Daniel Negreiros, pela disposição e pelas correções que foram fundamentais.

Sumário

Resumo	1
Abstract	2
Introdução	3
Materiais e Métodos	7
Local do estudo	7
Amostragem	7
<i>Desenho amostral</i>	7
<i>Coleta das borboletas</i>	8
<i>Parâmetros da vegetação</i>	9
<i>Abertura do dossel</i>	9
<i>Cobertura do Sub-bosque</i>	9
<i>Métricas da Paisagem</i>	11
Análises estatísticas	12
Resultados	14
<i>Efeitos locais</i>	16
<i>Efeito da paisagem</i>	19
<i>Composição de espécies</i>	19
Discussão	20
<i>Efeitos locais</i>	20
<i>Efeito da paisagem</i>	24
<i>Composição de espécies</i>	25
Considerações finais	28
Referências bibliográficas	29

Índice de figuras

Figura 1: Localização e caracterização da área de estudo (Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil); desenho esquemático da parcela utilizada e armadilha para borboletas frugívoras tipo Van Someren-Rydon	11
Figura 2: Mapa da área de estudo, Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil	12
Figura 3: Efeito da abertura do dossel e da cobertura do sub-bosque sobre a riqueza e abundância de borboletas frugívoras, por estação (seca e chuvosa)	17
Figura 4: Riqueza e abundância de espécies de borboletas frugívoras em cada estação (seca e chuva), por ilha florestal, baseado no modelo misto linear generalizado	18
Figura 5: Diversidade de borboletas frugívoras observada e esperada nas ilhas florestais da Serra do Cipó.....	20

Índice de tabelas

Tabela 1: Descrição das 11 ilhas de vegetação estudadas da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil.....	8
Tabela 2: Frequência de espécies de borboletas frugívoras coletadas em dois anos.....	14
Tabela 3: <i>Singletons, doubletons</i> , riqueza e abundância de borboletas frugívoras do arquipélago florestal.....	16
Tabela 4: Análise dos modelos mostrando o efeito da abertura do dossel, cobertura do sub-bosque e sazonalidade sobre a riqueza e abundância de borboletas frugívoras das ilhas florestais.....	17
Tabela 5: Variáveis que influenciam significativamente a composição de borboletas frugívoras nas ilhas florestais.....	20

Resumo

O entendimento dos papéis dos fatores locais e regionais sobre as comunidades biológicas tem ganhado importância com o aumento da intensidade da mudança no uso do solo, fragmentação e aumento da proporção das florestas secundárias tropicais. Embora as borboletas já tenham sido estudadas em ilhas e em áreas artificialmente fragmentadas é possível que suas comunidades sofram distintos processos em ambientes naturalmente fragmentados. Assim, os efeitos de parâmetros ambientais locais e da paisagem sobre a comunidade de borboletas frugívoras foram descritos pela primeira vez em um arquipélago de ilhas florestais montanas associadas à Cadeia do Espinhaço no sudeste do Brasil. As borboletas foram coletadas com armadilha com isca em onze ilhas de vegetação, durante dois anos consecutivos, nas estações seca e chuvosa. Foram analisadas a influência local, da paisagem e da sazonalidade sobre a riqueza, abundância e composição de espécies — também foi observada a decomposição da diversidade beta assim como sua partição temporal e espacial. Foram coletados 513 borboletas frugívoras pertencentes a 43 espécies. A espécie mais abundante foi *Godartiana muscosa* (Satyrinae), com 188 indivíduos. A riqueza e abundância das borboletas frugívoras foram maiores em ilhas com menor abertura do dossel, na estação seca, e menor cobertura de sub-bosque, na estação chuvosa. As métricas da paisagem não tiveram nenhum efeito sobre riqueza e a abundância de borboletas frugívoras. As composições de borboletas frugívoras dos arquipélagos florestais não se estruturaram ao acaso, apresentando dependência tanto de efeitos locais quanto da paisagem, sendo o mecanismo de *turnover* a principal fonte de variação de sua diversidade β . Os parâmetros do habitat foram mais importantes que os da paisagem na estruturação das comunidades de borboletas do arquipélago florestal. Preservar todo o arquipélago de ilhas naturais é de grande importância para a manutenção da diversidade de borboletas frugívoras pois uma única ilha não reflete a diversidade encontrada em todo o arquipélago.

Palavras-chave: Biogeografia de ilhas, Campo rupestre, Cerrado, Composição de espécies, Diversidade beta, Lepidoptera, Mata Atlântica, Metacomunidade, Serra do Cipó, Serra do Espinhaço.

Abstract: Diversity of frugivorous butterflies in a montane rainforest archipelago

The roles of local and regional factors on structuring biological communities in the current scenario of land use change is of major importance due to increasing forest fragmentation. Although butterflies have been studied in oceanic islands and artificially fragmented forests, the processes driving these communities could be different from those driving communities in naturally fragmented landscapes. For the first time, we describe the effects of local vegetation structure and landscape in the community of frugivorous butterflies from an archipelago of montane rainforest islands in the Espinhaço Range in southeastern Brazil. Butterflies were collected with a bait trap in eleven forest islands through two consecutive collecting years, in both, dry and rainy seasons. The influence of local and landscape parameters, as well as the seasonality, on richness, abundance and butterfly species composition were analyzed. We further observed the partition of temporal and spatial beta diversity as well as the decomposition of beta diversity. 513 frugivorous butterflies belonging to 43 species were recorded in this study. The most abundant species was *Godartiana muscosa* (Satyrinae) with 188 individuals. The richness and abundance of fruit-feeding butterflies were higher on islands with greater canopy openness in the dry season. On the other hand, islands with lower understory coverage hosted higher richness and abundance of fruit-feeding butterflies in the rainy season. The landscape metrics, area and isolation, had no effect on richness and abundance of fruit-feeding butterflies. The composition of frugivorous butterflies from the forest islands were not randomly structured but instead were dependent of local and landscape effects, apart from the turnover mechanism as the main source of variation in its β diversity. Thus, local habitat parameters were more important than the landscape ones in structuring the fruit-feeding butterfly community in the archipelago of montane forest. The preservation of the rainforest natural island complex is very important for the maintenance of fruit-feeding butterflies community, one island does not reflect the diversity found in the whole archipelago.

Keywords: Atlantic Rain Forest, Beta diversity, Cerrado, Espinhaço Range, Island biogeography, Lepidoptera, Metacommunity, Rupestrian Grassland, Serra do Cipó, Species composition.

Introdução

Além de como as comunidades biológicas estão estruturadas, os *drivers* ou mecanismos que as mantêm, tem despertado grande interesse da comunidade científica (Agrawal *et al.*, 2007). As relações ecológicas, sendo estas antagônicas (e.g. predação, herbivoria, competição) ou mutualísticas (e.g. polinização, facilitação), representam talvez os mais importantes mecanismos estruturadores das comunidades biológicas, podendo influenciar a distribuição de espécies ao longo de gradientes ambientais (Fernandes & Price, 1992; Gotelli & Mccabe, 2002; Englund *et al.*, 2009). Entretanto, a estrutura do ambiente pode desempenhar um papel predecessor facilitando ou dificultando o estabelecimento das espécies (Wolda, 1978, 1992). Desta forma, os parâmetros ambientais, que indicam a estrutura do ambiente, funcionariam como um filtro na estruturação de comunidades, impedindo o estabelecimento de algumas espécies (Southwood, 1988, Grime & Pierce, 2012). Estes filtros podem ser locais (e.g. características do habitat) ou regionais (e.g. características da paisagem).

As borboletas frugívoras, são ótimas ferramentas para o teste de hipótese envolvendo os efeitos de filtros ambientais em comunidades biológicas tropicais, pois são taxonomicamente bem conhecidas e os métodos disponíveis de captura com armadilha permitem a replicação e padronização da amostragem para comparação de diferentes ambientes, além de serem relativamente simples e baratos (DeVries *et al.*, 1997). Entre os fatores locais que afetam as comunidades de borboletas em florestas tropicais, a frequência e intensidade de clareiras, microclima (e.g. temperatura, vento e chuva), luminosidade, presença de plantas hospedeiras para as lagartas, assim como recurso alimentar para os adultos são de grande relevância (e.g. Brown Jr & Freitas 2000; Ribeiro 2006; Basset *et al.* 2011). Estes fatores são fortemente relacionados com a estrutura da vegetação (Veddeler *et al.*, 2005), que é um componente do habitat essencial para borboletas, diante da sua relação com a termo-regulação, local de descanso e de acasalamento (Janzen, 1988; Shreeve *et al.*, 2001). As comunidades de borboletas de florestas também são influenciadas por fatores estruturais do habitat, tais como topografia, estratificação vertical, efeito de borda, qualidade da matriz, assim como por distintos níveis de perturbação (DeVries, 1988; Ramos, 2000; DeVries & Walla, 2001).

Duas variáveis podem ser facilmente medidas para caracterizar a estrutura do habitat, a abertura do dossel e a cobertura do sub-bosque. A abertura do dossel está relacionada com o

nível de umidade e temperatura; quanto mais denso ou fechado for dossel menor será a incidência solar e mais úmido se torna o ambiente (Ribeiro, 2006; Gries *et al.*, 2012). A riqueza e abundância de insetos tende a ser maior em áreas de florestas com dossel mais aberto (e.g. Gries *et al.*, 2012; Macedo, 2013), bem como as borboletas (Weerakoon *et al.*, 2015). Embora também existam registros de relação negativa com a abertura do dossel (e.g. Houlihan *et al.*, 2013). A densidade ou cobertura da vegetação do sub-bosque é outra importante variável, visto a sua facilidade de coleta em campo a partir de imagens digitais. A alta densidade da vegetação do sub-bosque pode afetar a mobilidade de insetos e diminuir a riqueza de espécies de borboletas (e.g. Zehm *et al.*, 2003; Furlanetti, 2010).

O entendimento dos fatores regionais sobre as comunidades biológicas no atual cenário de intensificação do processo de fragmentação florestal e aumento da proporção das florestas secundárias em relação às primárias nos trópicos é de grande relevância (e.g. Tabarelli *et al.*, 2004). Entre os fatores regionais que afetam as comunidades de borboletas em florestas tropicais destacam-se as características da paisagem e como estas atingem todo o sistema via efeito de borda (Wirth *et al.*, 2008). A área e o nível de isolamento do fragmento florestal ou habitat são métricas que podem afetar a comunidade de insetos em diversas dimensões. A área pode influenciar a abundância de recurso assim como associar-se à complexidade estrutural da vegetação (Simberloff, 1976; Malcolm, 1994; Major *et al.*, 2003; Veddeler *et al.*, 2005; Laurance *et al.*, 2006). Portanto, espera-se uma relação positiva entre área e número de espécies e negativa entre isolamento e número de espécies (MacArthur & Wilson, 1967; Tabarelli *et al.*, 2008, 2010). Entretanto, para invertebrados, esta questão ainda não está completamente elucidada, pois existem registros tanto de aumento da riqueza de espécies (e.g. Simberloff, 1976; Peck *et al.*, 1999; Krauss *et al.*, 2003; Meyer *et al.*, 2007; Özden *et al.*, 2008), quanto diminuição (e.g. Webb, 1989) ou mesmo ausência de efeito (e.g. Hockin, 1981; Julião *et al.*, 2004) em relação à área. O número de espécies de insetos pode decrescer com o aumento do isolamento em habitats simples e em pequenos fragmentos, mas não em paisagens complexas e em grandes fragmentos (Rösh *et al.*, 2013). A riqueza de espécies é determinada pelo balanço entre área e isolamento ou distância de áreas fonte, sendo que o número de espécies tende a se tornar constante ao longo do tempo devido ao contínuo processo de substituição de espécies ou *turnover* (MacArthur & Wilson, 1967; Simberloff & Wilson, 1969; Borcard *et al.*, 1992; Medianero *et al.*, 2010; Jamoneau *et al.*, 2012). Também espera-se que a riqueza de espécies especialistas de florestas cresça com o aumento da conectividade entre fragmentos, assim como, com a área dos fragmentos florestais adjacentes,

como já é documentado para borboletas (ver Brito *et al.*, 2014). Grandes fragmentos ou áreas de mata contínua podem funcionar como o continente em um sistema fonte-dreno e os fragmentos mais próximos como *stepping stone* (ver Metzger, 2003a,b), facilitando o movimento das espécies entre os fragmentos em uma possível dinâmica de metacomunidades.

Os parâmetros ambientais locais e regionais atuam de forma sinérgica originando e mantendo os padrões de diversidade, tanto no espaço quanto no tempo. A estrutura do habitat também possui uma forte influência sobre os padrões de diversidade beta dos artrópodes (e.g. Price, 1997, Gonçalves-Souza *et al.*, 2015). A diversidade beta se refere à diversidade entre habitats, sendo a diferença de composição de espécies entre os locais ou intervalos de tempo (Whittaker, 1972). As respostas à heterogeneidade do habitat variam de acordo com a família de Lepidoptera (Braga & Diniz, 2015). Por outro lado, mesmo reconhecendo a importância das condições do habitat, estas não atuam isoladamente de outros efeitos, entre estes, os da paisagem (Loos *et al.*, 2014). Desta forma, os estudos não devem se limitar apenas aos efeitos locais, pois a distribuição de espécies só pode ser compreendida considerando-se as interações em nível regional (Ricklefs, 2004). A diferença na composição de espécies entre habitats, diversidade β , pode ser explicada pela substituição de espécies “*turnover*” ou perda de espécies “*aninhamento*” dependendo da intensidade das forças locais e regionais sobre a comunidade (Baselga, 2010).

Os efeitos locais e regionais sobre artrópodes já foram testados em ilhas oceânicas e em ambientes artificialmente fragmentados. Entretanto, é provável que processos distintos conduzam a outros padrões em ilhas naturais de vegetação. Nos pontos mais elevados da Cadeia do Espinhaço, no sudeste do Brasil (acima de 1200 metros de altitude), são encontradas ilhas florestais imersas em campos rupestres (Coelho *et al.*, 2016). A matriz de campos rupestres, em seu *stricto senso*, é representada por um mosaico de vegetação graminosa/arbustiva, rica em elementos endêmicos e em associação com vegetação de afloramentos rochosos (Silveira *et al.*, 2015). Os campos rupestres são encontrados preferencialmente acima de 900 metros e estão predominantemente associados à Cadeia do Espinhaço, uma região de transição entre o Cerrado e a Mata Atlântica (Giulietti *et al.*, 1987). As ilhas de vegetação florestal são localmente denominadas Capões de Mata e necessitam de clima e solo específicos para se desenvolverem, sendo encontrados em vales de erosão, em locais sem blocos rochosos, recobrando morros, formando arquipélagos de vegetação florestal, estando fortemente associados a regiões de cabeceiras, rios, riachos e pequenos córregos (Meguro *et al.*, 1996; Coelho *et al.*, 2016). Na região da Serra do Cipó, sudeste de Minas

Gerais, estas ilhas se desenvolvem formando uma paisagem de mosaico, possuindo inúmeras formas geométricas, distintas dimensões, distâncias entre si e entre o grande fragmento de mata contínua de Mata Atlântica montana localizada a leste, configurando vários níveis de isolamento.

As borboletas de modo geral apresentam um ciclo anual de atividade em sintonia com a temperatura do habitat e suas plantas hospedeiras. Com o início das chuvas e aumento da temperatura, aumenta também a disponibilidade de recursos vegetais. Com as chuvas fortes de verão e o calor contínuo, tem-se um grande aumento no número de indivíduos de muitas espécies da família Nymphalidae. Com a pressão dos inimigos (e.g. parasitas e predadores), a senescência das plantas hospedeiras com a seca e o advento do frio intenso de junho e julho, as populações são levadas a uma queda abrupta, terminando assim o ciclo anual de atividade (Brown, 1992). Portanto, além dos fatores ambientais (e.g. locais e regionais), a dimensão temporal é um importante impulsionador e estruturador que atua de forma sinérgica com os demais sobre a estruturação das comunidades de borboletas.

Borboletas já foram estudadas em ilhas (e.g. Hockin, 1981; Yamamoto *et al.*, 2007; Özden *et al.*, 2008) e áreas artificialmente fragmentadas (e.g. Singer & Ehrlich, 1991; Brown Jr & Hutchings, 1997; Ribeiro *et al.*, 2008; Uehara-Prado & Freitas, 2009; Ribeiro *et al.*, 2012). Entretanto, são poucos os trabalhos em ambientes naturalmente fragmentados (Ricketts, 2001; Marini-Filho & Martins, 2010). É possível que as comunidades de borboletas sofram distintos processos nessas áreas, levando à novos padrões de diversidade. Diante do cenário apresentado, os padrões de diversidade de comunidades de borboletas frugívoras foram analisados pela primeira vez em um arquipélago de ilhas naturais de mata atlântica associadas à Cadeia do Espinhaço. Assim, as seguintes hipóteses foram testadas: i) A abertura do dossel apresenta efeito positivo sobre a riqueza e abundância de borboletas, ii) A cobertura do sub-bosque tem efeito negativo sobre a riqueza e abundância de borboletas, iii) A riqueza e abundância de borboletas são maiores na estação chuvosa, iv) A riqueza e a abundância de borboletas frugívoras aumentam com as dimensões das ilhas florestais (e.g. área e perímetro da ilha) e diminuem com o nível de isolamento, v) A composição de espécies de borboletas frugívoras das ilhas florestais não se estrutura ao acaso, vi) A composição de espécies de borboletas frugívoras é dependente tanto de efeitos locais (abertura do dossel e cobertura do sub-bosque), quanto da paisagem (área e isolamento) e sazonalidade.

Materiais e Métodos

Local do estudo

A área de estudo está localizada na Serra do Cipó, Município de Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil (19°14'19"S 43°31'35"O, Figura 1 a), na porção sul da Cadeia do Espinhaço. O clima é do tipo Cwb (mesotérmico segundo classificação de Köppen), seus verões são úmidos e invernos secos, com precipitação média de 1.300 à 1.600 mm concentrada no verão, e temperaturas médias entre 17,4 e 19,8°C (Alvares *et al.*, 2013). As ilhas florestais encontradas na Serra do Cipó são similares às florestas semidecíduais do sudeste brasileiro sendo associadas ao domínio da Mata Atlântica em sua dimensão florística. Entretanto, espécies do Cerrado também são encontradas em menor proporção nessas ilhas (Coelho *et al.*, 2016). Nas ilhas florestais da Cadeia do Espinhaço foram registradas até o momento 243 espécies de árvores. As famílias vegetais de maior representatividade são Myrtaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Fabaceae, Asteraceae e Rubiaceae (Coelho, 2014; Coelho *et al.*, 2016). A altitude das ilhas estudadas varia de 1230 a 1331 metros a cima do nível do mar, portanto bastante similares em relação a altitude. A temperatura média anual da região nos anos de 2014 e 2015 foi de 18,8°C (Estações meteorológicas Onset HOBO® U30 data-logger, instaladas à 1200, 1300 e 1400 metros de altitude no sítio de estudo).

Amostragem

Desenho amostral

Em campo, foram selecionadas onze ilhas florestais de diferentes dimensões (Figura 2). Três ilhas estão localizadas dentro do limite do Parque Nacional da Serra do Cipó (ilhas 8, 9 e 10) enquanto o restante está localizado na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (APA Morro da Pedreira; Tabela 1). Seis delas foram escolhidas por já terem sua estrutura, composição e aspectos reprodutivos da vegetação além de suas características edáficas estudadas (ilhas 1, 3, 4, 5, 6 e 7) (Coelho, 2014; Coelho *et al.*, 2016). Na escolha foi considerada as dimensões das ilhas, sendo necessário um tamanho mínimo para que pudesse comportar a parcela para amostragem das borboletas (a seguir); estado de conservação (preferência para ilhas com baixo impacto antrópico) e viabilidade de acesso, visto que foram realizadas várias coletas e vistorias das armadilhas; ilhas muito distantes inviabilizariam o trabalho (Figura 1 b-d). As áreas das ilhas escolhidas variaram de 12 mil m² a 358 mil m² (Tabela 1). Em cada ilha foi demarcada uma parcela de 50 x 20 m a pelo menos 20 metros de

distância da borda, exceto nas ilhas 3, 5, 8 e 11, que ficaram mais próximas da borda devido às suas pequenas dimensões e formatos (Figura 1 e). Para observar o efeito da sazonalidade na variação das borboletas foram realizadas duas coletas por ano, uma em estação chuvosa (fevereiro) e outra em estação seca (agosto), durante dois anos consecutivos, 2014 e 2015.

Tabela 1: Área, perímetro, distância da mata contínua, distância da ilha mais próxima, altitude, localização e coordenadas geográficas de 11 ilhas de vegetação florestal da Serra do Cipó, Minas Gerais Brasil.

Ilha	Área (m ²)	Perímetro (m)	Distância da mata contínua (km)	Distância da ilha mais próxima (km)	Altitude (m)	Localização	Coordenadas
1	12938	480	0,88	0,13	1239	APA	-19 13' 01.97237" 28.67035"
2	84909	1807	1,14	0,56	1235	APA	-19 11' 58.18605" 31.58434"
3	16316	857	1,4	0,11	1234	APA	-19 12' 47.65259" 46.21099"
4	169562	2836	2,06	0,78	1269	APA	-19 13' 34.60436" 55.97316"
5	29716	911	5,47	0,23	1309	APA	-19 14' 21.24191" 26.10892"
6	113399	2220	7,37	0,19	1317	APA	-19 15' 10.76660" 07.45422"
7	58653	1192	7,35	0,1	1331	APA	-19 14' 40.91360" 20.64709"
8	57557	1366	2,49	0,34	1271	Parque	-19 14' 19.32289" 45.68173"
9	358185	3685	3,5	0,3	1230	Parque	-19 15' 18.03651" 01.00603"
10	82375	1502	6,2	0,21	1324	Parque	-19 15' 34.38313" 32.32418"
11	16113	675	6,91	0,3	1273	APA	-19 14' 52.58462" 03.19909"

Coleta das borboletas

Em cada extremidade das parcelas foi colocada uma armadilha para borboletas frugívoras tipo Van Someren-Rydon (n= 4 armadilhas/ilha; n total = 44) (Figura 1 f). As armadilhas de borboletas frugívoras foram montadas suspensas entre 70 a 100 cm acima do solo, com isca de banana fermentada com caldo de cana. A armadilha consiste em um cilindro de tela fina, fechado no topo, com 110 cm de altura e 35 cm de diâmetro. A base da armadilha constitui-se de uma plataforma de acrílico, sobre o qual é colocada um pote plástico de 50 ml com a isca (DeVries, 1987). As iscas foram preparadas dois dias antes com banana madura e caldo de cana, na proporção 3:1. As borboletas são atraídas pelo odor da isca, entram através de uma abertura inferior do cilindro para se alimentar e ao realizar o movimento ascendente,

ficam presas no cilindro (Freitas *et al.*, 2003). A utilização da isca diminui a possibilidade de coletas ao acaso, como acontece em outros métodos (Freitas *et al.*, 2014). Cada campanha de campo consistiu em cinco dias de amostragens, sendo o primeiro para colocar as armadilhas e os quatro seguintes para coleta dos indivíduos amostrados e troca das iscas, que foram realizadas a cada 24 horas. Assim, cada armadilha ficou exposta com isca em campo por 384 horas; considerando dez horas de efetiva amostragem por dia, foram totalizadas 7.040 horas em todo o trabalho (44 armadilhas e 4 coletas). Os indivíduos coletados foram sacrificados e acondicionados em envelopes de papel vegetal, para posterior identificação. Foi colocado um espécime por envelope acompanhado de registro de data da coleta, número da ilha e da armadilha. No laboratório, os indivíduos foram identificados até o menor nível taxonômico possível através de guias (Canals, 2003; Uehara-Prado *et al.*, 2004; Warren *et al.*, 2013). Após a identificação, três indivíduos de cada espécie (quando possível) foram montados com as asas esticadas e fixados com alfinete entomológico para obtenção de uma coleção de referência localizada no Laboratório de Ecologia Evolutiva & Biodiversidade, da Universidade Federal de Minas Gerais.

Parâmetros da vegetação

Abertura do dossel

Para avaliação da abertura do dossel, em cada uma das ilhas florestais foi tirada uma foto hemisférica com uma lente olho de peixe acoplada a uma câmera digital (marca Pentax) nas quatro extremidades de cada parcela. As fotos foram tiradas a 1,50 m do solo e depois processadas através da proporção de pixels brancos e pretos nas fotografias. Para obter o valor de abertura de dossel por ilha, foi tirada a média das quatro fotos. Assim, obteve-se um valor para cada amostragem por ilha. Estes dados foram coletados durante todos os períodos de amostragem das borboletas nas duas estações. As imagens foram processadas utilizando o software R, através dos pacotes “ReadImages” (Oles *et al.*, 2012) e “RT4Bio” (Reis Jr., 2009).

Cobertura do sub-bosque

Para medir a influência da cobertura vegetal do sub-bosque sobre a comunidade de borboletas, utilizamos imagens digitais da vegetação arbustiva e herbácea. A vegetação foi fotografada nas extremidades das parcelas, usando um anteparo branco de 100 cm x 100 cm como pano de fundo, sendo a câmera posicionada à três metros do anteparo, e a um metro de

altura do nível solo (Marsden *et al.*, 2002; Zehm *et al.*, 2003). Em cada extremidade das parcelas foram tiradas quatro fotos do sub-bosque seguindo os pontos cardeais, sendo 16 fotos por ilha em cada campanha. O quadrado branco foi cortado nas fotos e em seguida foram acrescentadas bordas para delimitar a parte a ser analisada, utilizando o software Gimp 2 (Gnu Image Manipulation Program 2.8.14). Fotos muito escuras, com manchas de sombras ou sol foram descartadas. A cobertura vegetal é definida a partir da proporção de pixels brancos e pretos nas fotografias (Zehm *et al.*, 2003). Para obter o valor da cobertura do sub-bosque de cada ilha, foram utilizadas as médias das fotos obtidas em cada coleta. As fotografias foram processadas usando o software R (R Development Core Team 2013), pacote “EBImage” (Oles *et al.*, 2012) função criada por L. M. Santos (UFG; dados não publicados).

Métricas da Paisagem

A distância de cada ilha à mata contínua assim como a distância à outras ilhas foram utilizadas como medida de isolamento das ilhas florestais (Metzger, 2003b). O cálculo da área e perímetro de cada ilha, distância entre as ilhas e remanescentes florestais assim como a distância para mata contínua foram extraídos utilizando imagens e ferramentas do aplicativo de mapas Google Earth Pro (versão 7.0).

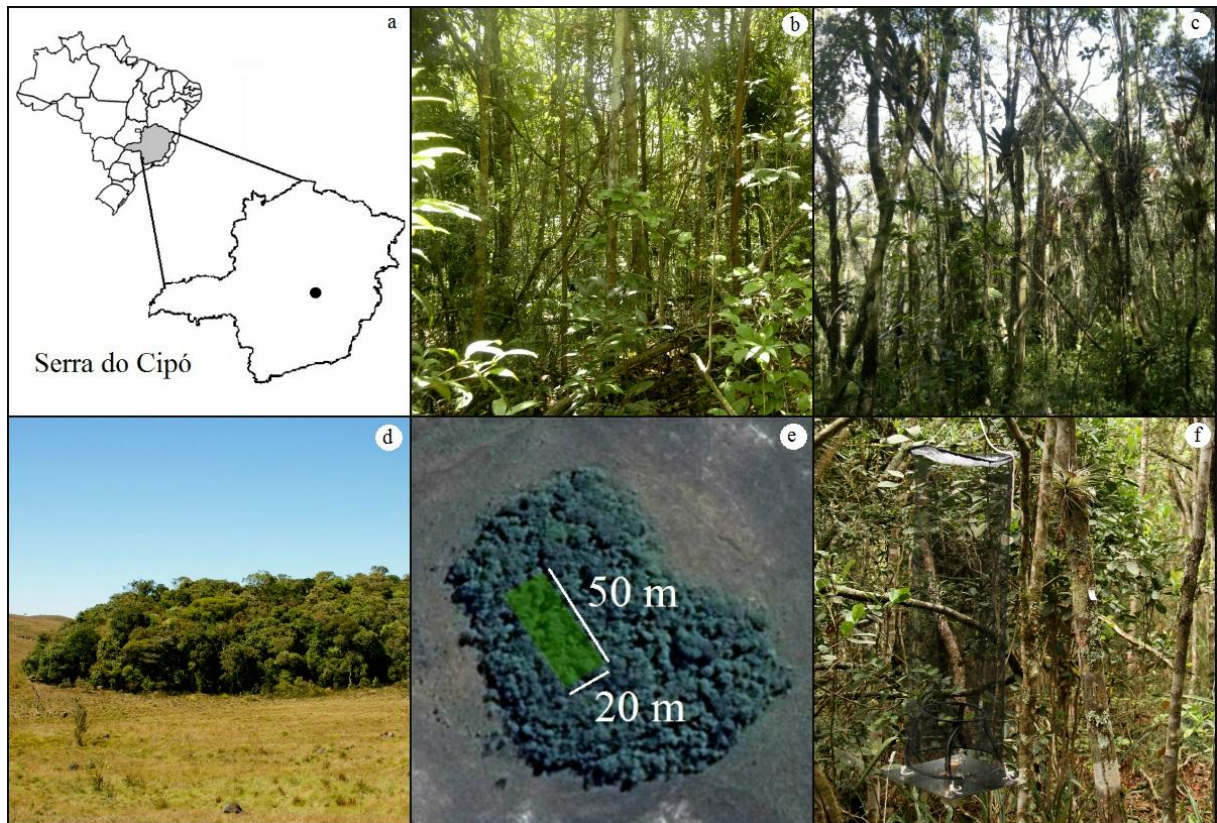


Figura 1: a) Área de estudo: Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. b) Vista interna de uma ilha (ilha 2). c) Vista interna do uma ilha (ilha 7). d): Vista externa de uma ilha (ilha 5). e) Desenho esquemático da parcela de 20x50m montadas nas ilhas (Image @ 2015 CNES/Astrium- Google Earth Pro). f) Armadilha para borboletas frugívoras tipo Van Someren-Rydon, com isca de banana fermentada com caldo de cana.

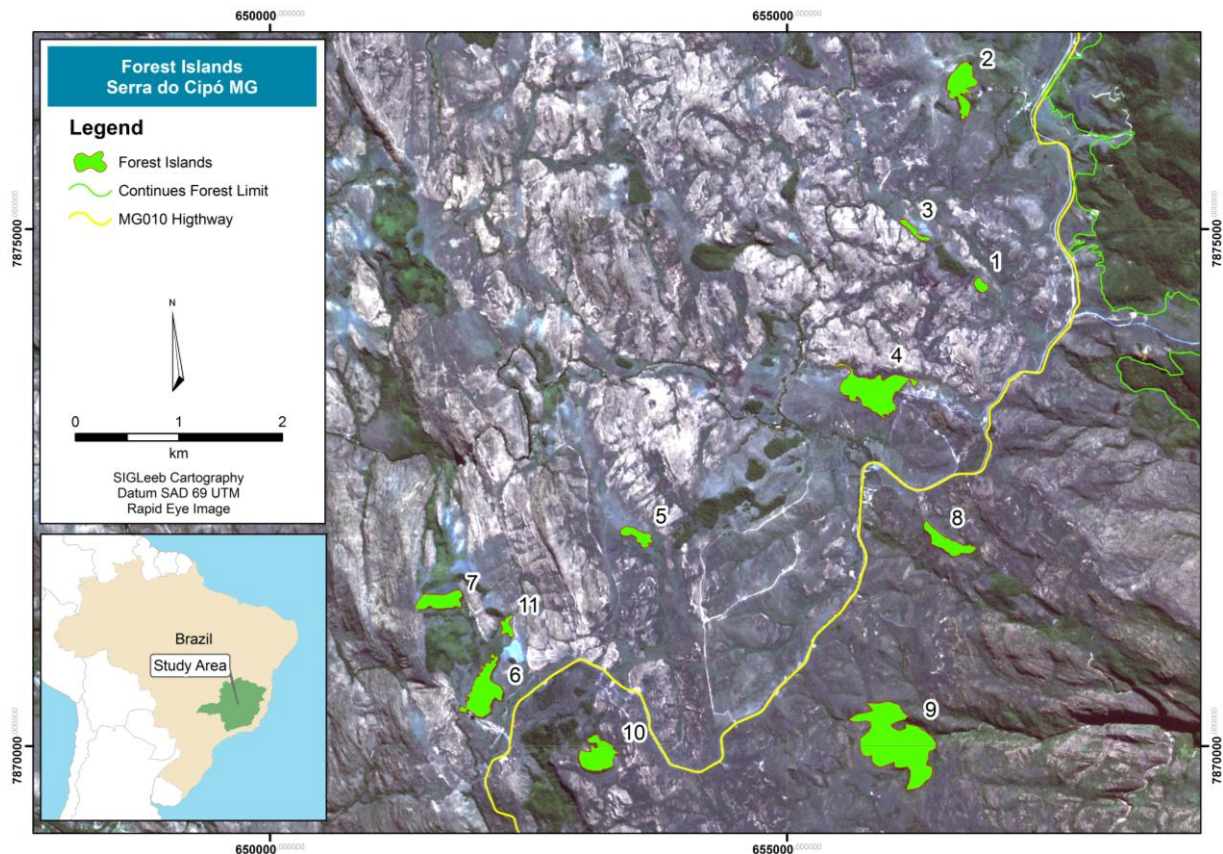


Figura 2: Mapa da área de estudo, Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (SIGLeeb Cartografy Rapid Eye Image 2015).

Análises estatísticas

Para estimar a riqueza de espécies foi utilizado o estimador de riqueza Jackknife1, método não paramétrico que utiliza o número de espécies raras, aquelas presentes apenas em uma amostra (*uniques*) (Colwell & Coddington, 1994).

Devido à natureza dos dados, duas categorias de modelos foram elaborados para testar a influência local (de acordo com a sazonalidade) e regional sobre a comunidade de borboletas. Para testar o efeito da abertura do dossel, da cobertura do sub-bosque e sazonalidade na riqueza e abundância de borboletas, foram utilizados os valores da comunidade de borboletas como variáveis respostas (riqueza e abundância de espécies), enquanto as variáveis da vegetação (abertura de dossel e cobertura do sub-bosque) e estação (seca e chuvosa) como explicativas. As ilhas florestais foram incluídas como fatores aleatórios no Modelo Misto Linear Generalizado (GLMM) (Bolker *et al.*, 2009), sendo a distribuição de erros tipo “*Poisson*”, para as duas variáveis (riqueza e abundância). A análise foi conduzida por meio do pacote “*lme4*” (Bates *et al.*, 2006), função “*glmer*”. Todas as

variáveis foram testadas conjuntamente, entretanto, as não significativas ($p > 0,05$) foram retiradas a fim de simplificar o modelo. Foi utilizado o pacote “MuMIn” (Bartoń, 2015), função “r.squaredGLMM” (Nakagawa *et al.*, 2012) para obtenção do valor de R^2 . Para visualizar o efeito das variáveis significativas através de gráficos foi feito Modelo Linear Generalizado (GLMs) separadamente.

Para testar a hipótese de que a riqueza e a abundância de borboletas frugívoras aumentam com as dimensões das ilhas e diminuem com seu isolamento, foram utilizadas as métricas da comunidade de borboletas (riqueza e abundância de espécies acumuladas em toda a amostragem) como variáveis respostas e as variáveis da paisagem (área e perímetro de cada ilha, distância da ilha mais próxima e da mata contínua) como variáveis explicativas em um Modelo Linear Generalizado (GLM) (Bolker *et al.*, 2009) com distribuição de erros tipo “*Quasipoisson*” tanto para a riqueza, quanto para a abundância.

Para testar a hipótese de a composição de espécies de borboletas frugívoras não se estrutura ao acaso foi feita uma análise de partição temporal e espacial da diversidade, que é expressa pela riqueza de espécies e o índice de Sorensen (β_{SOR}). Sendo que alfa (α) é a riqueza presente em cada ilha, beta (β) é a diferença encontrada entre as ilhas e gama (γ) é a riqueza acumulada em todo o arquipélago. A partição aditiva da diversidade ($\beta = \gamma - \alpha$) foi utilizada para verificar a contribuição da diversidade alfa e beta na diversidade gama da comunidade de borboletas das ilhas florestais. Foram utilizados os pacotes “vegan” (Oksanen *et al.*, 2015) e “betapart” (Baselga *et al.*, 2013), e as funções “adipart” (Sólymos, 2008), “beta.pair” e “beta.temp” (Baselga & Orme, 2012). A função “beta.pair” calcula a partição da diversidade beta de vários locais (Baselga & Orme, 2012) e fornece informações sobre dissimilaridade entre ilhas. Para calcular os valores de dissimilaridade ao longo do tempo dentro de cada local, a função “beta.temp” utiliza duas matrizes, presença-ausência, dos mesmos locais e espécies em dois intervalos de tempo diferentes, sendo o *turnover* expressado pelo índice de Simpson (β_{SIM}) e o aninhamento pelo índice de Sorensen menos o índice de Simpson (β_{SNE}) (Baselga & Orme, 2012).

Para testar a dependência dos efeitos locais, da paisagem e da sazonalidade na composição de espécies de borboletas foi feita uma análise de Variância Multivariável por Permutações (PERMANOVA) (Anderson, 2001), com pacote “vegan” (Oksanen *et al.*, 2015), e a função “adonis”. Foi utilizada a composição da comunidade de borboletas como variável resposta e as variáveis da paisagem (perímetro e área da ilha, a distância da ilha mais próxima

e da mata contínua), da vegetação (abertura de dossel e abertura do sub-bosque) e sazonalidade (estações seca e chuvosa), como variáveis explicativas.

Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team 2015).

Resultados

Foram coletados 513 borboletas da família Nymphalidae, pertencentes à três subfamílias: Biblidinae (4), Charaxinae (5) e Satyrinae (504), sete tribos (Anaeini, Biblidini, Brassolini, Callicorini, Catonephelini, Preponini e Satyrini) e 43 espécies (Tabela 2). As espécies mais abundantes encontradas foram *Godartiana muscosa* (Satyrinae) com 188 indivíduos (36,7%), seguida por *Ypthimoides mimula* (Satyrinae) com 45 indivíduos (8,1%), e *Forsterinaria quantius* (Satyrinae) com 40 indivíduos (7,8%). Do total de 43 espécies, 21 foram *singletons* (ou seja, foram coletados apenas um exemplar de cada espécie), que representa 48,8% das espécies encontradas, e duas foram *dobletons* (ou seja, foram coletados apenas dois exemplares). Nenhuma espécie ocorreu em todas as ilhas. A riqueza de espécies variou de três (ilha 3) a 17 espécies (ilha 8) e a abundância de quatro indivíduos (ilha 6) a 100 indivíduos (ilha 10; Tabela 3). Com base no estimador de riqueza Jackknife 1, 66% das espécies foram coletadas (valor estimado 65,5 espécies).

Tabela 2 – Frequência de espécies de borboletas frugívoras coletadas em um arquipélago de ilhas florestais, Serra do Cipó, Brasil. Abundância por subfamília entre parênteses.

Espécies	Ilhas											Estação		Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Chuva	Seca	
Biblidinae (4)														
Tribo Biblidini														
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)									1				1	1
Tribo Callicorini														
<i>Callicore sorana</i> (Godart, [1824])									1			1		1
Tribo Catonephelini														
<i>Catonephele acontius</i> (Linnaeus, 1771)			1									1		1
<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)			1									1		1
Charaxinae (5)														
Tribo Preponini														
<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])				2				1				3		3
Tribo Anaeini														

<i>Fountainea ryphea</i> (Cramer, 1775)											1	1	
<i>Memphis moruus</i> (Fabrícus, 1775)	1										1	1	
Satyrinae (504)													
Tribo Brassolini													
<i>Blepolenis batea</i> (Hübner, [1821])	1	2	2	3	4	1					13	13	
<i>Caligo arisbe</i> (Hübner, [1822])			13	5	4	1	6	4			33	33	
<i>Dasyophthalma rusina</i> (Godart, [1824])	1	1			1						3	3	
<i>Eryphanis automedon</i> (Cramer, 1775)			3			1					3	1	4
<i>Oproptera sulcius</i> (Staudinger, 1887)				4	4	12	5				25		25
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])						1					1		1
Tribo Satirini													
<i>Carminda griseldis</i> (Weymer, 1911)				1							1		1
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])			8	1		1	22	8			17	23	40
<i>Godartiana muscosa</i> (A. Butler, 1870)	6	8	6	22	1	24	34	13	64	10	69	119	188
<i>Hermeuptychia</i> sp. 1 (Foster, 1964)	1		6								7		7
<i>Hermeuptychia</i> sp. 2 (Foster, 1964)	2										2		2
<i>Hermeuptychia</i> sp. 3 (Foster, 1964)									1		1		1
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, [1824])	1		14		3						1	17	18
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)			7		2	1				1	7	4	11
<i>Paryphthimoides</i> sp. 1 (Foster, 1964)			1								1		1
<i>Paryphthimoides</i> sp. 2 (Foster, 1964)			1		3							4	4
<i>Pharneuptychia phares</i> (Godart, [1824])			1								1		1
<i>Praepedaliodes phanias</i> (Hewitson, 1862)								1			1		1
<i>Satyrini</i> sp.1						1					1		1
<i>Satyrini</i> sp.2										1	1		1
<i>Satyrini</i> sp.3						1					1		1
<i>Satyrini</i> sp.4					1						1		1
<i>Satyrini</i> sp.5			1			1	2					4	4
<i>Satyrini</i> sp.6			1									1	1
<i>Satyrini</i> sp.7				1							1		1
<i>Yphthimoides affinis</i> (A. Butler, 1867)		1	4		1	1				1	2	6	8
<i>Yphthimoides cipoensis</i> (Freitas, 2004)										1	1		1
<i>Yphthimoides gabriela</i> (Barbosa, Freitas & Paluch, 2015)					2							2	2
<i>Yphthimoides mimula</i> (Hayward, 1954)	1	1	15	1	21			5	1		11	34	45
<i>Yphthimoides ochracea</i> (A. Butler, 1867)		1	1	2			22	5	5	3	25	14	39
<i>Yphthimoides pacta</i> (Weymer, 1911)								1			1		1
<i>Yphthimoides renata</i> (Stoll, 1780)					1	5		2	1		9		9

<i>Ypthimoides saltuensis</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	1	2	2	7	5	3	3	2	23	2	25			
<i>Ypthimoides straminea</i> (A. Butler, 1867)			2		1		1	2	2	4	6			
<i>Zischkaia pronophila</i> (Butler, 1867)		3							1	2	3			
<i>Zischkaia</i> sp.				1						1	1			
Total Geral	8	8	19	35	82	4	78	88	64	100	27	273	240	513

Tabela 3: *Singletons*, *doubletons*, riqueza e abundância de borboletas frugívoras de um arquipélago florestal associado à Serra do Cipó, Brasil.

Ilha	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Total
<i>Singletons</i>		3		1	3	2	1	4	4	1	2	21
<i>Doubletons</i>				1				1				
Abundância	8	8	19	35	82	4	78	88	64	100	27	513
Riqueza	3	6	9	8	16	4	14	17	13	10	11	43

Efeitos locais

A abertura do dossel das ilhas florestais variou de 7% à 29%. Não houve diferenças significativas na riqueza e abundância de borboletas em relação à abertura do dossel na estação chuvosa. Já na estação seca, a riqueza ($p < 0,001$) e abundância ($p < 0,001$) de espécies de borboletas foram maiores em ilhas com dossel mais aberto (Figura 3 a-b). A interação entre a abertura do dossel e a estação foi a variável que melhor explicou a abundância de borboletas ($F_{4,39} = 52,71$; $p < 0,001$; Tabela 4).

A cobertura do sub-bosque variou de 22% a 92%. Na estação chuvosa, a riqueza ($p < 0,001$) e a abundância ($p < 0,001$) de borboletas foram maiores em ilhas com menor cobertura de sub-bosque. A cobertura do sub-bosque variou de 22% à 83% na estação chuvosa (Figura 3 c-d). Na estação seca, não houve diferenças significativas na riqueza e abundância de borboletas em relação à cobertura de sub-bosque. A cobertura de sub-bosque variou de 48% a 92% na estação seca. A interação entre a cobertura vegetal do sub-bosque e a estação foi a variável que melhor explicou a riqueza de borboletas das ilhas florestais ($F_{4,39} = 7,218$; $p = 0,009$; Tabela 4).

Tabela 4: Análise dos modelos mostrando o efeito da abertura do dossel, cobertura do sub-bosque e sazonalidade sobre a riqueza e abundância de borboletas frugívoras das ilhas florestais associadas à Serra do Cipó, Brasil (riqueza $R^2=54,6$ $p=0,002$; abundância $R^2=82,1$ $p<0,001$). Não existe interação tripla ou interação entre sub-bosque e abertura do dossel. Em negrito estão os valores de melhor explicação para $F_{4,39}$. * indica relação significativa.

Variáveis	Riqueza		Abundância	
	F	p	F	p
Abertura do dossel (%)	0,010	0,649	11,407	< 0,001 *
Cobertura do sub-bosque (%)	4,085	0,061	18,612	0,04 *
Estação (seca e chuva)	3,250	< 0,001 *	0,525	< 0,001 *
Interação dossel + estação	3,707	0,020 *	52,711	< 0,001 *
Interação sub-bosque + estação	7,218	0,009 *	6,380	0,01 *

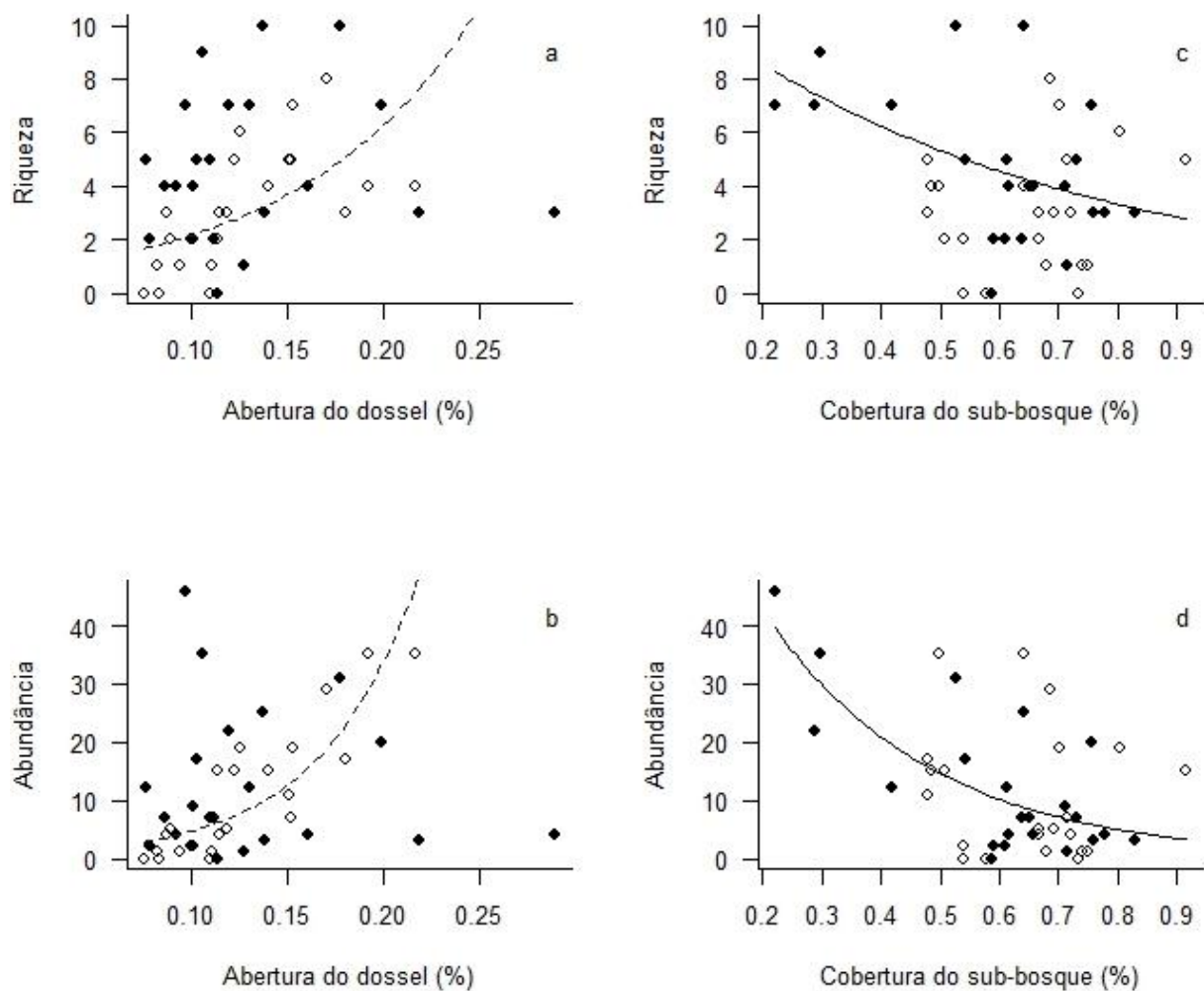


Figura 3: Efeito da abertura do dossel e da cobertura do sub-bosque sobre a riqueza e abundância de borboletas frugívoras, por estação (seca e chuvosa), baseado no modelo misto linear generalizado

simplificado (Tabela 4). a; b) Riqueza e abundância foram maiores em ilhas florestais com dossel mais aberto na estação seca (a: Riqueza, $p < 0,001$; b: Abundância, $p < 0,001$), na estação chuvosa não houve diferença significativa. c; d) Riqueza e abundância de borboletas foram maiores em ilhas florestais com menor cobertura de sub-bosque na estação chuvosa, (c: Riqueza, $p < 0,001$; d: Abundância, $p < 0,001$), na estação seca não houve diferença significativa. Legenda: Estação seca ---○---, estação chuvosa —●—.

A riqueza de borboletas frugívoras variou com a estação. Foi encontrado um maior número de espécies de borboletas na estação chuvosa que na estação seca ($p < 0,001$; Figura 4 a). Das 43 espécies coletadas, 36 espécies foram coletadas na estação chuvosa e 18 na estação seca. A média de espécies de borboletas por ilha foi 3,93, sendo que, na estação chuvosa, a média de espécies por ilha florestal foi 4,73 (SE =0,60; SD=2,80) e na estação seca foi 3,14 (SE=0,48, SD=2,25). Das 36 espécies coletadas da estação chuvosa, vinte e cinco espécies de borboletas foram coletadas apenas no período chuvoso. Das 18 espécies coletadas na estação seca, sete espécies de borboletas foram coletadas apenas no período seco. E das 43 espécies coletadas no total, 11 espécies de borboletas foram comuns aos dois períodos. Não houve diferenças significativas entre a abundância de borboletas na estação chuvosa e seca. Foram coletados 273 indivíduos de borboletas na estação chuvosa e 240 na seca. A média de indivíduos de borboletas por ilha foi de 11,66, sendo que não houve diferenças significativas entre as estações no modelo simplificado (Figura 4 b).

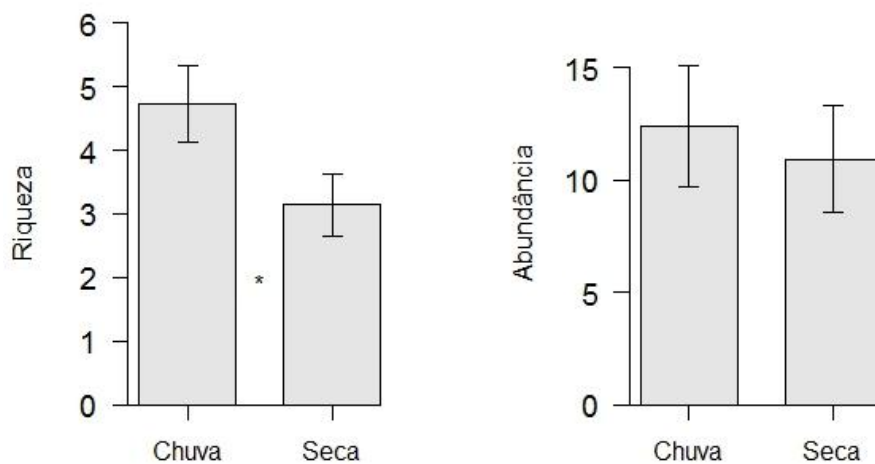


Figura 4: Riqueza e abundância de espécies de borboletas frugívoras em cada estação (seca e chuva), por ilha florestal, baseado no modelo misto linear generalizado simplificado (Tabela 4). a) Riqueza na estação chuvosa e seca ($p < 0,01$). b) Abundância na estação chuvosa e seca. * indica diferença significativa entre as duas estações.

Efeito da paisagem

As métricas da paisagem (área, perímetro, distância para a mata contínua e para a ilha mais próxima) não influenciaram a riqueza ou mesmo a abundância das borboletas frugívoras das ilhas florestais associadas à Serra do Cipó (riqueza $F_{3,6} = 0,3474$; $p = 0,8483$; abundância, $F_{3,6} = 0,3305$; $p = 0,8373$).

Composição de espécies

A partição espacial da diversidade mostrou que cada unidade amostral (ilha florestal) capturou em média 23,47% da diversidade total ($\alpha = 10,091$), uma diversidade maior que a esperada se os indivíduos se distribuíssem ao acaso 19,87% ($\alpha = 8,54$; $p < 0,001$; Figura 5). As borboletas estão menos agrupadas por ilha do que o esperado pelo acaso. A diversidade beta entre as ilhas ($\beta = 32,9$; 76,5%) foi menor do que o esperado pelo acaso ($\beta = 34,9$; 80%; $p < 0,001$). A contribuição para a diversidade total aumentou com a escala espacial, com variação entre ilhas de 76,5%. A escala que melhor explicou a diversidade de borboletas nas ilhas foi a Beta ($\beta_{SOR} = 0,66$), ou seja a diferença de diversidade entre as ilhas e não a riqueza da ilha. Essa diferença foi provocada principalmente pelo processo de *turnover* de espécies (76% do β , $\beta_{SIM} = 0,50$), tendo o processo de aninhamento explicado apenas 24% da diversidade beta ($\beta_{SNE} = 0,16$).

A análise de partição da diversidade beta temporal (decomposição do beta) indicou que a escala que melhor explicou a diversidade temporal de borboletas das ilhas foi o beta ($\beta_{SOR} = 0,70$). O *turnover* representou 79% ($\beta_{SIM} = 0,55$) dessa diferença enquanto o aninhamento ($\beta_{SNE} = 0,15$) representou 21%, seguindo um padrão similar à análise espacial.

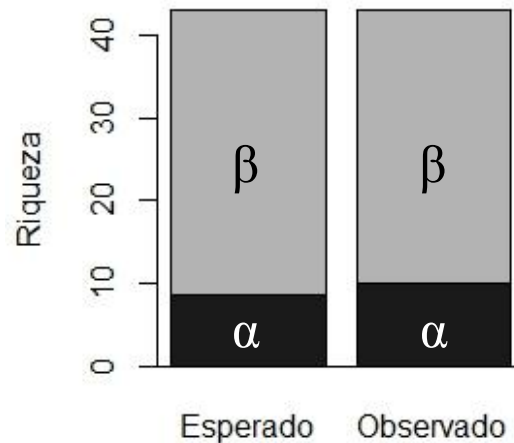


Figura 5: Diversidade de borboletas frugívoras observada e esperada nas ilhas florestais da Serra do Cipó. A diversidade alfa observada é maior que a esperada. A diversidade beta observada é menor que a esperada.

A composição de borboletas frugívoras nas ilhas florestais variou com a estação, área, abertura de dossel e distância da ilha mais próxima ($R^2 = 31,5$; Tabela 5). Desta forma, perímetro, cobertura do sub-bosque e distância para mata contínua não influenciaram significativamente a composição de espécies nas ilhas florestais.

Tabela 5: Variáveis que influenciam significativamente a composição de borboletas frugívoras nas ilhas florestais associadas à Serra do Cipó - MG. Valores de F, R^2 e p para variáveis testadas (Permanova; R^2 31,5 total)

Variáveis	F	R^2	p
Estação	2,5143	0,10136	0,001
Área	1,7940	0,07398	0,024
Abertura do dossel	1,7532	0,07245	0,022
Distância da ilha mais próxima	1,6326	0,06727	0,041

Discussão

Efeitos locais

A abertura do dossel influenciou positivamente a riqueza e a abundância de borboletas apenas na estação seca, revelando-se um fator estruturante da comunidade. Este resultado diverge dos reportados por Basset *et al.* (2012) em áreas de floresta tropical, onde não foram verificadas diferenças significativas na abundância de borboletas com a abertura do dossel.

Entretanto, Basset *et al.* (2012) observaram discreta amplitude de variação do dossel, com todas as áreas amostradas apresentando uma abertura de dossel inferior à seis por cento. As variações de riqueza de borboletas nas ilhas de florestas montanas podem ter alguma influência de espécies vindas da matriz do entorno das ilhas florestais. O conceito de matriz se refere à variedade de habitats que circundam os fragmentos, podendo ser formada por distintos habitats, sendo estes naturais ou não (Gascon, 2000), que atuam como um filtro ambiental (Gascon *et al.*, 1999) diferente para cada espécie ou grupo taxonômico. Neste estudo, as ilhas florestais estão imersas em uma matriz de campos rupestres.

O gênero com maior representatividade de espécies foi *Ypthimoides*, que é muito diverso tanto em áreas de Mata Atlântica quanto em áreas abertas de Cerrado da região central do Brasil (Freitas *et al.*, 2012). A abundância de espécies especialistas de floresta se concentram entre outubro e março (estação chuvosa), enquanto as espécies especialistas de matriz se concentram entre julho e setembro (estação seca) em áreas sob o processo de fragmentação florestal no domínio da Mata Atlântica (Brito *et al.*, 2014). Essa variação é devido às distintas estratégias de forrageio, reprodução e formas de evitar predadores, relacionadas a seu sucesso reprodutivo (Ribeiro *et al.*, 2010; Brito *et al.*, 2014). Algumas espécies de borboletas encontradas nas ilhas florestais durante a estação seca podem provir da matriz do entorno, sendo as ilhas florestais, para estas espécies, refúgios ecológicos. Na seca, as condições ambientais das ilhas florestais são mais favoráveis que às da matriz, mesmo para espécies adaptadas aos campos rupestres. Os campos rupestres apresentam altas temperaturas e baixa umidade nessa estação do ano. Padrão similar acontece em matas estacionais decíduais, onde a maior abundância de borboletas em áreas mais abertas ocorre pela grande representatividade das borboletas adaptadas à forte incidência solar. No entanto, esta região é caracterizada por altas temperaturas durante a estação seca, quando esta relação positiva deixa de ocorrer (Nobre *et al.*, 2012). Uma grande densidade de espécies generalistas em pequenos fragmentos pode refletir o que há na paisagem circundante (Tscharntke *et al.*, 2002). As variações nas respostas dos insetos a ambientes fragmentados são dependentes da matriz do entorno, com influência na migração ou isolamento das espécies entre fragmentos (Ricketts, 2001; Baum *et al.*, 2004; Rösh *et al.*, 2013). Algumas espécies encontradas durante a estação seca nas ilhas florestais, provavelmente oriundas da matriz de campos rupestres, foram mais abundantes em habitats com dossel mais aberto porque já possuem uma resistência natural a baixos níveis de umidade, altas temperaturas e forte incidência solar (e.g. *Fountainea ryphea* e *Hamadryas feronia*; Brito *et al.*, 2014).

A maior riqueza e abundância de borboletas verificada em ilhas com dossel mais aberto na estação seca também pode estar relacionada com a grande representatividade da subfamília Satyrinae e pela transição entre as bordas das ilhas florestais e a matriz formada por campos rupestres. Tais ilhas hospedam tanto espécies de floresta quanto espécies de ambiente aberto (ver Ramos, 2000; Furlanetti, 2010; Brito *et al.*, 2014). Borboletas da linhagem satyroide possuem grande representatividade da riqueza da família Nymphalidae das comunidade de borboletas neotropicais (Ribeiro *et al.*, 2010). Ambientes de ecótonos formados por um gradiente de florestas à gramíneas ruderais, podem abrigar uma maior fauna de Satyrinae, sendo que é esperado uma maior abundância em campos (Ribeiro, 2006). Nas bordas de fragmentos, assim como em clareiras, ocorre uma intensa regeneração e crescimento de plantas pioneiras, revelando uma elevada produtividade, capaz de manter um alto número de espécies e diversidade de borboletas (Ramos, 2000). Trabalhos com clareiras apontam para uma alteração na composição das espécies de borboletas em ambientes de ecótono (Basset *et al.*, 2012; Pardonnet *et al.*, 2013), revelando uma maior diversidade de borboletas (Pardonnet *et al.*, 2013). Considerando que os fragmentos sofrem fortemente os efeitos de borda (ver Wirth *et al.*, 2008), espera-se um grande número de espécies da subfamília satyrinae nas ilhas estudadas (ver Ramos, 2000).

Na estação chuvosa, a riqueza e a abundância de borboletas foram maiores em ilhas com menor cobertura de sub-bosque, enquanto essas diferenças não foram verificadas na estação seca. A alta cobertura do sub-bosque pode dificultar a dispersão de algumas espécies, visto que muitos satyrineos possuem um padrão de vôo baixo (Uehara-Prado *et al.*, 2005). Em sistema de pousio de agricultura (*fallows*) na Finlândia, a abundância da maioria das borboletas foi correlacionada com a cobertura vegetal do solo, sendo maior nas pastagens de pousios de curto prazo (menor altura do pasto), que nas pastagens de pousios de longo prazo (maior altura do pasto) (Toivonen *et al.*, 2015). Há evidências que a densidade da vegetação pode dificultar o movimento de insetos (Zehm *et al.*, 2003). Por exemplo, a vegetação muito densa altera o comportamento de fuga dos gafanhotos que acabam caindo no solo ou fazendo voos muito longos, expondo-se à predação (Zehm *et al.*, 2003). Algumas cigarrinhas (*Auchenorrhyncha*) também são afetadas negativamente pela alta densidade da cobertura vegetal (Strauss & Biedermann, 2005). Entretanto, para besouros rola-bosta essa influência não foi registrada, embora a complexidade da vegetação seja a variável mais importante a comunidade de rola-bosta em áreas de Cerrado (Macedo, 2013). Em estudo conduzido em diferentes áreas na região central da Europa, Zellweger *et al.* (2016) registraram a

heterogeneidade estrutural do sub-bosque como o indicador mais importante para explicar o aumento da riqueza de espécies de borboletas. Em áreas mais abertas, que possuem o dossel mais aberto ou em ambientes de borda, a heterogeneidade estrutural do sub-bosque tende a aumentar, promovendo um ambiente mais iluminado, e assim, com mais recurso para as borboletas, como por exemplo plantas hospedeiras e frutos (Zellweger *et al.*, 2016). Contudo, um ambiente com maior cobertura do sub-bosque pode não ser mais heterogêneo, visto que pode haver dominância de espécies vegetais. Ao comparar área fragmentada, restaurada e de pasto, Furlanetti (2010) encontrou uma correlação negativa entre a riqueza de borboletas e a densidade de vegetação herbácea.

A maior quantidade de espécies de borboletas frugívoras na estação chuvosa está provavelmente relacionada ao ciclo reprodutivo anual desta família, que em geral, segue o ciclo fenológico de suas plantas hospedeiras e a variação de temperatura, diminuindo com a falta de recurso e queda de temperatura (Brown, 1992). Comunidades de borboletas neotropicais normalmente são mais abundantes e ricas em espécies na estação chuvosa, em resposta à uma maior disponibilidade de recursos (DeVries *et al.*, 1997). Entretanto, os resultados deste trabalho não apontaram diferenças significativas na abundância de borboletas entre estações. No trabalho de Basset *et al.* (2012), em três áreas de floresta tropical, foram registrados padrões distintos. Em uma dessas áreas, Papua Nova Guiné, a abundância de borboletas diminuiu na estação seca, enquanto nas outras duas áreas, Tailândia e Panamá, não houve diferenças de abundância entre as estações seca e chuvosa. As diferenças entre sítios amostrais registradas por Basset *et al.* (2012) apontam a ausência de um padrão geral estabelecido, e para o papel do habitat na variação ou não da abundância de borboletas. Contudo, a abundância de borboletas nas ilhas florestais está enviesada pela presença da espécie *Godartiana muscosa*, a qual representa 36% dos indivíduos coletados, sendo 69 na estação chuvosa e 119 na seca. Quando esta espécie é excluída da análise é possível verificar uma diferença significativa da abundância de borboletas frugívoras entre estações. Nas áreas abertas de campo rupestre da Serra do Cipó, Beirão (2016) coletou apenas 4 exemplares de *Godartiana muscosa* em dois anos de coletas trimestrais. Silva *et al.* (2015) coletaram 87 indivíduos dessa espécie em uma Área de Proteção Especial, localizada em área urbana, sendo que a maior abundância foi encontrada em mata ciliar. Também já foi registrada como espécie mais abundante em fragmento de Mata Atlântica (Ribeiro, 2006). Estes dados indicam que embora populações dessa espécie possuam preferência ao ambiente florestal (Brito *et al.*, 2014), possui resiliência a modificações do habitat e à seca.

Efeito da paisagem

A hipótese que a riqueza e a abundância de borboletas frugívoras aumentam com as dimensões das ilhas e diminuem com o seu isolamento não foi corroborada. Krauss *et al.* (2003) também não registraram diferenças na riqueza em relação ao isolamento. Em fragmentos na Amazônia, Brown Jr & Hutchings (1997) não encontraram aumento do número de espécies com o aumento da área na magnitude prevista pela Teoria de Biogeografia de ilhas. Em ambiente antropicamente fragmentado na Alemanha, a riqueza de borboletas mais especializadas foi reduzida em pequenos fragmentos. Já a riqueza de borboletas mais generalistas foi apenas levemente reduzida, ao passo que houve aumento de sua abundância (Tschamntke *et al.*, 2002). De acordo com MacArthur & Wilson (1967), as ilhas de tamanhos extremamente pequenos possuem um *turnover* tão rápido que as taxas de extinção se tornam independentes da área. Assim, um pequeno aumento na área pode significar um aumento no número de espécies. Em ilhas britânicas também não foi verificada esta relação devido ao alto intercâmbio de espécies entre as ilhas e o continente (Hockin, 1981). Em estudo com fragmentos de Mata Atlântica, Ribeiro (2006) também não registrou correlação entre riqueza e abundância com a área, concluindo que a matriz do entorno é mais importante como determinante da fauna de borboletas que as dimensões do fragmento. No estudo conduzido por Ribeiro *et al.* (2008) a matriz não representou um ambiente inóspito, podendo conter plantas hospedeiras para as lagartas de borboletas (Ribeiro *et al.*, 2008), assim como campos (Öckinger & Smith, 2007; Toivonen *et al.*, 2015). A matriz também pode mostrar-se como um habitat para reprodução ou dispersão (Gascon *et al.*, 1999), sendo utilizada por algumas espécies de borboletas como parte funcional do seu habitat (Brito *et al.*, 2014). Em área naturalmente fragmentada, Marini-Filho & Martins (2010) também não registraram a matriz como uma barreira ou impedimento ao movimento das borboletas frugívoras. Já Ricketts (2001) sugere que o tipo de matriz influencia no isolamento de fragmentos. Entretanto, para alguns *taxa* a matriz não oferece resistência em consequência de sua vagilidade (Ricketts, 2001). No entanto, Ricketts (2001) trabalhou em sistemas fragmentados de campos abertos imersos em matriz florestal, cenário exatamente inverso tanto do presente estudo quanto do conduzido por Marini-Filho & Martins (2010). Já Uehara-Prado *et al.* (2007) registraram um aumento da riqueza de borboletas com o aumento do tamanho dos fragmentos, sem efeitos sobre a abundância, pois aparentemente as borboletas estavam mais relacionadas com as plantas hospedeiras que com o tamanho dos fragmentos, sendo que a composição de espécies

variou com a área dos fragmentos. Brito *et al.* (2014) verificaram que a influência da área e do isolamento é dependente da espécie. Espécies especialistas de florestas são encontradas em maior número em fragmentos com maior área e melhor nível de conectividade. Já espécies tolerantes aos habitats da matriz tem sua abundância aumentada com a diminuição da cobertura florestal (Brito *et al.*, 2014).

Composição de espécies

A heterogeneidade entre as ilhas florestais foi um importante preditor da composição de espécies de borboletas, estando positivamente correlacionados (Loos *et al.*, 2014). A heterogeneidade do habitat influencia fortemente os padrões de diversidade beta das borboletas frugívoras, assim como de outros artrópodes (Gonçalves-Souza *et al.*, 2015). A hipótese de que a composição de espécies de borboletas não está distribuída ao acaso entre as ilhas florestais foi corroborada, pois a diversidade beta entre ilhas foi diferente da esperada pelo acaso. Os fatores que influenciaram a composição de borboletas frugívoras no arquipélago de ilhas florestais foram: sazonalidade, abertura do dossel, área da ilha e distância de outras ilhas florestais. Além da diversidade beta ser diferente do esperado pelo acaso, a diversidade alfa foi maior que o esperado pelo acaso, indicando que as espécies de borboletas não estão agrupadas por ilha. O processo de *turnover* foi a principal fonte de variação da diversidade β temporal e espacial das espécies de borboletas frugívoras das ilhas florestais. A alta taxa de *turnover* de espécies entre ilhas indica que a escala local tem papel fundamental na estruturação da comunidade de borboletas. Outros trabalhos também destacam maior importância da escala local para comunidades de borboletas (Brown Jr & Freitas 2000; Ribeiro *et al.* 2012), lagartas (Gonçalves-Souza *et al.*, 2015) e outros artrópodes (Marques & Schoereder, 2013; Gonçalves-Souza *et al.*, 2015). Os dados aqui reportados apontam para a importância de cada ilha florestal na manutenção da estrutura e conservação das comunidades de borboletas frugívoras associadas à todo o arquipélago florestal.

A composição das borboletas frugívoras das ilhas florestais é dependente tanto de efeitos locais, quanto da paisagem e da sazonalidade. Algumas espécies registradas em ilhas com dossel mais aberto não foram encontradas naquelas com dossel mais fechado e vice-versa. O mesmo acontece em ilhas maiores e menores, assim como em ilhas próximas e mais distantes de alguma outra ilha ou mata contínua. Essa diferença de composição também ocorre entre estação seca e chuvosa. Cada uma dessas variáveis possui baixo valor de

explicação. No entanto, as quatro variáveis, quando juntas, explicam 31,5% da composição das espécies de borboletas do arquipélago florestal. Recomendam-se que estudos não se limitem a padrões de riqueza, pois a composição de espécies de borboletas é um ótimo indicador ecológico (Uehara-Prado *et al.*, 2009). Comparando mata contínua e fragmentos, Uehara-Prado *et al.* (2007) constataram que a fragmentação não afetou a riqueza de borboletas frugívoras. Entretanto, espécies muito abundantes nos fragmentos apresentaram padrão inverso na mata contínua e vice-versa.

Outros trabalhos também demonstraram que a composição de borboletas pode variar de acordo com a estação (e.g. Basset *et al.*, 2012; Brito *et al.*, 2014). No presente estudo, foram coletadas 25 espécies somente na estação chuvosa, sete na estação seca, e 11 nas duas. Das espécies exclusivas, 17 foram *singletons* na estação chuvosa e quatro na estação seca. Ou seja, além de hospedar mais espécies, a estação chuvosa também hospeda mais espécies raras (pouco abundantes). As sete espécies que foram coletadas exclusivamente na estação seca foram: *Hamadryas feronia*, *Fountainea ryphea*, *Paryphthimoides* sp. 2, *Satyrini* sp.5, *Satyrini* sp.6, *Yphthimoides gabriela*, *Zischkaia* sp. Há registros da espécie *Fountainea ryphea* (Charaxinae) percorrendo uma distância de 870 m (Marini-Filho & Martins, 2010). Espécies da família Charaxinae se dispersam muito bem e predominam em áreas abertas da Serra da Canastra (Marini-Filho & Martins, 2010). A tribo Brassolini (79 indivíduos) ocorreu predominantemente na estação chuvosa. Apenas um indivíduo dessa tribo foi coletado na estação seca, *Eryphanis automedon*. Enquanto 78 indivíduos foram coletados em estação chuvosa, pertencentes às espécies *Blepolenis batea* (13), *Caligo arisbe* (33), *Dasyophthalma rusina* (3), *Opoptera sulcius* (25), *Opsiphanes invirae* (1), *Eryphanis automedon* (3). A tribo Brassolini apresenta pico de detectabilidade em janeiro, podendo essa característica refletir uma alta flutuação sazonal (Ribeiro *et al.*, 2015). Indivíduos da tribo Brassolini foram encontrados em quase todas as ilhas exceto nas ilhas “1” e “6”. As ilhas florestais “1” e “6” não possuem características exclusivas em comparação às demais quando se considera os parâmetros testados neste trabalho. Lagartas de *Brassolini* se alimentam de Poaceae e Arecaceae, seguindo um padrão ancestral da linhagem satyróide (Penz, 2007) e no interior das ilhas ocorrem espécies pertencentes à ambas as famílias (Coelho *et al.*, 2016). Trabalhando em fragmentos de Mata Atlântica e uma mata contínua, Uehara-Prado *et al.* (2007) registraram maior abundância de espécies pertencentes à subfamília Brassolinae — recentemente renomeada como tribo Brassolini — em mata contínua que na paisagem fragmentada. Já Francesconi *et al.* (2013) coletaram brassolinaes apenas no interior florestal,

estando ausentes em região de borda. Brown Jr & Freitas (2000) estudaram borboletas de áreas de Mata Atlântica do Brasil inteiro, e notaram que brassolinaes estão fortemente correlacionados com a vegetação em mosaico.

A abertura do dossel teve influência sobre a riqueza, abundância (de acordo com a estação) e também sobre a composição de espécies. Apenas três espécies, *Hermeuptychia* sp.3, *Ypthimoides renata*, *Ypthimoides saltuensis* ocorreram na ilha “10”, com dossel mais aberto. Enquanto a espécie *Hermeuptychia* sp.3, representada por apenas um exemplar, ocorreu apenas em ilhas com dossel mais fechado. Já *Ypthimoides renata* e *Ypthimoides saltuensis* foram bem abundantes e comuns tanto em ilhas com dossel mais aberto quanto naquelas com dossel mais fechado.

A área das ilhas não influenciou a riqueza ou abundância de borboletas. Contudo, a composição de borboletas frugívoras das ilhas variou em função da área. As espécies: *Hamadryas feronia*, *Opsiphanes invirae*, *Praepedaliodes phanias* e *Ypthimoides pacta*, ocorreram apenas na ilha maior (ilha 9, que possui 358 mil m² de área), enquanto *Ypthimoides cipoensis*, *Ypthimoides* sp.2 e *Hermeuptychia* sp.2 ocorreram apenas em ilhas menores (ilhas 3 e 11, que possuem cerca de 16 mil m² de área). *Hamadryas feronia* e *Opsiphanes invirae* são espécies que preferem habitats herbáceos e arbustivos, mais abertos, semelhantes à matriz de campos rupestres, que ambiente florestal (Brito *et al.*, 2014). Já *Ypthimoides* é um gênero encontrado tanto em florestas quanto em habitats abertos de Cerrado (Freitas *et al.*, 2012). Ilhas grandes e pequenas hospedaram tanto espécies características de habitats abertos, quanto espécies de habitats florestais.

Os parâmetros indicadores de isolamento das ilhas florestais (distância da mata contínua e distância da ilha mais próxima) não influenciaram a riqueza ou abundância de borboletas. Entretanto, a proximidade com outras ilhas está relacionada à composição de borboletas das ilhas florestais. Em ecossistemas de mata de galeria sob o domínio do Cerrado, Marini-Filho & Martins (2010) registraram uma média de distância percorrida por espécies de borboletas no valor de 369 ± 215 m. A subfamília Satyrinae representou 50% do registro desses eventos de dispersão (Marini-Filho & Martins, 2010). Esta subfamília também possui maior representatividade no presente trabalho, sendo possível que seus indivíduos utilizem os fragmentos florestais como *stepping stones* durante migrações.

Considerações finais

Os resultados aqui reportados mostraram que a riqueza e abundância de borboletas frugívoras foram maiores em ilhas com maior abertura do dossel e menor cobertura de sub-bosque, sendo esse aumento dependente da sazonalidade. Os resultados também mostraram que as métricas da paisagem (e.g. área, perímetro e isolamento da ilha) não tiveram nenhum efeito sobre riqueza e a abundância de borboletas frugívoras. As composições de borboletas frugívoras dos arquipélagos florestais não se estruturam ao acaso, sendo dependentes tanto de efeitos locais quanto da paisagem, tendo o mecanismo de *turnover* a principal fonte de variação de sua diversidade β . Assim, os parâmetros do habitat local foram mais importantes que os da paisagem na estruturação das comunidades de borboletas dos arquipélagos florestais associados à Serra do Cipó. Preservar o complexo de ilhas é de grande importância para a manutenção da diversidade de borboletas frugívoras. Uma ilha separada do sistema não abriga a diversidade encontrada em todo o arquipélago.

Referências bibliográficas

- Agrawal, A.A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A.E., Cáceres, C., Doak, D.F., Post, E., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G. & Werner, E. (2007) Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 145–152.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L. & Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**, 711–728.
- Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32–46.
- Bartoń, K. (2015) MuMIn: Community Ecology Package. R package version 1.15.6. <<https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>> 13 march 2016.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134–143.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808–812.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., Bortoli, J.D., Leprieur, F. (2013) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. <<http://CRAN.R-project.org/package=betapart>> 13 march 2016.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Grothendieck, G. (2006) lme4: Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4. <<https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>> 13 march 2016.
- Beirão, M.V. (*In press*) Butterfly diversity along a elevation gradient of Campos Rupestres.
- Basset, Y., Charles, E., Hammond, D.S. & Brown, V.K. (2001) Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 1045–1058.
- Basset, Y., Eastwood, R., Sam, L., Lohman, D.J., Novotny, V., Treuer, T., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Pierce, N.E., Bunyavejchewin, S., Sakchoowong, W., Kongnoo, P. & Osorio-Arenas, M. A. (2011) Comparison of rainforest butterfly assemblages across three biogeographical regions using standardized protocols. *The Journal of Research*

on the *Lepidoptera*, **44**, 17–28.

- Basset, Y., Eastwood, R., Sam, L., Lohman, D.J., Novotny, V., Treuer, T., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Pierce, N.E., Bunyavejchewin, S., Sakchoowong, W., Kongnoo, P. & Osorio-Arenas, M. A. (2012) Cross-continental comparisons of butterfly assemblages in tropical rainforests: Implications for biological monitoring. *Insect Conservation and Diversity*, **6**, 223–233.
- Baum, K.A., Haynes, K.J., Dilleuth, F.P. & Cronin, J.T. (2004) The Matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. **85**, 2671–2676.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 127–135.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, **73**, 1045–1055.
- Braga, L. & Diniz, I.R. (2015) Importance of Habitat Heterogeneity in Richness and Diversity of Moths (Lepidoptera) in Brazilian Savanna. *Environmental Entomology*, **44**, 1–10.
- Brito, M.M., Ribeiro, D.B., Raniero, M., Hasui, É., Ramos, F.N. & Arab, A. (2014) Functional composition and phenology of fruit-feeding butterflies in a fragmented landscape: Variation of seasonality between habitat specialists. *Journal of Insect Conservation*, **18**, 547–560.
- Brown Jr, K.S. & Freitas, A.V.L. (2000) Atlantic forest butterflies: Indicators for landscape conservation. *Biotropica*, **32**, 934–956.
- Brown Jr, K.S. & Hutchings, R.W. (1997) Disturbance, Fragmentation, and the Dynamics of Diversity in Amazonian Forest Butterflies. *Tropical Forest Remnants - Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*, **1**, 91–110.
- Brown Jr, K.S. (1992) Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (ed. Morellato, L.P.C.). pp. 142-186. Editora da UNICAMP, São Paulo, Brasil.
- Canals G.R. (2003) *Mariposas de Misiones*. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.

- Coelho M.S., Fernandes G.W., Pacheco P., Diniz V., Meireles A., Santos R.M., Carvalho F.A., Negreiros D. (*In press*) Archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands: new insights and perspectives. *Ecology and Conservation of mountain-top grasslands in Brazil* (ed. Fernandes, G.W.). Springer, New York.
- Coelho, M.S., Neves, F.S., Perillo, L.N. & Fernandes, G.W. (*in press*) Natural islands of forests on headwater ecosystems threatened by fire.
- Coelho, M.S. (2014) Os Capões de Mata da Cadeia do Espinhaço : padrões e processos ecológicos. *Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil.*
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994) Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **345**, 101–118.
- DeVries, P.J., Murray, D. & Lande, R. (1997) Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**, 343–364.
- DeVries, P.J. (1987) *Butterflies of Costa Rica: and Their Natural History. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton, EUA.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning, J. C., Wright, S. J. (2002) Beta diversity in tropical forests – response. *Science*, **295**, 636- 637.
- Englund, G., Johansson, F., Olofsson, P., Salonsaari, J. & Ohman, J. (2009) Predation leads to assembly rules in fragmented fish communities. *Ecology Letters*, **12**, 663–671.
- Fernandes, G.W. & Price, P.W. (1992) The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, **90**, 14–20.
- Francesconi, W., Nair, P.K.R., Levey, D.J., Daniels, J. & Cullen, L. (2013) Butterfly distribution in fragmented landscapes containing agroforestry practices in Southeastern Brazil. *Agroforestry Systems*, **87**, 1321–1338.
- Freitas, A.V.L., Agra, I.C., Santos, J.P., Carreira, J.Y.O., Ribeiro, D.B., Melo, D.H.A., Rosa, A.H.B., Marini-Filho, O.J., Accacio, G.M. & Uehara-Prado, M. (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología*, **40**, 209–218.
- Freitas, A.V.L., Kaminski, L.A., Mielke, O.H.H., Barbosa, E.P. & Silva-Brandão, K.L. (2012) A new species of *Ypthimoides* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the

- southern Atlantic forest region. *Zootaxa*, **3526**, 31–44.
- Freitas, A.V.L., Francini, R.B., Brown, K.S. (2003) Insetos como Indicadores Ambientais. *Métodos de Estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre*. (ed. Cullen Jr. L. C., Valadares-Padua & R. Rudran), pp.19-41. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- Furlanetti, P.R.R. (2010) A comunidade de borboletas frugívoras de áreas em processo de restauração, fragmentos de floresta estacional semidecidual e pastagens. *Dissertação de mestrado Universidade Estadual Paulista, Brasil*.
- Gascon, C. (2000) Receding forest edge and Vanishing Reserves. *Science*, **288**, 1356–1358.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M. & Borges, S. (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, **91**, 223–229.
- Giulietti, A.M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., Meguro, M. & Wanderley, M.G.L. (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, **9**, 1–151.
- Gonçalves-Souza, T., Araújo, M.S., Barbosa, E.P., Lopes, S.M., Kaminski, L.A., Shimizu, G.H., Santos, A.J. & Romero, G.Q. (2015) Fine-scale beta-diversity patterns across multiple arthropod taxa over a Neotropical latitudinal gradient. *Biotropica*, **47**, 588–594.
- Gotelli, N.J. & Mccabe, D.J. (2002) Species co-occurrence : A meta-analysis of J. M. Diamond’s assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091–2096.
- Gries, R., Louzada, J., Almeida, S., Macedo, R. & Barlow, J. (2012) Evaluating the impacts and conservation value of exotic and native tree afforestation in Cerrado grasslands using dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 175–185.
- Grime, J.P., Pierce, S. (2012) The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Hockin, D.C. (1981) The environmental determinants of the insular butterfly faunas of the British isles. *Biological Journal of the Linnean Society*, **16**, 63–70.
- Houlihan, P.R., Harrison, M.E. & Cheyne, S.M. (2013) Impacts of forest gaps on butterfly diversity in a Bornean peat-swamp forest. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, **16**, 67–

- Jamoneau, A., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D. & Decocq, G. (2012) Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography*, **35**, 124–133.
- Janzen, D.H. (1988) Ecological characterization of a Costa Rican Dry Forest caterpillar Fauna. *Biotropica*, **20**, 120–135.
- Julião, G.R., M E C Amaral, Fernandes, G.W. & Oliveira, E.G. (2004) Edge effect and species – area relationships in the gall-forming insect fauna of natural forest patches in the Brazilian Pantanal. *Biodiversity & Conservation*, **13**, 2055–2066.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2003) How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography*, **30**, 889–900.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E.L. & Capretz, R.L. (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, **87**, 469–482.
- Loos, J., Dorresteyn, I., Hanspach, J., Fust, P., Rakosy, L. & Fischer, J. (2014) Low-intensity agricultural landscapes in Transylvania support high butterfly diversity: Implications for conservation. *PLoS ONE*, **9**.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, EUA.
- Macedo, R.D.S. (2013) Dung Beetle Community Responses to the Land Use Changes and Dung Types in the Brazilian Savannas (Cerrado). *Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras, Brasil*.
- Madeira, J. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipo. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463–479.
- Major, R.E., Christie, F.J., Gowing, G., Cassis, G. & Reid, C.A.M. (2003) The effect of habitat configuration on arboreal insects in fragmented woodlands of south-eastern Australia. *Biological Conservation*, **113**, 35–48.
- Malcolm, J.R. (1994) Edge effects in central smazonian forest fragments. *Ecology*, **75**, 2438–

2445.

- Marini-Filho, O.J. & Martins, R.P. (2010) Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *Journal of Insect Conservation*, **14**, 401–411.
- Marques, T. & Schoereder, J.H. (2013) Ant diversity partitioning across spatial scales: Ecological processes and implications for conserving Tropical Dry Forests. *Austral Ecology*.
- Marsden, S.J., Fielding, A.H., Mead, C. & Hussin, M.Z. (2002) A technique for measuring the density and complexity of understorey vegetation in tropical forests. *Forest Ecology and Management*, **165**, 117–123.
- Medianero, E., Ibáñez, A. & Nieves-Aldrey, J.L. (2010) The importance of Beta Diversity in local gall-inducing arthropod distribution. *Neotropical entomology*, **39**, 365–370.
- Meguro, M., Pirani, J.R., Mello-Silva, R. & Giulietti, A.M. (1996) Caracterização florística e estrutural de matas ripárias e capões de altitude da Serra do Cipó, Minas Gerais. *Boletim de Botânica*, **15**, 13–29.
- Metzger, J.P. (2003a) Delineamento de experimentos numa perspectiva de ecologia da paisagem. In: *Métodos de Estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre*. (eds L. Cullen, C. Valadares-Padua and R. Rudrian), 2nd edn. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, p 652.
- Metzger, J.P. (2003b) Estrutura da paisagem: uso adequado de métricas. In: *Métodos de Estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre*. (eds L. Cullen, C. Valadares-Padua and R. Rudran), 2nd edn. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, p 652.
- Meyer, B., Gaebele, V. & Steffan-Dewenter, I.D. (2007) Patch size and landscape effects on pollinators and seed set of the Horseshoe Vetch, *Hippocrepis comosa*, in an agricultural landscape of Central Europe. *Entomologia Generalis*, **30**, 173–185.
- Nakagawa, Schielzeth & Johnson, P. (2012) r.squaredGLMM. <<https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>> 13 march 2016.
- Nobre, C.E.B., Iannuzzi, L. & Schlindwein, C. (2012) Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian Semiarid Area. *ISRN Zoology*, 1–8.

- Oles, A., Pau, G., Smith, M., Sklyar, O., Huber, W., Barry J., Marais, P.A. (2012) EBImage: Community Ecology Package. R package version 4.10.1. <<http://bioconductor.org/biocLite.R>> 13 march 2016.
- Öckinger, E. & Smith, H.G. (2007) Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 50–59.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2015) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-1. <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>> 13 march 2016.
- Özden, Ö., Ciesla, W.M., Fuller, W.J. & Hodgson, D.J. (2008) Butterfly diversity in Mediterranean islands and in Pentadaktylos Pinus brutia forests of Cyprus. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2821–2832.
- Pardonnet, S., Beck, H., Milberg, P. & Bergman, K.O. (2013) Effect of tree-fall gaps on fruit-feeding nymphalid butterfly assemblages in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, **45**, 612–619.
- Peck, S.B., Wigfull, P. & Nishida, G. (1999) Physical correlates of insular species diversity: the insects of the Hawaiian islands. *Annals of the Entomological Society of America*, **92**, 529–536.
- Penz, C.M. (2007) Evaluating the monophyly and phylogenetic relationships of Brassolini genera (Lepidoptera, Nymphalidae). *Systematic Entomology*, **32**, 668–689.
- Price, P.W. (1997) *Insect Ecology*. Wiley & Sons, EUA.
- Ramos, F.A. (2000) Nymphalid butterfly communities in an amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **35**, 29–41.
- Reis Jr., R., Oliveira M.L., Borges G.R.A. (2009) RT4Bio. <https://www.researchgate.net/publication/282808626_RT4Bio_-_R_Tools_for_Biologists> 13 march 2016.
- Ribeiro, D.B. (2006) A Guilda de Borboletas frugívoras em uma paisagem fragmentada no Alto Paraíba - SP. *Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Campinas, Brasil*.
- Ribeiro, D.B., Prado, P.I., Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. (2008) Additive partitioning of

- butterfly diversity in a fragmented landscape: Importance of scale and implications for conservation. *Diversity and Distributions*, **14**, 961–968.
- Ribeiro, D.B., Prado, P.I., Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. (2010) Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the atlantic forest. *Biotropica*, **42**, 710–716.
- Ribeiro, D.B., Batista, R., Prado, P.I., Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. (2012) The importance of small scales to the fruit-feeding butterfly assemblages in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, **21**, 811–827.
- Ribeiro, D.B., Williams, M.R., Specht, A. & Freitas, A.V.L. (2015) Vertical and temporal variability in the probability of detection of fruit-feeding butterflies and moths (Lepidoptera) in tropical forest. *Austral Entomology*, **55**, 112–120.
- Richerson, P.J. & Lum, K. (1980) Patterns of plant species diversity in california: relation to weather and topography. *The American Naturalist*, **116**, 504–536.
- Ricketts, T.H. (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, **158**.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Rösh, V., Tschardt, T., Scherber, C. & Batáry, P. (2013) Landscape composition, Connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 387–394.
- Shreeve, T.G., Dennis, R.L.H., Roy, D.B. & Moss, D. (2001) An ecological classification of British butterflies: Ecological attributes and biotope occupancy. *Journal of Insect Conservation*, **5**, 145–161.
- Silva, A.R.M., Castro, C.O. de, Mafia, P.O., Mendonça, M.O.C., Alves, T.C.C. & Beirão, M. do V. (2012) Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) de uma área urbana (Área de Proteção Especial Manancial Cercadinho) em Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica*, **12**.
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L. & Lambers, H. (2015) Ecology and

- evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil*, 1–24.
- Simberloff, D. (1976) Experimental Zoogeography of Islands : Effects of Island Size. *Ecology*, **57**, 629–648.
- Singer, M. & Ehrlich, P. (1991) Host specialization of satyrine butterflies, and their responses to habitat fragmentation in Trinidad. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **30**, 248–256.
- Sólymos, P. (2008) *adipart*. <<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>>13 march 2016.
- Southwood, T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52**, 3-18.
- Strauss, B. & Biedermann, R. (2005) The use of habitat models in conservation of rare and endangered leafhopper species (Hemiptera, Auchenorrhyncha). *Journal of Insect Conservation*, **9**, 245–259.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P. & Peres, C.A. (2010) Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, **143**, 2328–2340.
- Tabarelli, M., Cardoso da Silva, J.M. & Gascon, C. (2004) Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 1419–1425.
- Tabarelli, M., Lopes, A. V. & Peres, C.A. (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, **40**, 657–661.
- Toivonen, M., Herzon, I. & Kuussaari, M. (2015) Community composition of butterflies and bumblebees in fallows: niche breadth and dispersal capacity modify responses to fallow type and landscape. *Journal of Insect Conservation*, **20**, 23–34.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. (2002) Contribution of Small Habitat Fragments To Conservation of Insect Communities of Grassland–Cropland Landscapes. *Ecological Applications*, **12**, 354–363.
- Uehara-Prado, M., Brown Jr., K.S. & Freitas, A.V.L. (2005) Biological traits of frugivorous butterflies in a fragmented and a continuous landscape in the south Brazilian Atlantic Forest. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **59**, 96–106.

- Uehara-Prado, M., Brown Jr, K.S. & Freitas, a. V.L. (2007) Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: Comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 43–54.
- Uehara-Prado, M., Fernandes, J.D.O., Bello, A.D.M., Machado, G., Santos, A.J., Vaz-de-Mello, F.Z. & Freitas, A.V.L. (2009) Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, **142**, 1220–1228.
- Uehara-Prado, M. & Freitas, A.V.L. (2009) The effect of rainforest fragmentation on species diversity and mimicry ring composition of ithomiine butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, **2**, 23–28.
- Uehara-Prado, M., Freitas, A.V.L., Francini, R.B. & Brown Jr, K.S. (2004) Guia das borboletas frugívoras da Reserva Estadual do Morro Grande e região de Caucaia do Alto, Cotia (São Paulo). *Biota Neotropica*, **4**, 1–9.
- Veddeler, D., Schulze, C.H., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D. & Tschardt, T. (2005) The contribution of tropical secondary forest fragments to the conservation of fruit-feeding butterflies: Effects of isolation and age. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 3577–3592.
- Warren, A.D., Davis, K.J., Stangland, E.M., Pelham, J.P., Grishin, N.V. (2013) Illustrated Lists of American Butterflies. <<http://www.butterfliesofamerica.com/>> 13 march 2016.
- Webb, N.R. (1989) Studies on the invertebrate fauna of fragmented heathland in Dorset, UK, and the implications for conservation. *Biological Conservation*, **47**, 153–165.
- Weerakoon, B.M.B., Bandara, A.M.R.S. & Ranawana, K.B. (2015) Impact of canopy cover on butterfly abundance and diversity in intermediate zone forest of Sri Lanka. *Journal of Tropical Forestry and Environment*, **5**, 41–46.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, **21**, 213–251.
- Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I.R. & Tabarelli, M. (2008) Plant herbivore interactions at the forest edge. In: *Progress in Botany* 69. pp 423–448.
- Wolda, H. (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology*, **47**, 369–381.
- Wolda, H. (1992) Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia*, **89**, 47–52.

- Yamamoto, N., Yokoyama, J. & Kawata, M. (2007) Relative resource abundance explains butterfly biodiversity in island communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 10524–10529.
- Zehm, A., Nobis, M. & Schwabe, A. (2003) Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. *Flora*, **198**, 142–160.
- Zellweger, F., Baltensweiler, A., Ginzler, C., Roth, T., Braunisch, V., Bugmann, H. & Bollmann, K. (2016) Environmental predictors of species richness in forest landscapes: abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography*.