

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA  
SILVESTRE



MARINA DO VALE BEIRÃO

**Distribuição espaço-temporal de borboletas frugívoras em ambientes tropicais sazonais**

Belo Horizonte  
2016

MARINA DO VALE BEIRÃO

**Distribuição espaço-temporal de borboletas frugívoras em ambientes tropicais sazonais**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes  
Co-Orientador: Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves

Belo Horizonte  
2016

## AGRADECIMENTOS

“Diante da vastidão do tempo e da imensidão do universo, é um imenso prazer para mim dividir um planeta e uma época com você (s)” Carl Sagan

Esses quatro anos de doutorado me mostraram o tanto que sou uma pessoa sortuda, pela grande ajuda que tive de muita gente. E sei que ainda falta muita gente para ser agradecida (sorry).

Primeiramente gostaria de agradecer à comunidade ECMVS pela oportunidade. Foi muita ralação, mas com muito aprendizado. Agradeço principalmente aos professores Geraldo Fernandes, meu orientador, que me deu muitas oportunidades; Frederico Neves, meu co-orientador; Marco Mello e Adriano Paglia, que foram grandes conselheiros. Agradeço também aos secretários Frederico e Cristina, que sempre me orientaram quanto à burocracia e assim facilitaram muito minha vida e mesmo chegando cheia de problemas sempre me receberam com muito carinho.

Esse projeto não seria possível sem a colaboração, estadia e licença do ICMBio e do IEF. Agradeço ao Parque Nacional da Serra do Cipó, Cedro Textil, Pousa Pedra do Elefante, Pousada Chão da Serra, Reserva Vellozia, Pousada Serra Morena, Parque Estadual da Mata Seca, Parque Estadual Lagoa do Cajueiro, Reserva Biológica Jaíba e Reserva Biológica Serra Azul por permitirem as coletas e me receberem. Agradeço todas as equipes da Unimontes e da UFMG que viajaram comigo e me ajudaram a organizar todas as coletas. Um agradecimento especial aos Luízes Falcão e Eduardo.

Agradeço as agências Fapemig e CNPQ por terem financiado parte do meu projeto de doutorado, e a CAPES por ter financiado minha bolsa de estudos e ter dado a chance de eu continuar ministrando aulas. Com isso agradeço o povo brasileiro que paga impostos e aos incentivos do governo federal (REUNI), por ter me dado a chance de crescer profissionalmente em uma universidade pública de alta qualidade e com bolsa de estudos.

Agradeço aos professores e colegas dos cursos e congressos que participei no tempo do doutorado. Neotropical Lepidoptera Course (Peru, 2013), Curso de Borboletas (Unicamp, 2015) e International Conference on the Biology of Butterflies (Turku, 2014). Com isso agradeço as pessoas que me receberam em suas casas, mesmo não me conhecendo pessoalmente: Gabriel Moulatlet (Turku), Pedro de Carvalho Gomes (Estocolmo) e Ricardo Braga Beto e seus amigos.

Agradeço aos membros da banca por terem gastado um tempo para ler a tese e se deslocarem até a Universidade para contribuir com meu trabalho. Tenho muita admiração por vocês; Helena Romanowski, Onildo Marini Filho, Tadeu Guerra, Daniel Negreiros, Newton Barbosa, Vincenzo Ellis e Adriano Paglia.

Agradeço a todos os meus alunos, em especial aos que continuo convivendo. Vocês me fizeram aprender muito e espero não ter sido um trauma na vida de vocês.

Tenho que fazer um agradecimento especial ao pessoal do Laboratório de Filogenia de Borboletas (Labbor) da Unicamp. O Professor André Freitas me recebeu de braços abertos e me inseriu no seu laboratório. Nunca aprendi tanto em tão pouco tempo. E tenho que citar aqui um agradecimento especial ao Eduardo, Jessie, Tina, Mário, Junia, Lucas, Tamara, Luisa e Noemy. Agradeço também aos que me acolheram em Campinas: Flavinha (Flávia Pezzini), Saci, Graziela, Baku, vocês fizeram toda a diferença.

Agradeço o Cristiano, o Márcio e o Danilo por me ajudarem no desenho amostral do gradiente altitudinal. O Ricardo Solar por sempre me salvar, principalmente nas figuras, sempre em cima da hora. Onildo Marini por ter me dado muitas oportunidades, e meu primeiro conjunto de armadilhas (nunca esquecerei isso!) e todos da RedeLep e RedeLepMG. O Fernando Campos e o André Silva por terem insistido em me manter nas borboletas. A Gabriela Duarte e o Eric Pereira na ajuda com os mapas. A Yumi pelo suporte durante todo o doutorado.

Pertenço a dois laboratórios aos quais sou igualmente grata. Muito obrigada a todos do Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biodiversidade e Laboratório de Ecologia de Insetos. Vocês são boas referências para mim de como se deve fazer ciência. Agradeço também ao pessoal da Villa Parentoni que sempre me recebeu muito bem. Valeu pelas discussões, pelas ajudas e por pedirem ajuda. People vocês são demais!

Os meus estagiários Geanne Pereira, Vanessa Silva, Fabíola Ladeira, Isabela Oliveira, Oripe Hudson, Karine, Milton e os que me ajudaram nos campos: Ana Carolina Pires, André Aroeira, Hernani Alves, Agnello e Guilherme Conrado. Sem eles esse megaprojeto nunca daria certo. Valeu demais! Agradeço também um casal que conheci que me ajudou muito no meu crescimento como pesquisadora: Carla & Phil (you are the best)!

Uma terapia de corpo e alma muito boa que tive nesse tempo de doutorado foi fazer pilates com um grupo interdisciplinar, mas igualmente engraçados e prestativos. Agradeço a todos, especialmente à Heben, que me recebeu e tirou meus triggers nesses momentos de tensão.

Aos meus amigos da biologia que estão comigo desde quando eu ainda era uma lagartinha. Citando alguns grupos: a BioUFMG/99, os KENTS e a Equipe Kent. E alguns de

longa data: Aninha Neves (& família), Waldney, Maria Emília Oliveira, Claudia Fontes, Rodrigo Nescau, Magno Borges, Mário, Lemuel Leite, Neila Leite, Matheus, Jota, Pita, Herman, Janete, Henrique, PH, Cão, Thais, Taioba, João Drumond, João Marques, Angélica e Fred. Vocês fizeram a diferença. Meus amigos do lab que foram sensacionais fora dele também: Thaíse, Fabíola, Geanne, Etiene, Hernani e Leandra! Tudo no laboratório ficou mais fácil com a presença de vocês.

Durante os 4 anos de doutorado,  $\frac{3}{4}$  da minha vida estavam na mão de uma só pessoa: Fred Neves, que foi meu tutor, meu co-orientador e é um grande parceiro. Obrigada por todas as oportunidades e pelas ajudas profissionais e pessoais.

Meus grandes amigos: André Silva, Ivan Monteiro (Bob), (Lucas) Perillo, Luiz Falcão e Marcell Soares. E minha grande amiga Patrícia (e a chaverinha Maluzinha). Invadi uma família e ganhei duas rimaxinhas de coração: Betânia e Nandinha. Sempre estão presentes nos momentos de alegria e prontos pra me amparar nos de tristeza. Sei o quanto devo a vocês todos, mas precisaria de umas 100 vidas pra pagar.

Família Beirão Campos, o que vocês fizeram por mim não tem palavras. Depois da convivência consegui duas irmãs incríveis!! Muito obrigada por tudo!

Sempre tive muito apoio da minha família Vale e Beirão e a Inês está incluída nessa família. Agradeço por sempre me acolherem e sempre estarem presentes. Agradeço especialmente o tio Ney e a tia Lélia, que até iscas me ajudaram a fazer.

A família Abreu Beirão, que foi muitas vezes minha válvula de escape. Bernardo, Camila, Alice, Dudu e Gui (que está chegando), valeu demais!

Os meus pais, sem eles nada disso seria possível. Me apoiam incondicionalmente. Se eu sou assim, a “culpa” é deles. Obrigada! Vocês são meu ponto de apoio. Amo vocês demais!

Os anões, que se transformaram em grandes pessoas. Victor e Pedro fico muito feliz por vocês serem pessoas tão boas. Amo vocês.

Obrigada!

*“Look deep into nature, and then you will understand everything better” (Albert Einstein)*

*“A alegria que se tem em pensar e aprender faz-nos pensar e aprender ainda mais” (Aristóteles)*

## SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO .....	8
BIBLIOGRAFIA .....	11
Capítulo 1 - Diversity of fruit-feeding butterflies in tropical dry forests in Southern Brazil .....	15
ABSTRACT .....	16
RESUMO.....	17
INTRODUCTION.....	18
MATERIALS AND METHODS .....	21
Study área .....	21
Sampling design.....	22
Statistical analysis .....	23
RESULTS.....	25
DISCUSSION.....	32
REFERENCES.....	35
SUPPLEMENTARY MATERIAL .....	45
Capítulo 2 - Padrões espaço-temporais de distribuição de borboletas frugívoras ao longo de um gradiente altitudinal savânico .....	47
RESUMO.....	48
INTRODUÇÃO .....	49
MATERIAIS E MÉTODOS .....	52
Área de Estudo .....	52
Desenho Amostral .....	54
Análises Estatísticas .....	55
RESULTADOS.....	57
DISCUSSÃO.....	71
BIBLIOGRAFIA .....	75
CONCLUSÃO GERAL .....	82

# Distribuição espaço-temporal de borboletas frugívoras em ambientes tropicais sazonais

## APRESENTAÇÃO

Uma das questões mais intrigantes que fascinam os ecólogos é o entendimento dos padrões espaciais e temporais da variação na riqueza de espécies (Lomolino 2011). Padrões de diversidade são determinados por uma variedade de mecanismos ecológicos e evolutivos, eventos históricos e circunstâncias geográficas (Ricklefs & Schluter 1993). O conhecimento destes padrões e os seus mecanismos geradores e mantenedores tem uma inegável importância para a conservação e manejo da biodiversidade (Rosenzweig 1995).

A distribuição de espécies dentro de uma determinada área geográfica é irregular em diferentes graus devido às características ambientais (Gaston 2000) como temperatura, umidade, latitude e altitude (Lee et al. 2004), abundância de recursos e inimigos naturais (Brown 1984, Perfecto & Snelling 1995, Perfecto & Vandermeer 1996). Estas características podem limitar ou favorecer a diversidade local e regional (Bell et al. 1991, Ricklefs & Schluter 1993). Adicionalmente, os fatores que determinam a diversidade biológica de uma região podem atuar em escalas espaciais e temporais diferentes (Ricklefs & Schluter 1993, Godfray & Lawton 2001).

Minas Gerais é o quarto maior estado do Brasil em área territorial e é representado por 3 grandes biomas: Cerrado, Mata Atlântica e Caatinga e por várias fitofisionomias (IBGE, 2001), como por exemplo as matas secas, o Cerrado *Sensu Stricto* e os campos rupestres.

As matas secas são caracterizadas como florestas que ocorrem em regiões tropicais marcadas por uma estação de chuva bem definida, com perda de mais de 50% de folhas por ano (Mooney et al 2005, Pennington et al. 2000, Espírito-Santo et al. 2013). Em florestas tropicais secas, a temperatura anual média é maior que 25°C e a precipitação anual média varia entre 700 e 2000mm, com pelo menos 3 meses secos (precipitação menor que 100mm/mês) por ano (Oostermeijer & Van Swaay 1998, Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Em Minas Gerais essas matas

são encontradas preferencialmente em áreas de transição entre o Cerrado e a Caatinga e em afloramentos calcários associados à Cadeia do Espinhaço (Espírito-Santo 2013; Coelho et al. 2014) e estão entre os ambientes menos estudados do Brasil (Espírito-Santo et al. 2009).

A Cadeia do Espinhaço é um conjunto de serras suaves de orientação N-S, com altitude média de 1000m e comprimento de 1200km da Chapada Diamantina até Ouro Preto aproximadamente (Echternacht et al. 2011, Fernandes et al. 2014). A maior parte dos campos rupestres ocorrem nessa cadeia de montanhas a partir de altitudes de 900m. Os campos rupestres são constituídos de gramíneas e arbustos em afloramentos rochosos (Fernandes et al. 2014). A flora da Cadeia do Espinhaço é bem estudada e estima-se que cerca de 30% das espécies são endêmicas (Giulietti et al. 1987). O Espinhaço também é um centro de endemismo de anuros, lagartos e aves (Alves et al. 2014) e também possui uma grande diversidade de fungos micorrízicos (Coutinho et al. 2015) e de formigas (Costa et al. 2015), mas pouco se sabe sobre as borboletas.

As borboletas são representadas por sete famílias: Hedyliidae, Riodinidae, Papilionidae, Lycaenidae, Hesperidae, Pieridae e Nymphalidae (Heikkila et al. 2011). Borboletas podem ser separadas basicamente em duas guildas, quando considerado o modo de alimentação dos adultos (DeVries 1987): borboletas nectarívoras (todas as famílias) e borboletas frugívoras, que se alimentam de frutas em decomposição e exudados de plantas e animais (parte da família Nymphalidae). Nymphalidae é uma das maiores famílias de borboletas, sendo descritas 2.433 espécies no mundo (Lamas 2004) apresentando uma grande diversidade de formas, tamanhos e cores. Constitui a família de borboletas mais diversificada em hábitos e morfologia, representando de 25 a 29% das espécies de borboletas em comunidades neotropicais (Devries & Walla 2001; Freitas et al. 2003).

Em programas de monitoramento, as borboletas frugívoras são utilizadas para o acompanhamento de mudanças ambientais (Devries & Walla 2001, Freitas & Marini-Filho 2011,

Van-Swaays et al. 2015). Além disso, por possuírem protocolos que não dependem da habilidade pessoal, os resultados são comparáveis mais facilmente com outros estudos (Freitas et al. 2014).

Devido à acelerada perda de habitats, a necessidade de uma lista atualizada de espécies é fundamental para a avaliação e o monitoramento da perda de biodiversidade de borboletas, bem como para o desenvolvimento de diferentes tipos de pesquisas envolvendo esses insetos (Emery et al. 2006).

A perda da biodiversidade em sistemas tropicais tem aumentado amplamente nos últimos anos (Ehrlich & Wilson 1991). Porém, a origem, manutenção e significado da biodiversidade ainda permanecem controversos, apesar de recentes avanços (Ives et al. 1999, McGill 2003). Portanto, trabalhos em ambientes pouco estudados são importantes para o entendimento de padrões da diversidade de espécies e organização da comunidade (Ricklefs & Schluter 1993, Patton et al. 2000), para a conservação da biodiversidade (Bawa 1990, Sanchez-Azofeifa et al. 2005) e para a recuperação de habitats degradados (Fernandes et al. 2016).

Visando tudo que foi exposto acima, a tese está dividida em dois capítulos: o primeiro aborda a diversidade de borboletas frugívoras de matas secas de Minas Gerais e o segundo a distribuição no espaço e no tempo de borboletas frugívoras ao longo de um gradiente altitudinal savânico.

O objetivo geral foi determinar a distribuição espaço-temporal de borboletas em dois ambientes sazonais de Minas Gerais bem como os mecanismos por trás dessa distribuição.

## BIBLIOGRAFIA

- Alves RJV, Silva NG, Oliveira JA & Medeiros D. 2014. Circumscribing campo rupestre—megadiverse Brazilian rocky montane savanas. *Brazilian Journal of Biology* 74: 355-362.
- Bawa KS, Kress WJ, Nadkarni NM & Lele S. 2004. Beyond paradise—Meeting the challenges in tropical biology in the 21st Century. *Biotropica* 36: 437–446.
- Bell SS, McCoy ED & Mushinsky HR (editors). 1991. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London.
- Coelho MS, Fernandes GW & Sánchez-Azofeifa A. 2014. Brazilian tropical dry forest on basalt and limestone outcrops: status of knowledge and perspectives. In: Sánchez-Azofeifa A., Powers JS, Fernandes GW & Quesada M. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. Taylor & Francis Group, LLC, pp. 55–68.
- Costa FV, Mello R, Lana TC & Neves FS. 2015. Ant fauna in megadiverse mountains: a checklist for the rocky grasslands. *Sociobiology* 62: 228-245.
- Coutinho ES, Fernandes GW, Berbara RLL, Valério HM & Goto BT. 2015. Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. *Mycorrhiza* 25: 627-638.
- Devries PJ & Walla TR. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 1–15.
- DeVries PJ. *Butterflies of Costa Rica and Their Natural History, Volume I: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae*. 1987. Chichester: Princeton University Press.
- Echternacht L, Trovó M, Oliveira CT & Pirani JR. 2011. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora* 206: 782-791.
- Emery EDO, Brown Jr KS & Pinheiro CEG. 2006. As borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea) do Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 50: 85–92.
- Erlich PR & Wilson EO. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science* 253: 758-762.

- Espírito-Santo MM, Olívio-Leite L, Neves FS, Ferreira-Nunes YR, Zazá-Borges MA, Dolabela-Flacão LA, Fonseca-Pezzini F, Louro-Berbara R, Maia-Valério H, Fernandes GW, Reinaldo-Leite M, Santos Clemente CM 7 Esdras-Leite M. 2014. In: Sánchez-Azofeifa A., Powers JS, Fernandes GW & Quesada M. Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management. Taylor & Francis Group, LLC, pp.69–81.
- Fernandes GW, Barbosa NPU, Negreiros D & Paglia AP. 2014. Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. *Natureza & Conservação*. 12:162–165.
- Freitas AVL, Francini RB & Brown Jr KS. 2003. Insetos como Indicadores Ambientais. In: Cullen, L. Métodos de Estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Editora UFPR: Curitiba.
- Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP, Carreira JYO, Ribeiro DB, Melo DHA, Rosa AHB, Marini-Filho OJ, Accacio GM & Uehara-Prado M. 2014. Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología*, 40: 203–212.
- Freitas AVL & Marini-Filho (orgs). 2011. Plano de ação nacional para a conservação dos lepidópteros. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Brasília. 124 p.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220–7.
- Giulietti AM, Menezes NL, Pirani JR, Meguro M & Wanderley MGL. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim Botânico da Universidade de São Paulo* 9: 1-151.
- Godfray HCJ & Lawton JH. 2001. Scale and species numbers. *Trends in Ecology and Evolution* 16(7):400–404.
- Heikkilä M et al. 2011. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731), pp.1093–1099.

- Ives AR, Klug JL & Cross K. 1999. Stability and variability in competitive ecosystems. *Science* 286: 542-544.
- Lamas G. 2004. Atlas of Neotropical Lepidoptera: Checklist part 4A: Hesperioidea and Papilionoidea. Scientific Pub, USA.
- Lee PF, Ding TS, Hsu FH & Geng S. 2004. Breeding bird species richness in Taiwan: distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization. *Journal of Biogeography* 31: 307–314.
- Lomolino MV. 2011. Elevation Gradients of Species-Density: Historical and Prospective Views. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 3–13.
- McGill BJ. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422: 881-885.
- Oostermeijer JGB & Van Swaay CAM. 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: A tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation*, 86: 271–280.
- Oostermeijer JGB & VanSwaaay CAM. 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation* 86: 271-280.
- Patton JL, Nazareth M, Da Silva M & Malcolm JR. 2000. Mammals of the Rio Jurá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244: 3-306.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261–273.
- Quesada M et al., 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258: 1014–1024.

- Ricklefs RE & Schluter D. 1993. Species diversity: Regional and historical influences. In: Ricklefs RE & Schluter D (editors). *Species Diversity in Ecological Communities*. Pp. 350–363. University of Chicago Press, Chicago.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo AA, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA & Cuevas-Reyes P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477-485.
- Van Swaay CAM, Van Strien AJ, Aghababayan K, Åström S, Botham M, Brereton T, Chambers P, Collins S, Domènech Ferrés M, Escobés R, Feldmann R, Fernández-García JM, Fontaine B, Goloshchapova S, Gracianteparaluceta A, Harpke A, Heliölä J, Khanamirian G, Julliard R, Kühn E, Lang A, Leopold P, Loos J, Maes D, Mestdagh X, Monasterio Y, Munguira ML, Murray T, Musche M, Ōunap E, Pettersson LB, Popoff S, Prokofev I, Roth T, Roy D, Settele J, Stefanescu C, Švitra G, Teixeira SM, Tiitsaar A, Verovnik R & Warren MS. 2015. The European Butterfly Indicator for Grassland species 1990-2013. Report VS2015.009, De Vlinderstichting, Wageningen.

# Capítulo 1

## Diversity of fruit-feeding butterflies in tropical dry forests in Southeastern Brazil

Beirão, Marina V<sup>1,2</sup>; Neves, Frederico S<sup>2</sup>; Penz, Carla M<sup>3</sup>; DeVries, Philip J<sup>3</sup> & Fernandes, G  
Wilson<sup>1,4</sup>

MV Beirão, Laboratório de Ecologia Evolutiva & Biodiversidade/DBG, ICB/Universidade Federal  
de Minas Gerais, 30161 901, Belo Horizonte, MG, Brazil,  
[marinabeirao@gmail.com](mailto:marinabeirao@gmail.com). +553134092580.

<sup>1</sup>Ecologia Evolutiva & Biodiversidade/DBG, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161  
901, Belo Horizonte, MG, Brazil

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia de Insetos/DBG, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161  
901, Belo Horizonte, MG, Brazil Belo Horizonte, MG, Brazil

<sup>3</sup>Department of Biological Sciences, University of New Orleans, 2000 Lakeshore Dr. New  
Orleans, LA 70148, USA.

<sup>4</sup>Department of Biology, Stanford University, Stanford 94305, USA

## Diversity of fruit-feeding butterflies in tropical dry forests in Southeastern Brazil

### ABSTRACT

1. Tropical dry forests are among the most threatened and neglected habitats in the world. In Brazil, they are naturally fragmented and embedded within various biomes. Thus, it is important to determine if insect communities are homogeneous among geographically separated dry forest fragments.
2. This study quantified the diversity and structure of fruit-feeding butterfly communities in four dry forest sites in northern and central Minas Gerais, Brazil by sampling 7,732 individuals belonging to 48 species.
3. Differences in butterfly community structure were found between northern and central Minas Gerais. Although species richness per plot was the same in both areas, abundance per plot was higher in northern sites than in the central site, and species composition differed between sites. Additive partitioning showed that beta diversity corresponded to 70.1% of all the diversity. Beta diversity primarily represented species turnover per se, rather than species loss, and it was potentially driven by differences in the habitat types surrounding the sites, and their evolutionary histories. Butterfly community composition and abundance were influenced by vegetation type and structure present at each site. Predictably, butterfly species richness and abundance were higher in the wet season than in the dry season.
4. The difference in butterfly community structure across relatively short geographic distances highlights the importance of conserving tropical dry forest fragments to ensure the maintenance of the diversity of butterflies and, presumably, other insects.

Key words: Geographical distribution, Lepidoptera, Nymphalidae, Seasonality, Species turnover

## Diversidade de borboletas frugívoras em Matas Secas do sudeste do Brasil

### RESUMO

1. Florestas tropicais secas estão entre os habitats mais ameaçados e negligenciados do mundo. No Brasil, elas são naturalmente fragmentadas e inseridas em diferentes biomas, sendo relevante perguntar se as comunidades de insetos são homogêneas entre fragmentos geograficamente separados de Matas Secas.
2. Esse estudo quantificou a diversidade e a estrutura da comunidade de borboletas frugívoras em quatro áreas de Mata Seca em Minas Gerais, Brasil. Foram coletadas 7.732 indivíduos pertencentes a 48 espécies.
3. Foram encontradas diferenças na comunidade entre as áreas do norte e do centro de Minas Gerais. Apesar da riqueza por área ser a mesma em ambas áreas, a abundância foi maior nas áreas do norte do que das centrais e a composição de espécies diferiu entre as áreas. A partição aditiva mostrou que a diversidade beta correspondeu a 70,1% de toda diversidade. A diversidade beta entre áreas foi atribuída à substituição de espécies (turnover) provavelmente devido à diferença entre os habitats adjacentes, e suas histórias evolutivas. A composição de borboletas e a abundância foram influenciadas pelo tipo e estrutura da vegetação. Como esperado, a abundância e a riqueza foram maiores na estação úmida do que na estação seca.
4. A diferença na comunidade de borboletas entre regiões geográficas reforça a importância de conservar os fragmentos de mata seca para garantir a manutenção da diversidade de insetos e da biota que lá habita.

Palavras-chave: distribuição geográfica, Lepidoptera, Nymphalidae, sazonalidade, substituição de espécies

## INTRODUCTION

Neotropical dry forests have a patchy distribution ranging from northern Argentina to northeast Brazil, along the Pacific slope of the Andes, northward along the coast of Central America to northwest Mexico (Pennington *et al.*, 2000, Sarkinen *et al.*, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013). These forests are characterized by a pronounced dry season of 5-6 months when the majority of the flora is deciduous (Sarkinen *et al.*, 2011), and each forest may have a distinctive plant species composition (Neves *et al.*, 2015). Tropical dry forests (hereafter TDFs) are among the most threatened of all Neotropical ecosystems because they occur in areas that have a long history of continuous human settlement and agriculture (Espírito-Santo *et al.*, 2009; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013). After being abandoned after agricultural purposes, natural regrowth in TDFs produce a composite of secondary forest formations (Quesada *et al.*, 2009; Neves *et al.*, 2010). Thus, current dry forest landscapes are mosaics of critically threatened primary and secondary fragments that are associated with agricultural land (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2013).

In South America, the Pleistocene Arc Hypothesis (Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000) is thought to account for the disrupted distribution and differences in TDF vegetation. According to this hypothesis, before the Pleistocene glaciation, TDFs had a continuous distribution in South America, including areas that are now rainforests and Cerrado. The end of this cool and dry period led to an expansion of wet forests and the retreat of TDFs to small fragments within different biomes (Prado & Gibbs, 1993).

Although TDF patches occur in all Brazilian biomes depending on local climate, soil and topographic conditions (Pennington *et al.*, 2009), most are found within Cerrado and Caatinga, and account for about 3.21% (27,367,815 ha) of the Brazilian land cover overall (Espírito-Santo *et al.*, 2009). In northern Minas Gerais TDFs occur mostly in a transitional area of Cerrado and Caatinga (Espírito-Santo *et al.*, 2009), while in the central region of the state they are comprised

of small forest fragments on limestone soils (Coelho *et al.*, 2012, 2013). TDFs are among the least studied Brazilian forest habitats (Espírito-Santo *et al.*, 2009).

Butterflies have played an important role in refining our understanding of ecological and evolutionary patterns and processes, and are popular focal groups in conservation assessments (DeVries & Walla, 2001; Bonebrake *et al.*, 2010; DeVries *et al.*, 2011). The mechanisms explaining butterfly distribution patterns center on abiotic conditions that affect vegetation (e.g., Didham *et al.*, 2007; Basset *et al.*, 2012). For example, temperature, humidity and rainfall have been shown to correlate positively with butterfly diversity (Turner *et al.*, 1987; Luoto *et al.*, 2006, but see Robinson *et al.*, 2012, Komac *et al.*, 2013), and these climatic factors influence habitat type (Robinson *et al.*, 2012; Carneiro *et al.*, 2014). Habitat heterogeneity in temperate regions has been positively associated with butterfly abundance and diversity (Fartmann *et al.*, 2013), presumably because increased heterogeneity provides refuges from adverse environmental conditions and allows more species to co-exist (Stein *et al.*, 2014). Similarly, the variation in larval and adult resources, vegetation structure, and light levels within particular habitats are all factors that likely affect local butterfly diversity and distributions (DeVries & Walla, 2001; Öckinger *et al.*, 2009). At a broader geographical scale, the surrounding landscape can also influence diversity patterns by imposing spatial variation in vegetation structure and ultimately forming landscape heterogeneity (Ribeiro *et al.*, 2012; Komac *et al.*, 2013; Marques & Schoereder, 2013).

Tropical insect richness and abundance varies between wet and dry seasons (Bigger, 1976; Wolda, 1978; Ribeiro *et al.*, 2010; Neves *et al.*, 2013), and seasonal variation in species abundances is thought to arise from environmental fluctuations like changes in day length (Wolda, 1989; Brito *et al.*, 2014). Although fluctuations in species diversity may be mediated by resource availability and quality (e.g., Wardhaugh, 2014), the mechanisms behind seasonal fluctuations can differ among forests. For example, using long-term studies of functionally similar butterfly communities Grøtan *et al.* (2012, 2014) found that annual cycles of species diversity

were driven by rainfall in an Ecuadorian forest, but by temperature in a Costa Rican forest. Therefore, the influence of basic climatic factors on community cycles must be broadly assessed before generalizations can be drawn.

Fruit-feeding nymphalid butterflies form a feeding guild that utilizes juices of rotting fruit as their major adult food resource (DeVries *et al.*, 1997, Freitas *et al.*, 2014). These butterflies can represent a significant proportion of local nymphalid species richness (DeVries 1987, DeVries *et al.*, 1997; Brown Jr. & Freitas, 2000; Horner-Devine *et al.*, 2003; Ribeiro *et al.*, 2010). Because these butterflies are easily sampled with a standardized trap protocol, and respond to changes in habitat and seasons (DeVries *et al.*, 1997; 1999; 2011; DeVries & Walla 2001, Ribeiro *et al.*, 2010; Grøtan *et al.*, 2012; 2014; Freitas *et al.*, 2014; Fordyce & DeVries, 2016), they are useful for assessing geographical variation in community structure both within and between forest types.

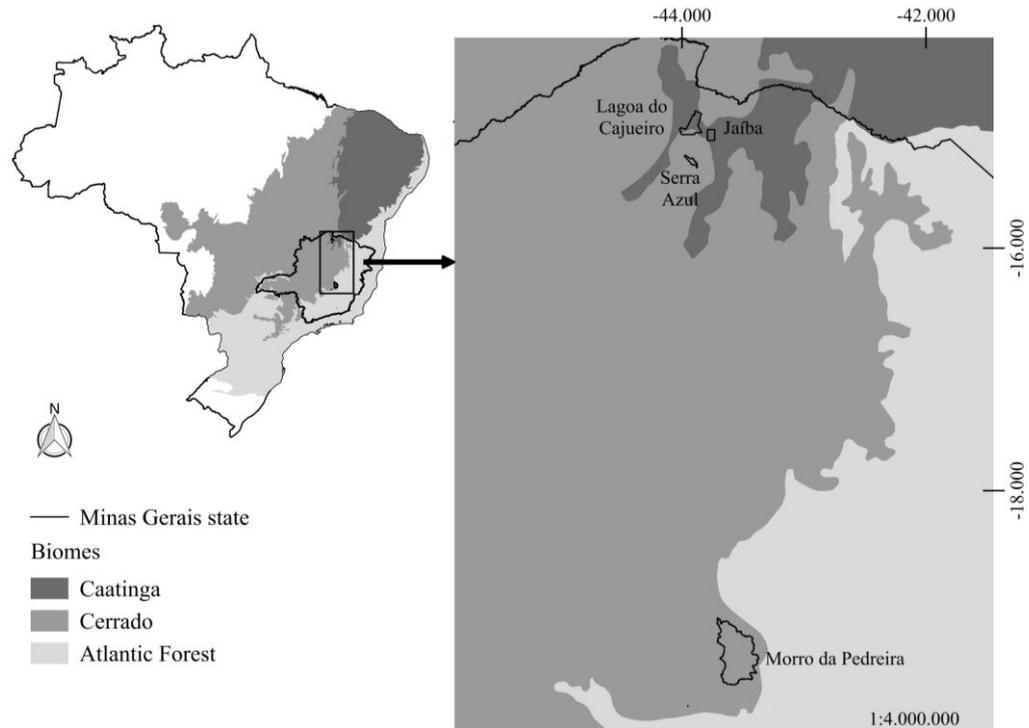
This study uses species composition, richness, and abundance distributions of fruit-feeding butterflies to compare variation in spatial and seasonal patterns among four TDF sites in Minas Gerais: three in the northern part of Minas Gerais state and one in the center. Given the marked differences in Brazilian TDFs, we tested the following predictions: (i) variation in community structure between sites is significantly influenced by geographic region, (ii) local vegetation structure has a significant effect on butterfly community composition, (iii) different regional factors and evolutionary histories of species among sites will reflect significant differences in community composition and generate species turnover, and (iv) species diversity will show significant seasonal variation (dry *versus* wet season), wet seasons having the highest diversity. We then discuss the similarities and differences among sites, and the utility of using butterflies as surrogate for Brazilian tropical dry forest conservation.

## MATERIALS AND METHODS

### Study área

Fieldwork was conducted during March, end of wet season, and September, end of dry season, of 2012 and February and September of 2013 in four conservation areas (sites hereafter) within dry forest habitats in Minas Gerais, southeastern Brazil. Three sites were located in northern Minas Gerais in a transitional zone between the Cerrado and Caatinga biomes (Lagoa do Cajueiro State park, 20,500 ha; Serra Azul Biological Reserve, 3,841 ha; Jaiba Biological Reserve, 6,358 ha), and one was in the center of the state within a Cerrado and rupestrian grassland vegetation (Protected Environmental Area of Morro da Pedreira, 131,769 ha) (Figure 1).

Annual average rainfall in the TDFs in northern Minas Gerais ranges from  $818 \pm 242$  mm (Madeira *et al.*, 2009), with less than 60 mm in the marked dry season from May to October (Espírito-Santo *et al.*, 2008). The vegetation is highly deciduous (Neves *et al.*, 2015), and experiences an annual average temperature of 24°C (Antunes, 1994). In Morro da Pedreira, TDFs are mostly in enclaves of limestone that support tree-sized vegetation, and their isolation results in a distinct floristic composition (Coelho *et al.*, 2012, 2013). The climate is mesothermic with dry winters and rainy summers, and an annual average rainfall of 1500 mm, and annual average temperatures ranging from 17.4 to 19.8°C (Madeira & Fernandes, 1999).



**Figure 1** - Map of the study area showing four dry forest sites in Minas Gerais, Brazil. In the transition area between Caatinga and Cerrado: Lagoa do Cajueiro State Park, Jaíba Biological Reserve and Serra Azul Biological Reserve. In the Cerrado: Environmental Protection Area Morro da Pedreira.

### Sampling design

For the butterfly and vegetation sampling, in the northern sites, we selected 15 areas with dry forest vegetation (nine in Cajueiro State Park, three in Jaíba Biological Reserve, and three in Serra Azul Biological Reserve); and nine areas were selected in the central site (Morro da Pedreira). One plot of 50x20 m (0.1 ha) was delimited inside each area (24 plots total), and four butterfly traps were deployed in each plot (96 traps total). Samples obtained from the four traps in each plot were combined for analyses (the study sample unit = plot).

In each of the 24 plots, all plants with diameter at breast height  $\geq 5$  cm were marked for analysis of vegetation structure (Norden *et al.*, 2015). The measures were tree density, tree richness, mean plant height and basal area of all trees inside the plot.

Butterflies were sampled using traps baited with fermented banana and sugar cane juice (DeVries *et al.*, 1997; Uehara-Prado *et al.*, 2005; Freitas *et al.*, 2014). On the first day baited traps were placed about 1 m above the ground, and captured butterflies were removed daily during the following three days. Bait was replaced daily. When species identification was possible, captured individuals were marked with permanent ink, and the species identity, place of sampling, and date were recorded in a field book, and then released. When field identification was not possible, individuals were sampled, stored in separate envelopes with all sampling information written on the envelope, and subsequently identified at the lab using field guides (DeVries, 1987; Uehara-Prado *et al.*, 2004). The taxonomic nomenclature here follows Lamas (2004) and Heikkilä *et al.* (2011). Sampled butterflies were deposited at Federal University of Minas Gerais.

### **Statistical analysis**

At each site, species richness was estimated using extrapolation and rarefaction curves based on the Chao1 estimator and configured at 40 knots and 300 bootstraps to determine confidence intervals (Chao & Jost, 2012; Carneiro *et al.*, 2014). This method compares richness at equal sample coverage to produce a less biased measure of community richness, instead of equal sample size as in traditional rarefaction (Chao & Jost, 2012). The analyses were done using iNEXT (Hsieh *et al.*, 2013), available from <https://chao.shinyapps.io/iNEXT/>.

A comparison of species composition among sites was done using non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on a Bray–Curtis dissimilarity matrix. This analysis was followed by a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA; Anderson, 2001). Another PERMANOVA was done to test the effect of vegetation structure (tree density, tree richness, mean plant height and basal area – independent variables) on species composition (dependent variable). The NMDS and PERMANOVA were performed using functions from the MASS (Venables & Ripley, 2002) and vegan (Oksanen *et al.*, 2015) packages in R v.3.0.2 (R Core Team, 2013).

Generalized linear models were built to test if butterfly abundance and richness per plot (response variables) differed by sites, vegetation structure (tree density, tree richness, mean plant height and basal area), and their interaction (explanatory variables). All GLMs were submitted to residual analysis to evaluate adequacy of the error distribution (Crawley, 2013). Minimum adequate models were generated by stepwise omission of non-significant terms.

Because TDFs are fragmented and occur in different biomes, we used additive partitioning of diversity to help understand species composition patterns at multiple biogeographical scales. This allowed identification of the regional scale that contributes most to the local species pool (Lande, 1996), which is valuable when examining variation in community composition in fragmented areas (Si *et al.*, 2015). To assess the contribution of each sampling level to total diversity, additive partitions of the data were made with four degrees of diversity: ( $\alpha_1$ ) diversity within plot, ( $\beta_1$ ) diversity between plots within sites, ( $\beta_2$ ) diversity between sites within regions, and ( $\beta_3$ ) diversity between regions (northern *versus* central regions). A comparison between the observed and expected (individual based randomization, with 1000 simulations) diversity for  $\alpha$  and  $\beta$  components were considered different when  $p < 0.05$ . This analysis was performed using the vegan package (Oksanen *et al.*, 2015).

To test whether dissimilarities among multiple plots ( $\beta$  diversity) were due to nestedness (species gains or losses) or turnover (species replacement among plots) components, a model using the Sorensen dissimilarity index was tested with the betapart package (Baselga *et al.*, 2012). The Sorensen dissimilarity index is widely used due to its dependence on the proportion of species shared between two communities (Baselga, 2010), and produces three indices: the Simpson dissimilarity (turnover component), the Sorensen dissimilarity (the total beta diversity), and the nested-resultant fraction of Sorensen dissimilarity (nestedness component).

A comparison of seasonal composition was done using NMDS ordination based on a Bray–Curtis dissimilarity matrix, using data for each sampling plot per season (wet and dry). To test for

difference in species composition between the seasons, a PERMANOVA (Anderson, 2001) was performed on the Bray–Curtis dissimilarity matrix. For the temporal analysis, linear mixed effects models were constructed using richness and abundance of each plot (24 plots – dependent variables) in each season per year (2012 and 2013 – independent variable) with the plot as the random factor. The package lme4 was used to perform the analysis (Bates *et al.*, 2015). All statistical analyses were performed in R v.3.0.2 (R Core team, 2013).

## RESULTS

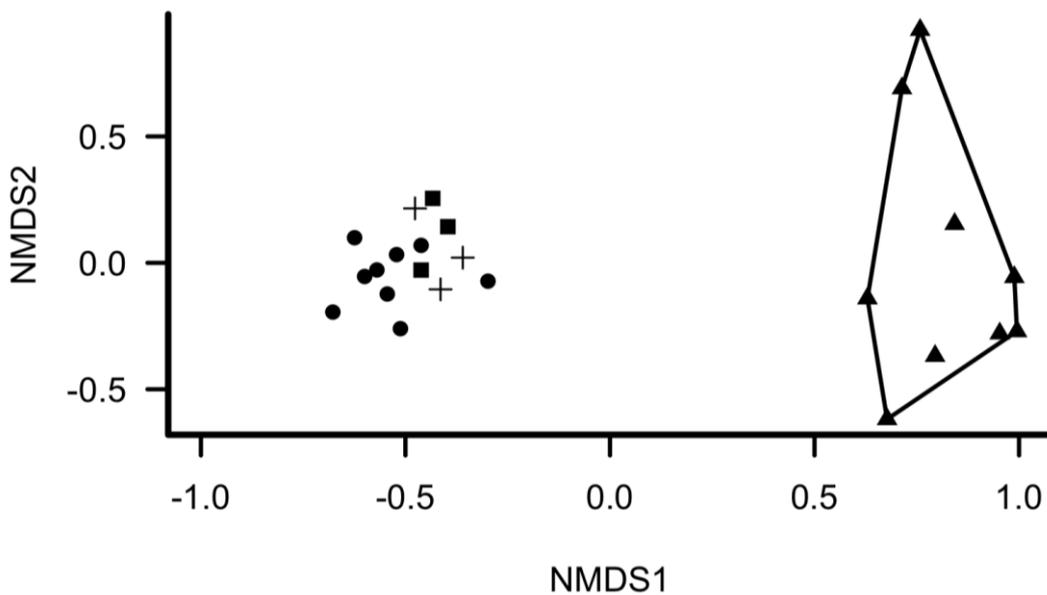
### Species diversity patterns

A total of 7,732 individual butterflies comprising 48 species in four subfamilies were sampled (Supplementary Material). Eighty-nine percent of all individuals were members of Biblidinae, of which *Eunica tatila* accounted for 51% of the total individuals, and was sampled only in the northern sites. Species of Satyrinae accounted for 48% of the species richness, and were mostly sampled in the central sites (20 out of 23 species, 10 of which were found only in the central site). Eight out of the 48 species were singletons (*Catonephele numilia*, *Mestra hersilia*, *Archaeoprepona demophon*, *Caligo illioneus*, *Taygetis rufomarginata*, *Yphthimoides mimula*, *Yphthimoides renata*, and *Yphthimoides yphthima*), and three were doubletons (*Siderone galanthis*, *Taygetis virgilia*, and *Yphthimoides manasses*).

Extrapolation based on the species accumulation curve suggests a total richness of 59 species, with sample coverage of 99%, corresponding to 81.36% completeness of our sampling the regional scale. Species accumulation curves suggest a high coverage for each site (Figure 2a). Twenty-eight species were recorded in northern sites: all of them in Cajueiro (44 expected), 18 in Jaíba (22 expected), and 16 in Serra Azul (21 expected) (Figure 2b). In central Minas Gerais, 39 species were recorded at Morro da Pedreira (47 expected). Although the total species richness in Morro da Pedreira was higher than in the northern sites (39 vs. 28), species richness

did not differ significantly among sites as revealed by the GLM ( $14.33 \pm 3.66$  species per plot;  $p=0.20$ , Quasipoisson distribution). Abundance at Morro da Pedreira was lower than in the northern sites ( $55.78 \pm 24.61$ , and  $482.00 \pm 188.01$  individuals per plot,  $p < 0.01$ , Gaussian distribution), and species composition differed between Morro da Pedreira and the northern sites ( $F=11.69$ ;  $R^2=0.64$ ;  $p < 0.001$ ) (Figure 3).

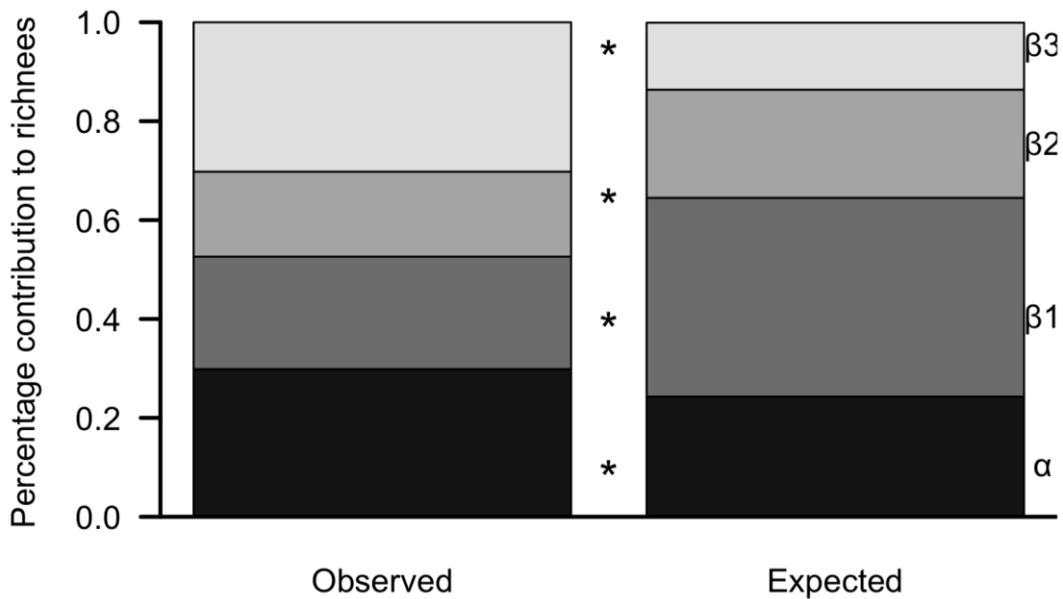
**Figure 2** – Rarefaction-extrapolation species accumulation curves of butterfly richness between different dry forest sites in Minas Gerais: A) sampling areas. Color code: red, Morro da Pedreira; black, Lagoa do Cajueiro; green, Serra Azul and dark blue, Jaíba. B) total sample.



**Figure 3** – NMDS analysis showing similarity of fruit-feeding butterfly species composition per site. Symbol code: triangle, Morro da Pedreira; circle, Lagoa do Cajueiro; cross, Serra Azul; square, Jaíba. The polygon marks Morro da Pedreira, the different area in the permanova analysis.

Additive partitioning (Figure 4) showed that 70.1 % of the species richness was accounted for by the  $\beta$ diversity component ( $\beta_1$  between plots;  $\beta_2$  between sites; and  $\beta_3$  between the northern and central regions). Although the diversity within plots ( $\alpha_1$ ) represented only 29.9% of the richness, it was nonetheless significantly higher than expected ( $p < 0.001$ ). The differences

between plots within sites ( $\beta=23\%$  of the total richness) and between sites within regions ( $\beta=17\%$  of the richness) were significantly lower than expected ( $p<0.001$  and  $p=0.03$ , respectively), but the difference between regions ( $\beta=30\%$  of the diversity) was significantly higher than expected ( $p<0.001$ ) (Figure 4). Beta diversity among multiple plots was due mostly to species turnover ( $\beta_{SIM}=0.84$ ), indicating local species replacement rather than species loss within sites.



**Figure 4** – Observed and expected species richness across multiple sampling scales:  $\alpha_1$  (black) = richness per plot;  $\beta_1$  (dark grey) = difference of richness between plots;  $\beta_2$  (grey) = difference of richness between sites; and  $\beta_3$  (light grey) = difference of richness per region (northern and central). All scales showed significant differences between observed and expected.

### Vegetation structure

Differences in butterfly community composition per plot were explained by tree species richness, mean plant height and basal area, and sites by the PERMANOVA analysis (Table 1, Supplementary Material). None of the vegetation structure variables explained butterfly species richness per plot (Table 2).

Butterfly abundance was influenced by tree density, mean plant height and basal area, individual site, and the interaction of site and basal area (Table 3). Abundance was positively correlated with tree density (Figure 5a), and vegetation basal area (Figure 5c), but negatively correlated with tree height (Figure 5b). Plant species richness had no effect on abundance.

**Table 1** – Pairwise permutation tests (PERMANOVA) of differences in community composition of butterfly community sampled in four Tropical Dry Forests sites in Minas Gerais.

Response variable	Explanatory variable	df	F	R <sup>2</sup>	P
Composition <sup>a</sup>	Tree richness	1	2.740	0.047	0.076
	Tree density	1	1.123	0.019	0.298
	Mean plant height	1	28.994	0.492	0.001
	Basal area	1	2.688	0.046	0.060
	Site	3	3.155	0.161	0.016
	Tree richness: Site	3	0.863	0.044	0.553
	Tree density: Site	3	0.398	0.020	0.945
	Mean plant height: Site	1	1.383	0.023	0.262
	Basal area: Site	1	0.703	0.012	0.535
Composition <sup>b</sup>	Tree richness	1	3.214	0.047	0.031
	Mean plant height	1	32.595	0.472	0.001
	Basal area	1	4.748	0.069	0.018
	Site	3	3.841	0.167	0.002

<sup>a</sup> Complete model

<sup>b</sup> Minimal adequate model

**Table 2** - Analysis of deviance of models showing the effects of tree richness, density, high and basal area on butterfly species richness.

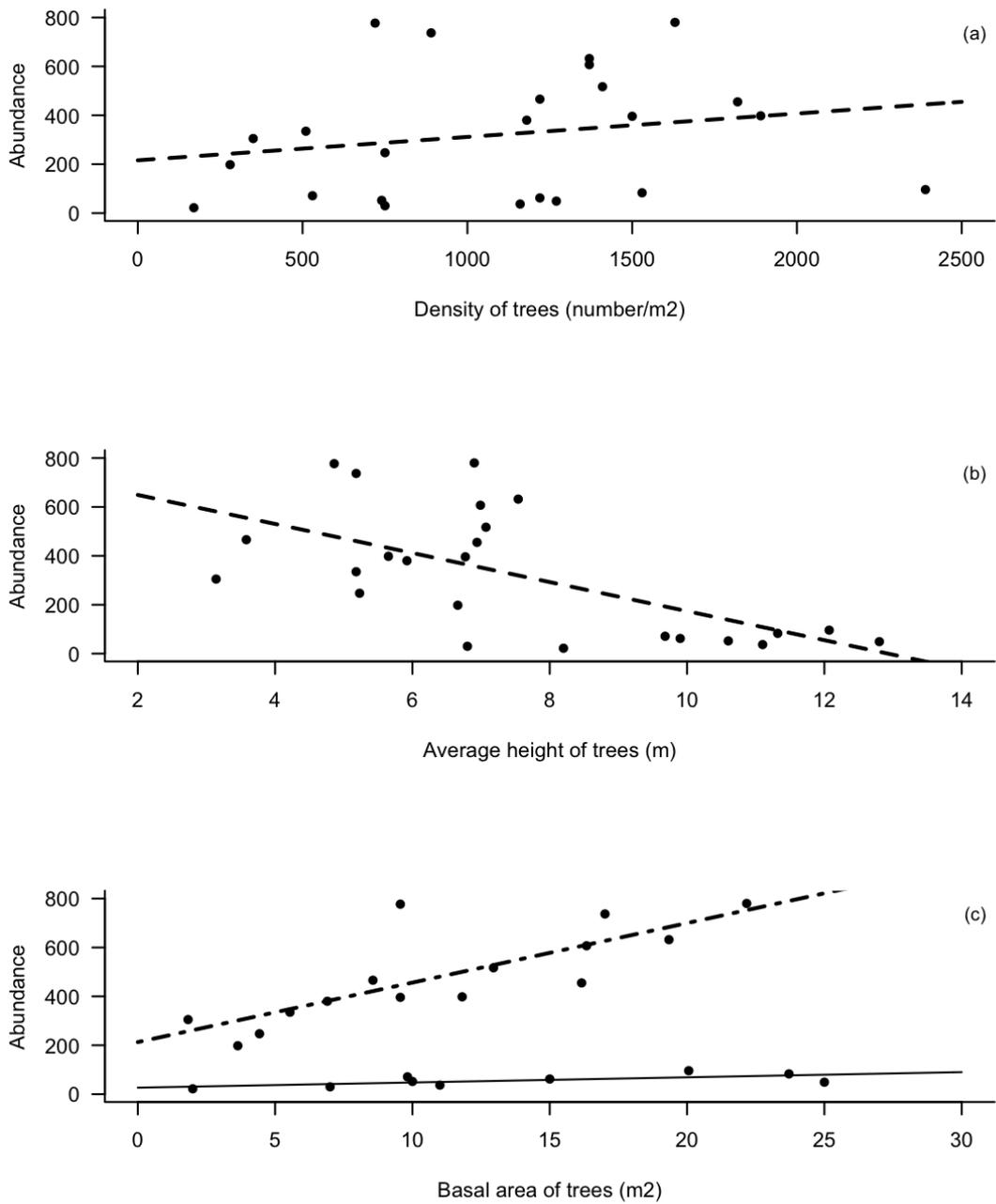
Response variable	Explanatory variable	df	Deviance	P
Richness	Tree richness	1	2.250	0.176
	Tree density	1	0.083	0.783
	Mean plant height	1	2.266	0.175
	Basal area	1	0.085	0.781
	Site	3	1.423	0.716
	Tree richness: Site	3	2.166	0.575
	Tree density: Site	3	3.522	0.387
	Mean plant height: Site	1	0.703	0.431
	Basal area: Site	1	0.076	0.792

**Table 3** – Analysis of deviance of models showing the effects of tree richness, density, height and basal area on butterfly abundance.

Response variable	Explanatory variable	df	Deviance	P
Abundance <sup>a</sup>	Tree richness	1	18630	0.155
	Tree density	1	58075	0.024
	Mean plant height	1	764689	<0.01
	Basal area	1	357492	<0.01
	Site	3	150902	0.014
	Tree richness: Site	3	19568	0.500
	Tree density: Site	3	34089	0.285
	Mean plant height: Site	3	4142	0.480
	Basal area: Site	3	53683	0.028
Abundance <sup>b</sup>	Tree density	1	64689	0.009
	Mean plant height	1	774360	<0.001
	Basal area	1	353229	<0.001
	Site	3	148832	0.004
	Basal area: Site	3	82892	0.031

<sup>a</sup> Complete model

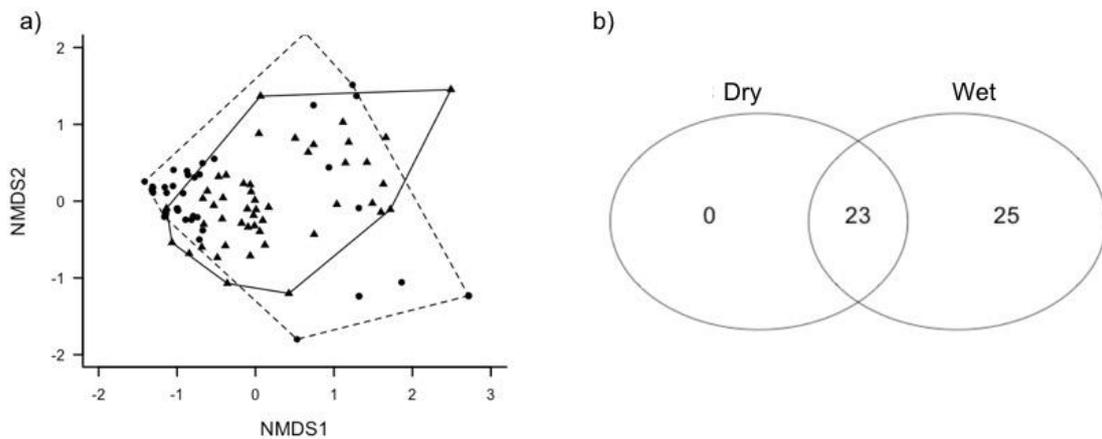
<sup>b</sup> Minimal adequate model



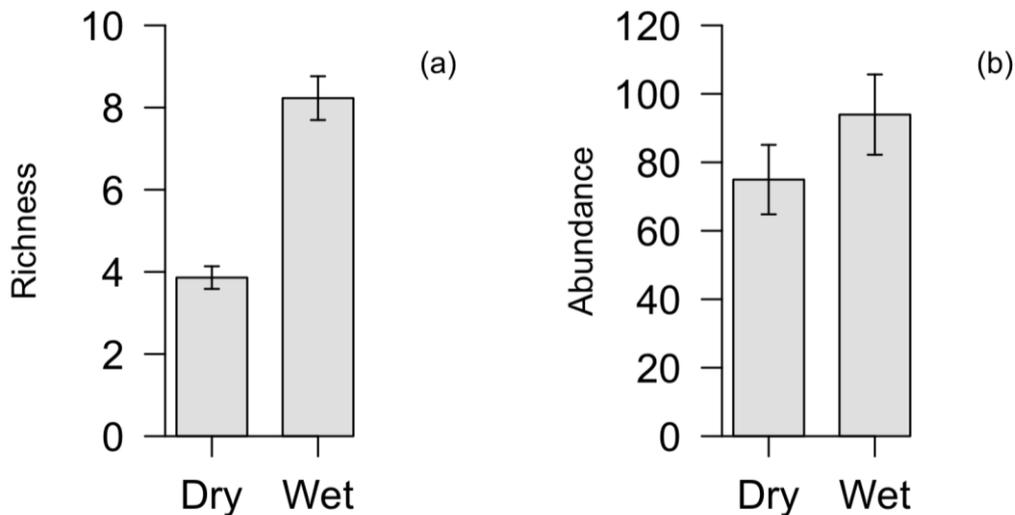
**Figure 5** – Butterfly abundance per plot is explained by (a) the density of trees, (b) the mean tree height, and (c) basal area of trees and the interaction with site. The curves in the graphs (a) and (b) represent all sites (there were no difference between them); and the curves on graph (c) represent Morro da Pedreira (solid line) the northern sites (dashed line).

## Seasonality

Butterfly species composition varied between dry and wet seasons ( $R^2=0.031$ ,  $p=0.013$ ; Figure 6a), as did richness and abundance ( $p=0.001$  and  $p<0.01$ ). There were no exclusive species in the dry season (Figure 6b). More species ( $8.23 \pm 0.55$ ) and individuals ( $93.94 \pm 11.75$ ) were found in the wet season than the in the dry season ( $3.86 \pm 0.28$  vs  $74.95 \pm 10.15$ ; Figure 7).



**Figure 6** - Fruit-feeding butterflies composition of dry forest habitats in two different seasons (dry and wet): a) NMDS analysis showing differences between the seasons. Symbol code: triangle and solid line= wet season and circle and dashed line= dry season. The polygons separate the dry from the wet season, which were shown to be statistically different with a PERMANOVA. b) Venn diagram showing the amount of species in common and per season.



**Figure 7** - Seasonality of (a) abundance and (b) richness of fruit-feeding butterflies. Both abundance and richness were significantly different comparing the wet (February-March) and dry (September) season. The error bars represent the standard deviation.

## DISCUSSION

This is the first study in Brazilian dry forest that relates vegetation structure to local butterfly diversity. Butterfly community structure differed between northern and central TDFs of Minas Gerais, and species composition differed between sites in the transitional zone of Cerrado-Caatinga and the site within Cerrado (Figure 2). This suggests that the northern and central sites are separate regional communities. Beta diversity was higher than expected between regions (Figure 3), indicating the potential effects of surrounding habitats and different historical contingencies (Dapporto *et al.*, 2014). The beta diversity due to species turnover implies that replacement of some species may be a consequence of environmental sorting or spatial and historical constraints (Baselga, 2010). Working with TDF plant communities in South America, Neves *et al.* (2015) found that precipitation and edaphic conditions explained most variation in species composition. The difference in vegetation structure can lead to a difference in faunal composition (Didham *et al.*, 2007; Ramos, 2000), as observed in this study.

The greatest difference between the northern and central sites was in species of Satyrini. Ribeiro *et al.* (2012) suggested that Satyrini are more abundant in the contact zone between forest, grassland and Cerrado, exactly as found at Morro da Pedreira (supplementary material). The 10 Satyrini species found in northern Minas Gerais also occur at a Caatinga site in Pernambuco, where only 13 fruit-feeding nymphalids occur (Nobre *et al.*, 2012). This suggests that the Caatinga fauna may be a subgroup from the Cerrado-Caatinga transitional zone (northern Minas Gerais sites), and that the Cerrado fauna differs from transitional habitat communities. Mostly due to Satyrini (see supplementary material) species composition was more similar between northern Minas Gerais and Catimbau National Park, Pernambuco (Nobre *et al.*, 2008; separated by ca. 1,400 km) than among northern Minas Gerais sites and central Morro da Pedreira (separated by ca. 500 km).

Butterfly abundance was greater in the northern sites than in the central site. Our sites in northern Minas Gerais within a large mosaic of dry forest surrounded by agriculture (Espírito-Santo *et al.*, 2013) contrasts with Morro da Pedreira that is bounded mostly by cerrado *sensu stricto* (Coelho *et al.*, 2013). The fact that TDF fragments at Morro da Pedreira are imbedded within Cerrado and on limestone outcrops (Coelho *et al.*, 2013) may explain the lower plot abundance compared to northern sites. This supports the suggestion that landscape structure adjacent to sampling points can influence butterfly assemblages (Ribeiro *et al.*, 2012).

Vegetation structure is a good predictor of butterfly diversity at the local level (Shahabuddin & Terborgh, 1999; Ramos, 2000; Dover, 1996; Barlow *et al.*, 2007). In this study some vegetation parameters influenced community composition and abundance, but not species richness. Tree density, mean tree height and basal area are important predictors of butterfly abundance in some areas (Ramos, 2000), but in our study abundance was lower in areas with taller trees (Figure 4). Tree density and the basal area imply a habitat with more shaded microhabitats, which may maintain greater abundances of some species. In stratified forests,

tropical butterfly communities can differ significantly between the understory and canopy (DeVries & Walla, 2001; DeVries *et al.*, 2011, Fordyce & DeVries, 2016). As our traps were in the understory only, it is likely we did not sample canopy-inhabiting species in areas with tall trees, thus underestimating total species diversity, assuming these forests are stratified (colocar a referência do Bruno da Mata Seca).

This study found no relationship between butterfly species richness and vegetation parameters (see also Barlow *et al.*, 2008). This was surprising given previous work showing positive correlations between butterfly and plant diversity (e.g., European grasslands: Steffan-Dewenter & Tschamtker, 2000; and *Heliconius* species: Gilbert & Smiley, 1978; Checa *et al.*, 2014). Those studies addressed resource-based relationships between herbivores and plants, but given the absence of data on plant diversity and larval host plant use at our study sites, ours focused on vegetation structure as a proxy for habitat complexity. Future research that directly assesses both plant and butterfly diversity could potentially test the role of plant species richness on butterfly diversity in TDFs.

We found that butterfly richness and abundance were highest in the wet season (Figure 6), corroborating previous studies in other vegetation types (Shahabuddin & Terborgh, 1999; Pozo *et al.*, 2008; Nobre *et al.*, 2012; Checa *et al.*, 2014). Availability of ephemeral resources and conditions has a significant effect on seasonal patterns of tropical insect abundance (Wardhaugh, 2014). This is evident in TDFs, given that during the dry season TDF trees may lose > 95% of their leaves (Pezzini *et al.*, 2014; Espírito-Santo *et al.*, 2013; Neves *et al.*, 2013). These seasonal changes in forest structure certainly affect the availability of leaves needed for larval development, and species that require shade or sun for adult activities (Wardhaugh, 2014). As in other habitats with marked seasonality, butterflies in TDFs must have a life cycle synchronized with the environment to ensure availability of larval and adult resources, and suitable environmental conditions.

In our study *Eunica tatila* constituted 51% of the total sampled abundance in the northern sites, but was absent in Morro da Pedreira. Gozzi *et al.* (2008) also found *E. tatila* to be the most abundant species in a transitional area between Cerrado and Caatinga. Similarly to what has been shown for a species of Satyrini in a comparative study of two Ecuadorian sites (DeVries & Walla 1999), some TDFs may support a high density of *E. tatila* host plant that effectively acts as an ecological release. In contrast, *E. tatila* was found to be uncommon in some Caatinga (Nobre *et al.*, 2012) and Mexican TDFs (Pozo *et al.*, 2008). Such variation suggests environmental heterogeneity in host plant abundance among sites.

Brazilian TDFs have rarely been studied, and their entomofauna remains almost completely unknown. Only two studies have considered TDF butterflies in Minas Gerais (Gozzi *et al.*, 2008; Neves *et al.*, 2013), and two in Pernambuco (Nobre *et al.*, 2008; 2012). The present study demonstrated the importance of vegetation structure, seasonality, and probably the surrounding habitats, and geographical history on Brazilian TDF butterfly community structure and dynamics. Although TDFs share a similar physiognomy, they are largely heterogeneous by virtue of their patchy distribution within various Neotropical biomes. These unique environments therefore constitute an exceptional opportunity for comparative community dynamic studies across broad geographical areas. Our study also indicates the utility of using butterflies as a flagship group for TDF conservation efforts.

## REFERENCES

- Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32–46.
- Antunes, F.Z. (1994) Caracterização Climática – Caatinga do Estado de Minas Gerais. *Informe Agropecuário*, **17**, 15-19.

- Barlow, J., Araujo, I.S., Overal, W.L., Gardner, T.A., Mendes, F.S., Lake, I.R. & Peres, C.A. (2008) Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical *Eucalyptus* plantations. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 1089-1104.
- Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., da Silva, M.N.F., da Silva Motta, C. & Peres, C.A. (2007) Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS*, **104**, 18555-18560.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Baselga, A. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808-812.
- Basset, Y., Eastwood, R., Sam, M., Lohman, D.J., Novotny, V., Treuer, T., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Pierce, N.E., Bunyavejchewin, B., Sakchoowong, W., Kongnoo, P. & Osorio-Arenas, M.A. (2012) Cross-continental comparison of butterfly assemblages in tropical rainforests: implications for biological monitoring. *Insect Conservation and Diversity*, **6**, 223-233.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1-8.
- Bigger, M. (1976) Oscillations of tropical insect populations. *Nature*, **5540**, 207–209.
- Bonebrake, T.C., Ponísio, L.C., Boggs, C.L. & Ehrlich, P.R. (2010) More than just indicators: a review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, **143**, 1831-1841.

- Brito, M.M., Ribeiro, D.B., Raniero, M., Hasui, E., 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.
- Carneiro, E., Mielke, O.H.H., Casagrande, M.M. & Fiedler, K. (2014) Skipper richness (Hesperiidae) along elevational gradients in Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*, **43**, 27 – 38.
- Chao, A & Jost, L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, **93**, 2533-2547.
- Checa, M.F., Rodriguez, J., Willmott, K.R. & Liger, B. (2014) Microclimate variability significantly affects the composition abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened neotropical dry forest. *Florida Entomologist*, **97**, 1-13.
- Coelho, M.S., Almada, E.D, Quintino, A.V., Fernandes, G.W., Santos, R.M., Sanchez-Azofeifa, A. & Espírito-Santo, M.M. (2012) Floristic composition and structure of a seasonally dry tropical forest at different successional stages in the Espinhaço Mountains, southeastern Brazil. *Interciência*, **37**, 190-196.
- Coelho, M.S., Fernandes, G.W. & Sánchez-Azofeifa, A. (2013) Brazilian tropical dry forest on basalt and limestone outcrops: status of knowledge and perspectives. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. (ed. by Sánchez-Azofeifa, A.; Powers, J.; Fernandes, G. W. & Quesada, M.), pp. 55-68. Boca Raton, CRC Press, London, UK.
- Crawley, M.J. (2013) *The R book*. 2<sup>nd</sup> ed. John Willey & Sons, Ltda, Chichester, UK.

- Dapporto, L.; Fattorini, S.; Voda, R.; Dinca, V. & Vila, R. (2014) Biogeography of western Mediterranean butterflies: combining turnover and nestedness components of faunal dissimilarity. *Journal of Biogeography*, **41**, 1639-1650.
- DeVries, P.J. (1987) *The butterflies of Costa Rica and their natural history*. Volume I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- DeVries, P.J., Alexander, L.G., Chacon, I.A. & Fordyce, J.A. (2011) Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 472-482.
- 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. & Walla, T.R. (1999) Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 333-353.
- DeVries, P.J. & Walla, T.R. (2001) Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, **74**, 1-15.
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Gemmill, N.J., Rand, T.A., Ewers, R.M. (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 489-496.
- Dover, J.W. (1996) Factors affecting the distribution of satyrid butterflies on arable farmland. *The Journal Applied Ecology*, **4**, 723-734.
- Espírito-Santo, M.M.; Fagundes, M.; Sevilha, A.C.; Scariot, A., Sánchez-Azofeifa, A., Noronha, S.E. & Fernandes, G.W. (2008) Florestas estacionais decíduas brasileiras: distribuição e estado de conservação. *MG Biota*, **1**, 5-13.

- Espírito-Santo, M.M.; Leite, L.O.; Neves, F.S.; Nunes, Y.R.F.; Borges, M.A.Z.; Falcão, L.A.D.; Pezzini, F.F.; Berbara, R.; Valeria, H.M.; Fernandes, G.W.; Leite, M.R.; Clemente, C.S.M.; Leite, M.E. (2013) Tropical dry forests of Northern Minas Gerais, Brazil: diversity, conservation status and natural regeneration. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. (ed. by Sánchez-Azofeifa, A.; Powers, J.; Fernandes, G. W. & Quesada, M.), pp. 69-82. Boca Raton, CRC Press, London, UK.
- Espírito-Santo, M.M., Sevilha, A.C., Anaya, F.C., Barbosa, R., Fernandes, G.W., Sanchez-Azofeifa, A., Scariot, A., Noronha, S.E. & Sampaio, C.A. (2009) Sustainability of tropical dry forests: Two case studies in southeastern and central Brazil. *Forest Ecology and Management*, **258**, 922-930.
- Fartmann, T., Müller, C. & Poniatowski, D. (2013) Effects of coppicing on butterfly communities of woodlands. *Biological Conservation*, **159**, 396–404.
- Fordyce, J.A. & DeVries, P.J. (2016) A tale of two communities: Neotropical butterfly assemblages show higher beta diversity in the canopy compared to the understory. *Oecologia* (in press).
- Freitas, A.L.V., Iserhard, C.A., 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 butterflies bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomologia*, **40**, 209-218.
- Gilbert, L.E. & Smiley, J.T. (1978) Determinants of local diversity in phytophagous insects: Host specialists in tropical environments. *Diversity of Insect Faunas* (ed. by Mound, L.A & Waloff, N.), pp. 89-104. Blackwell, London, UK.
- Gozzi, M.R.; Beirão, M.V.; Medeiros, L.R.; Neves, F.S. & Fagundes, M. (2008) Borboletas frugívoras em uma região de transição entre Cerrado *sensu stricto* e Caatinga no norte de Minas Gerais, Brasil. *MG Biota*, **4**, 25-37.

- Grøtan, V.; Lande, R.; Chacon, I. & DeVries, P.J. (2014) Seasonal cycles of species diversity and similarity in a Central American butterfly community. *Ecography*, **37**, 509-516.
- Grøtan, V.; Lande, R.; Engen, S.; Saether, B.E. & DeVries, P.J. (2012) Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 714-723.
- Heikkilä, M.; Kaila, L.; Mutanen, M.; Peña, C. & Wahlberg, N. (2011) Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1093–1099.
- Horner-Devine, M.C., Daily, G.C., Ehrlich, P.R. & Boggs, C.L. (2003) Countryside biogeography of tropical butterflies. *Conservation Biology*, **17**, 168-177.
- Hsieh, T.C.; Ma, K.H. & Chao, A. (2013) iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/inext/>. 14th March 2016
- Komac, B., Stefanescu, C., Caritg, R. & Domènech, M. (2013). Forces driving the composition of butterfly assemblage in Andorra. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 897-910.
- Lamas, G. (2004) *Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea*. Scientific publishers, Gainesville, USA.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**, 5–13.
- Luoto, M., Heikkinen, R.K., Pöyry, J. & Saarinen, K. (2006) Determinants of the biogeographical distribution of butterflies in boreal regions. *Journal of Biogeography*, **33**, 1764-1778.
- Madeira, B.G., Espírito-Santo, M.M. D'Ângelo-Neto, S., Nunes, Y.R.F., Sánchez-Azofeifa, A., Fernandes, G.W. & Quesada, M. (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, **201**, 291-304.

- Madeira, J.A. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463–479.
- Marques, T & Schoereder, J.H. (2013) Ant diversity partitioning across spatial scales: ecological processes and implications for conservation in tropical dry forests. *Austral Ecology*, **39**, 72–82.
- Neves, D.M., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Bueno, M.L. & Oliveira-Filho, A.T. (2015) Environmental and historical controls of floristic compositions across the South America Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, **42**, 1566–1576.
- Neves, F.S., Fonseca, V.H., Espírito-Santo, M.M., Vaz-de-Mello, F.Z., Louzada, J., Sánchez-Azofeifa, A. & Fernandes, G.W. (2010) Successional and seasonal changes in a community of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in Brazilian tropical dry forest. *Natureza & Conservação*, **8**, 160–164.
- Neves, F.S., Silva, J.O., Marques, T., Mota-Souza, J.G., Madeira, B.G., Espírito-Santo, M.M., Fernandes, G.W. (2013) Spatio-temporal dynamics of insects in a Brazilian Tropical Dry Forest. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. (ed. by Sánchez-Azofeifa, A.; Powers, J.; Fernandes, G. W. & Quesada, M.), pp. 55–68. Boca Raton, CRC Press, London, UK.
- Nobre, C.E.B.; Ianuzzi, L. & Schlindwein, C. (2012) Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in Brazilian semiarid area. *International Scholarly Research Network Zoology*, doi:10.5402/2012/268159.
- Nobre, C.E.B.; Schlindwein, C. & Mielke, O.H. (2008) The butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Zootaxa*, **1751**, 35–45.
- Norden, N.; Angarita, H.A.; Bongers, F.; Martínez-Ramos, M.; Cerda, I.G.; Breugel, M.V.; Lebrija-Trejos, E.; Meave, J.A.; Vandermeer, J.; Williamson, G.B.; Finegan, B.; Mesquita, R. &

- Chazdon, R.L. (2015) Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS*, **112**, 8013-8018.
- Öckinger, E., Dannestam, A. & Smith, H.G. (2009) The importance of fragmentation and habitat quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban Planning*, **93**, 31-37.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, P., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B. Simpson, G.L. & Solymos, P., Stevens, M.H.H. and Wagner, H. (2015) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1.
- Pennington, R.T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A.T. (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 437–457.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261–273.
- Pezzini, F.F.; Ranieri, B.D.; Brandão, D.O.; Fernandes, G.W.; Quesada, M.; Espírito-Santo, M.M. & Jacobi, C.M. (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems*, **148**, 965-974.
- Pozo, C., Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Salas-Suárez, N., Maya-Martínez, A., Vargas-Fernández, I. & Warren, A.D. (2008) Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul region. *Florida Entomologist*, **91**, 407-422.
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E (1993) Patterns of species distribution in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanic Garden*, **80**, 902-927.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D. Morellato, L.P.C. Powers, J.S., Neves, F.S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. & Sanchez-Montoya, G. (2009) Sucesional and

- management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1014-1024.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. 14th March 2016.
- Ramos, F.A. (2000) Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **35**, 29–41.
- Ribeiro, D.B., Batista, R. Prado, P.I., Brown Jr, 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., Prado, P.I., Brown Jr, K.S. & Freitas, A.V.L. (2010) Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the Atlantic Forest. *Biotropica*, **42**, 710-716.
- Robinson, N., Armstead, S. & Bowers, M.D. (2012) Butterfly community ecology: the influence of habitat type, weather patterns, and dominant species in a temperate ecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **145**, 50-61.
- Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Espírito-Santo, M.M., Fernandes, G.W., Powers, J.S. & Quesada, M. (2013) Tropical dry forest in the Americas: The tropi-dry endeavor. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. (ed. by Sánchez-Azofeifa, A.; Powers, J.; Fernandes, G. W. & Quesada, M.), pp. 55-68. Boca Raton, CRC Press, London, UK.
- Sarkinen, T., Iganci, J.R.V., Linares-Palomino, R., Simon, M.F., Prado, D.E. (2011) Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using seasonally dry tropical forests as a case study. *BMC Ecology*, **2011**, 11:27.
- Shahabuddin, G. & Terborgh, J.W. (1999) Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: Abundance, diversity and the effects of isolation. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 703-722.

- Si, X., Baselga, A. & Ding, P. (2015) Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS ONE* 10(5): e0127692.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scale. *Ecology Letters*, **17**, 866-880.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschamtker, T. (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters*, **3**, 449-456.
- Turner, J.R.G., Gatehouse, C.M. & Corey, C.A. (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, **48**, 195–205.
- 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.; 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, SP. *Biota Neotropica*, **4**, 1-9.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York, USA
- Wardhaugh, C.W. (2014) The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialization. *Biological Reviews*, **89**, 1021-1041.
- Wolda, H. (1978) Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist*, **112**, 1017–1045.
- Wolda, H. (1989) Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! *Oecologia*, **80**, 437-442.

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

Fruit-feeding butterflies sampled in dry forest habitats in Lagoa do Cajueiro, Jaíba, Serra Azul (Northern sites) and Morro da Pedreira (Central site; Minas Gerais, Brazil).

Species	Northern sites	Central site
<b>Biblidinae</b>	<b>6788</b>	<b>101</b>
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)	102	25
<i>Callicore astarte</i> (Cramer, 1779)	0	8
<i>Callicore pygas</i> (Godart, 1824)	0	15
<i>Callicore sorana</i> (Godart, 1824)	28	7
<i>Catonephele numilia</i> (Cramer, 1775)	0	1
<i>Eunica bechina</i> (Hewitson, 1852)	45	0
<i>Eunica tatila</i> (Herrich-Schäffler, 1855)	3939	0
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	30	15
<i>Hamadryas chloe</i> (Stoll, 1787)	1	2
<i>Hamadryas epinome</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	8	20
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, 1823)	2581	3
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	8	0
<i>Mestra hersilia</i> (Fabricius, 1776)	1	0
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	45	5
<b>Charaxinae</b>	<b>324</b>	<b>54</b>
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	1	0
<i>Fountainea glycerium cratais</i> (Hewitson, 1874)	234	16
<i>Fountainea halice moretta</i> (H. Druce, 1877)	3	12
<i>Fountainea ryphea</i> (Cramer, 1775)	1	13
<i>Hypna clytemnestra</i> (Cramer, 1777)	40	0
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	0	6
<i>Siderone galanthis</i> (Cramer, 1775)	0	2
<i>Zaretis itys</i> (Cramer, 1777)	8	1
<i>Zaretis</i> sp.	37	4
<b>Nymphalinae</b>	<b>0</b>	<b>15</b>
<i>Nica flavilla</i> (Godart, 1824)	0	4
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)	0	11
<b>Satyrinae</b>	<b>118</b>	<b>332</b>
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775)	1	0

<b>Species</b>	<b>Northern sites</b>	<b>Central site</b>
<i>Cissia terrestris</i> (A. Butler, 1867)	0	6
<i>Hermeuptychia atalanta</i> (A. Butler, 1867)	0	10
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	0	7
<i>Hermeuptychia maimoune</i> (A. Butler, 1870)	0	7
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)	18	0
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, 1808)	5	1
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1824)	1	24
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	1	122
<i>Paryphthimoides</i> sp. nova	0	29
<i>Pharneuptychia</i> ca. <i>pharnabazos</i> (Bryk, 1953)	21	70
<i>Pharneuptychia innocentia</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	4	1
<i>Pharneuptychia phares</i> (Godart, 1824)	31	13
<i>Pharneuptychia</i> sp.1	24	22
<i>Taygetina kerea</i> (A. Butler, 1869)	0	8
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	12	0
<i>Taygetis rufomarginata</i> (Staudinger, 1888)	0	1
<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer 1776)	0	2
<i>Yphthimoides angulares</i> (A. Butler, 1867)	0	4
<i>Yphthimoides manasses</i> (C. Felder & Felder, 1867)	0	2
<i>Yphthimoides mimula</i> (Hayward, 1954)	0	1
<i>Yphthimoides renata</i> (Stoll, 1780)	0	1
<i>Yphthimoides ypthima</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	0	1
<b>Total number of species</b>	<b>28</b>	<b>39</b>
<b>Total abundance</b>	<b>7230</b>	<b>502</b>

## Capítulo 2

### **Padrões espaço-temporais de distribuição de borboletas frugívoras ao longo de um gradiente altitudinal savânico**

Beirão, Marina V<sup>1,2</sup>; Neves, Frederico S<sup>2</sup> & Fernandes, G Wilson<sup>1,4</sup>

MV Beirão, Laboratório de Ecologia Evolutiva & Biodiversidade/DBG, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161 901, Belo Horizonte, MG, Brazil,  
[marinabeirao@gmail.com](mailto:marinabeirao@gmail.com). +553134092580.

<sup>1</sup>Ecologia Evolutiva & Biodiversidade/DBG, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161 901, Belo Horizonte, MG, Brazil

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia de Insetos/DBG, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161 901, Belo Horizonte, MG, Brazil Belo Horizonte, MG, Brazil

<sup>4</sup>Department of Biology, Stanford University, Stanford 94305, USA

## **Padrões espaço-temporais de distribuição de borboletas frugívoras ao longo de um gradiente altitudinal savânico**

### **RESUMO**

As montanhas estão entre os mais poderosos experimentos naturais para se testar respostas ecológicas e evolutivas da biota a influências ambientais. Essa importância ainda aumenta frente a possíveis cenários de mudanças ambientais. Neste trabalho descrevemos pela primeira vez os padrões espaço-temporais de distribuição da diversidade de borboletas frugívoras e os mecanismos determinantes desses padrões ao longo de um gradiente altitudinal savânico da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Foram selecionadas sete altitudes, de 822 a 1388m de elevação, ao longo da vertente oeste da Serra do Cipó e nessas altitudes foram medidos fatores abióticos e características da vegetação. A riqueza de borboletas frugívoras apresentou um padrão de diminuição com o aumento da altitude, mas a abundância e a diversidade beta não foram influenciadas pela altitude. A interação entre temperatura e precipitação determinaram a abundância, a diversidade beta e a composição das borboletas. Das características da vegetação, a riqueza de plantas explicou somente a diversidade beta. As diversidades gama e alfa variaram com o período amostral e a altitude, enquanto a diversidade beta variou com a interação entre os períodos amostrais e as altitudes. A decomposição da diversidade beta mostrou que a variação no espaço e no tempo é devida à substituição de espécies, o que significa que a composição das borboletas é diferente ao longo da montanha e ao longo do tempo. Mudanças climáticas em conjunto com o aumento dos impactos antrópicos nos campos rupestres podem ter um efeito negativo na diversidade de borboletas presentes nas regiões altimontanas da Cadeia do Espinhaço.

Palavras-chave: diversidade beta, estrutura da vegetação, gradiente de diversidade, mudanças climáticas, Nymphalidae

## INTRODUÇÃO

Quando se sobe uma montanha, as condições ambientais mudam influenciando diretamente a estrutura e composição da vegetação e conseqüentemente afetando também a comunidade de animais. Os organismos mais adaptados às condições locais são em geral aqueles mais afetados por estas condições como já observado há mais de 200 anos por Forster (em 1778) e von Humbolt (em 1849) [1]. Apesar dos estudos científicos sobre a variação na distribuição de espécies em gradientes altitudinais serem feitos desde do século XVII [1], esses voltaram ao foco mais recentemente pelo fato das montanhas estarem entre os mais poderosos experimentos naturais para testar respostas ecológicas e evolutivas da biota a influências geofísicas e ambientais (e.g.[2]), principalmente frente a possíveis cenários futuros de mudanças climáticas (e.g., [3, 4, 5]).

As montanhas apresentam grandes variações em suas características geofísicas e ambientais em pequenas escalas espaciais (e.g. [2, 6, 7]), gerando condições ideais para o monitoramento de mudanças climáticas [8] e adaptações evolutivas em pequenas distâncias [6]. Por outro lado, apesar do grande número de estudos realizados ao longo de gradientes de montanhas, não há ainda um consenso sobre os padrões de diversidade de espécies ao longo de gradientes altitudinais. Alguns estudos mostram que a diversidade tende a diminuir com o aumento da altitude [1, 9, 10, 11], em outros a maior diversidade é encontrada em áreas de elevação intermediária [3, 12, 13] e ainda há estudos que demonstram uma maior diversidade em áreas mais elevadas [15, 16].

A variável altitude geralmente incorpora diversas características de um ambiente já que está relacionada a outros fatores como diminuição da pressão atmosférica e temperatura, aumento da radiação e da fração da radiação UV-B [6]. Além desses fatores ainda existem outros que variam com o local onde o gradiente se encontra (como umidade, precipitação, geologia, dentre outros) [6, 17]. Soma-se a isso o fato de que diferentes espécies características

de ambientes montanhosos respondem de forma distinta às alterações das variáveis abióticas nestes locais [14]. Assim, torna-se muito difícil o estabelecimento de padrões gerais mundiais de resposta da biodiversidade a gradientes altitudinais [6].

Por outro lado, para um entendimento mais refinado da variação geográfica da composição das espécies ao longo de gradientes de altitude, é importante que se entenda a dinâmica dos fatores, sua intensidade e sinergias tanto em nível espacial quanto de escala geográfica. Por exemplo, a maioria dos trabalhos em gradientes altitudinais são estudados em somente uma escala de diversidade (geralmente alfa ou gama) [1, 18], embora mais recentemente tem aumentado o número de trabalhos focando distintas componentes da diversidade (e.g., [19]). As diversidades alfa e gama ( $\alpha$  e  $\gamma$ ) são agrupadas como diversidades de inventário [20], diferenciando-se somente pela escala, sendo  $\alpha$  a diversidade local e  $\gamma$  a diversidade regional. Já diversidade  $\beta$  pode ser definida como a diferença na composição entre locais ou períodos de tempo [21]. A diversidade  $\beta$  pode ser gerada por distintos mecanismos, a substituição (turnover) ou o aninhamento de espécies [22]. A vantagem da partição da riqueza em alfa e gamma é que podemos entender melhor em que escala da diversidade o efeito das variáveis explicativas é maior, se é em uma escala local ou regional [23].

A maioria dos estudos sobre diversidade de organismos em cadeias montanhosas foi realizada em regiões temperadas que possuem grande variação altitudinal. Estudos em montanhas geologicamente mais antigas, cujos picos são consideravelmente mais baixos devido às consequências de forças erosivas, são ainda incipientes. Este é o caso das montanhas do Escudo Brasileiro, onde pouco se sabe sobre os padrões de distribuição de espécies e os mecanismos determinantes [1, 24]. As montanhas antigas possuem uma variação altitudinal menor e, geralmente possuem a rocha mãe exposta, sendo o solo muito raso. Como os efeitos da elevação na diversidade de espécies podem não ser tão evidentes, postula-se que os eventos

históricos podem ser de grande importância na substituição de espécies com o aumento da altitude [1].

Um bom exemplo de uma cordilheira de montanhas antigas do Brasil é a cadeia do Espinhaço. O Espinhaço é uma cadeia de montanhas quartzíticas, que se estende em uma orientação norte-sul [25] por mais de 1200 Km no leste do Brasil [26], separando dois “hotspots” brasileiros: a Mata Atlântica e o Cerrado [27,28]. Sua largura varia de 50 a 100 Km e a elevação de 800 a 1500 m com algumas montanhas isoladas atingindo mais de 2000m [25]. Dentre os ambientes presentes na Cadeia do Espinhaço se destacam os campos rupestres, que são compostos por uma vegetação de matriz de gramíneas com arbustos esclerófilos e sempre verdes e pequenas árvores associadas a afloramentos rochosos [24, 29]. Esses ambientes são altamente sazonais e ocorrem em altitudes de cerca de 900m a 2000m e ocupam aproximadamente 66.447 Km<sup>2</sup> (0,78% da área do Brasil) apesar de grande parte dessa área já ter sido perdida por atividades antrópicas [24].

Embora existam vários estudos que avaliaram o efeito da altitude em borboletas (e.g. [1, 16, 30]), ainda não se conhece qual é o efeito da altitude na dinâmica temporal da comunidade e em diferentes escalas da diversidade. Borboletas podem ser consideradas como ótimos modelos de predição de padrões de diversidade nos trópicos [31] já que, como muitos insetos, possuem gerações curtas sendo ideais para trabalhos com impactos na abundância e riqueza de espécies [32]; são sensíveis à mudança no habitat, respondem rapidamente a distúrbios e são facilmente coletadas [31, 33]. Elas têm sido usadas em estudos de conservação [31] e, inclusive, devem ser estudadas não somente como potenciais bioindicadoras, mas também como alvos de conservação [34]. O trabalho com borboletas frugívoras ainda oferece a vantagens de amostragem simultânea com esforços padronizados em diferentes áreas através do uso de armadilhas (coleta passiva) que não é influenciado pela experiência do pesquisador (coleta ativa) [35].

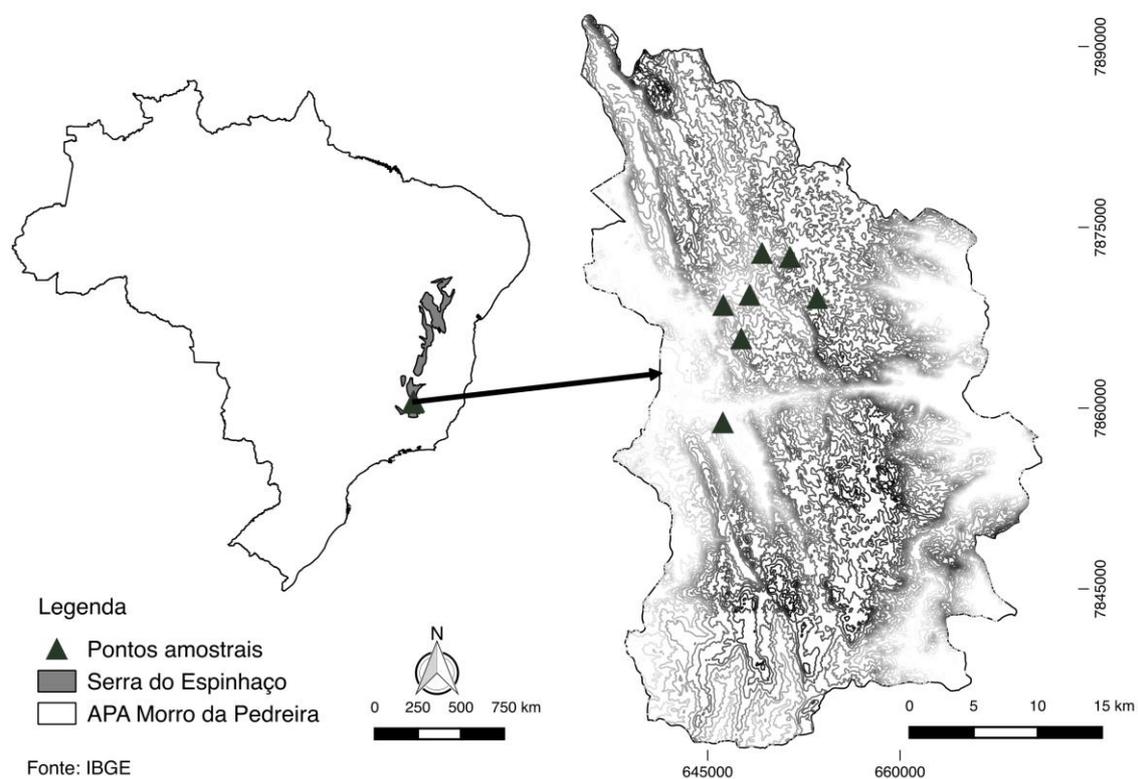
O cenário da segunda maior cordilheira de montanhas sul-americana mencionado acima é propício ao estudo dos padrões e mecanismos espaço-temporais que influenciam a distribuição da diversidade de borboletas, por esta se tratar de uma montanha antiga, conseqüentemente mais baixa, ser a divisora de dois grandes biomas do Brasil e pela falta de estudos com borboletas na região. Levantamos a hipótese de que a diversidade de borboletas frugívoras diminui com o aumento da elevação na montanha. As seguintes predições foram testadas neste ambiente: i) a diversidade  $\beta$  espacial e temporal de borboletas ao longo do gradiente é determinada por substituição (*turnover*) de espécies, pois espécies presentes em regiões mais elevadas devem diferir daquelas presentes em altitudes mais baixas e, por se tratar de um grupo sazonal, algumas espécies de borboletas só ocorrem durante um período do ano; ii) fatores abióticos determinam a distribuição de borboletas no espaço e no tempo, com o aumento da temperatura, umidade e precipitação haverá um aumento na diversidade de borboletas; iii) a diversidade de borboletas é influenciada pela estrutura pois quanto maior for a complexidade estrutural da vegetação, ou seja, quanto maior for a abundância, riqueza, altura e área basal das plantas, maior será a diversidade de borboletas e; iv) existe uma variação temporal na comunidade de borboletas que é dependente da altitude, porque o efeito da variação temporal na comunidade de borboletas deve ser diferente dependendo da altitude em que essas comunidades se encontram.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Área de Estudo**

O estudo foi realizado na Serra do Cipó, que se encontra dentro da Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (APAMP), na porção sul da Cadeia do Espinhaço (Figura 1), a qual tem parte de sua área tanto no Bioma Mata Atlântica quanto no Cerrado. Nesse estudo focamos somente em um gradiente altitudinal do lado oeste, representado principalmente pela vegetação

de Cerrado *Senso Stricto* nas partes mais baixas e campos rupestres nas maiores altitudes [24]. Os campos rupestres são caracterizados por formações herbáceo-arbustivas em um mosaico de áreas rochosas [36]. Ocorrem principalmente nas montanhas acima de 900m acima do nível do mar [29, 36, 37]. São frequentemente entremeados por matas ciliares e capões de mata (fragmentos de Mata Atlântica) ocupando de maneira disjunta as regiões mais elevadas da Cadeia do Espinhaço [36, 38]. Os campos rupestres também dependendo da altitude em que ocorrem na Serra do Cipó: em áreas mais baixas (~800m), observa-se uma área de ecótono, onde espécies de cerrado (de baixo porte) e os campos rupestres estão misturados. Já em ambientes mais elevados, entre 1300 e 1400 m, a estrutura da vegetação é composta por algumas árvores esparsas (para mais detalhes veja [24]).



**Figura 1** – Mapa da área de estudo, Serra do Cipó, dentro da Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, Brasil. O mapa da direita mostra a Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira com as curvas de nível da altitude. Os triângulos são as sete altitudes marcadas.

## Desenho Amostral

Como unidades amostrais, foram selecionadas sete altitudes ao longo da vertente oeste da Serra do Cipó variando aproximadamente de 800 a 1400m, distantes entre elas no mínimo 2 Km. Em cada altitude foram demarcadas três trilhas (distantes cerca de 500m entre si) com quatro armadilhas de atração de borboletas frugívoras em cada (distando cerca de 50m entre elas). As armadilhas são do tipo Van-Someren Rydon iscadas com banana fermentada com garapa por 48 horas (seguindo [35]). As armadilhas foram presas com a base a cerca de 1 m de altura e foram revisadas diariamente por três dias consecutivos, totalizando um período amostral de quatro dias consecutivos.

Na região do estudo é possível observar quatro estações distintas em relação à precipitação: chuvosa (de novembro a janeiro), “pós-chuvosa” (de fevereiro a abril), seca (de maio a setembro) e “pós-seca” (outubro) [39]. Sendo assim, foram realizadas oito amostragens durante dois anos entre os meses de outubro de 2011 a julho de 2013, contemplando as estações supracitadas de cada ano. Todos os indivíduos capturados foram acondicionados individualmente em envelopes entomológicos com as informações de data e local (armadilha, trilha e altitude) da coleta. Os espécimes foram identificados por guias [31, 40-44] e confirmados por especialistas. Os espécimes amostrados foram depositados na coleção da Universidade Federal de Minas Gerais.

Como fatores abióticos foram utilizadas medidas de temperatura e umidade (médias) e precipitação (acumulada) para cada mês de amostragem obtidas através de torres meteorológicas (Onset HOBO® U30 data-logger) dispostas em todas as altitudes adjacentes as trilhas amostrais. Para obter as características da vegetação (abundância, riqueza e altura média das plantas (cm) e área basal (m<sup>2</sup> por hectare) por altitude) em cada altitude foi feito um transecto de 250m no qual foram marcadas 13 áreas de 10x10m. Todas as plantas com diâmetro a altura do solo maior que 1 cm dentro do plot foram utilizadas para as análises [45].

Como medidas de estrutura de vegetação utilizamos para esse trabalho: a abundância, a riqueza e a altura média (cm) das plantas por altitude e a área basal (m<sup>2</sup> por hectare) por altitude.

### **Análises Estatísticas**

Para estimar a riqueza de espécies de borboletas frugívoras da Serra do Cipó construímos uma curva de extrapolação e rarefação baseada no estimador Chao 1 configurada a 40 nós e 300 reamostragens [11, 46]. As análises foram feitas usando o pacote iNEXT [47], disponível em <https://chao.shinyapps.io/iNEXT/>.

Para testar os efeitos das variáveis explicativas (altitude, período amostral, abióticas e de vegetação) sobre a diversidade de borboletas, utilizamos cinco diferentes atributos para analisar a comunidade: i) abundância (número de indivíduos por altitude), ii) diversidade gamma ( $\gamma$ , o acumulado da riqueza de espécies por altitude), iii) a diversidade alfa ( $\alpha_{\text{médio}}$ , riqueza média de espécies por altitude), iv) a diversidade beta ( $\beta$ , obtida através da fórmula  $\beta = \gamma / \alpha_{\text{médio}}$ ; segundo Wittaker, 1972) e v) a composição de espécies em cada altitude.

Para testar o padrão espacial de distribuição da diversidade de borboletas frugívoras ao longo do gradiente altitudinal foram construídos modelos lineares generalizados (GLMs) utilizando abundância,  $\gamma$ ,  $\alpha_{\text{médio}}$  e  $\beta$  por altitude como variáveis resposta e altitude média das trilhas como variável explicativa.

Em cada categoria de variáveis explicativas (abióticas e de vegetação) testamos primeiramente a correlação de Pearson par a par entre as variáveis. Quando estas se mostraram correlacionadas (Pearson > 0.6), foi escolhida somente uma delas para o modelo, usando como critério a variável com maior sentido biológico para as borboletas frugívoras. Para testar a hipótese de que a diversidade foi influenciada pelos fatores abióticos e de vegetação, foram construídos GLMs utilizando abundância,  $\gamma$ ,  $\alpha_{\text{médio}}$  e  $\beta$  de borboletas por altitude como variáveis resposta e as categorias abióticas e de vegetação como variáveis explicativas. A altitude foi utilizada como co-variável somente nos modelos nos quais o padrão altitudinal se mostrou

significativamente importante ( $p < 0.05$ ). A inserção da altitude como co-variável foi feita para verificarmos se a mesma ainda continuava significativa mesmo após a inserção das variáveis abióticas ou de vegetação. Em caso da altitude continuar significativa isto nos diz que ainda há algum parâmetro incorporado na variável altitude, não mensurado no presente trabalho, que pode influenciar a diversidade de borboletas frugívoras.

Para testar quais destas variáveis influenciaram a composição de borboletas, foram realizadas duas PERMANOVAs, uma com as variáveis abióticas e outra com as variáveis da vegetação. Em caso de significância do modelo, os dados de composição foram apresentados como uma figura de análise de coordenadas principais (PCoA) para visualização.

Para testar se houve variação temporal de borboletas frugívoras e se essa variação foi dependente da altitude foram construídos modelos lineares generalizados mistos (GLMM – Generalized Linear Mixed Models). Assumimos pseudoreplicação, sendo o efeito aleatório da altitude, já que as áreas amostrais se repetem a cada período amostral. As variáveis resposta utilizadas foram: abundância,  $\gamma$ ,  $\alpha_{\text{médio}}$  e  $\beta$  de borboletas e as variáveis explicativas utilizadas como variáveis fixas no modelo foram: período amostral, altitude e a interação entre eles. Nos GLMMs a área amostral foi utilizada como variável aleatória no modelo.

Todos os modelos construídos foram testados para adequação da distribuição de erros. Em todos os modelos as variáveis explicativas não significativas foram eliminadas das análises para a obtenção de um modelo mínimo adequado [48]. No caso de não significância de nenhuma variável, apresentamos o resultado do modelo completo.

Para testar se a dissimilaridade da diversidade entre as altitudes e entre os períodos amostrais ( $\beta$  diversidade) deve-se a aninhamento (*nestedness*) ou substituição de espécies (*turnover*), foi realizada a decomposição do  $\beta$  (espacial e temporal). Foi utilizado o pacote betapart [49] para a realização dessa análise. O teste de dissimilaridade de Sørensen produz dois índices: Simpson (que se refere à substituição de espécies) e Sørensen (que se refere ao

total da  $\beta$ diversidade). Assim, é possível verificar a fração aninhada resultante (nested-resultant fraction) do índice de Sørensen (que se refere ao aninhamento) (ver Baselga 2010). Para a decomposição do  $\beta$ espacial as espécies foram agrupadas por altitude e para o  $\beta$ temporal as espécies foram agrupadas por período amostral.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R [50].

## RESULTADOS

Com 2.688 dias-armadilha, um total de 580 borboletas, pertencentes a 44 espécies foram amostradas ao longo do gradiente durante os 2 anos consecutivos de amostragem (Tabela 1). Todas as quatro subfamílias de borboletas frugívoras foram amostradas no estudo.

Nas duas altitudes mais baixas (até 970m) foram encontradas cinco espécies exclusivas (*Biblis hyperia*, *Temenis lathoe*, *Memphis moruus*, *Siderone galanthis* e *Nica flavilla*) enquanto nas mais elevadas (acima de 1.250m) foram encontradas três espécies exclusivas (*Zaretis strigosus*, *Forsterinaria pronophila* e *Ypthimoides straminea*). Somente uma espécie ocorreu em todos os pontos de amostragem, *Ypthimoides saltuensis* (Satyrinae).

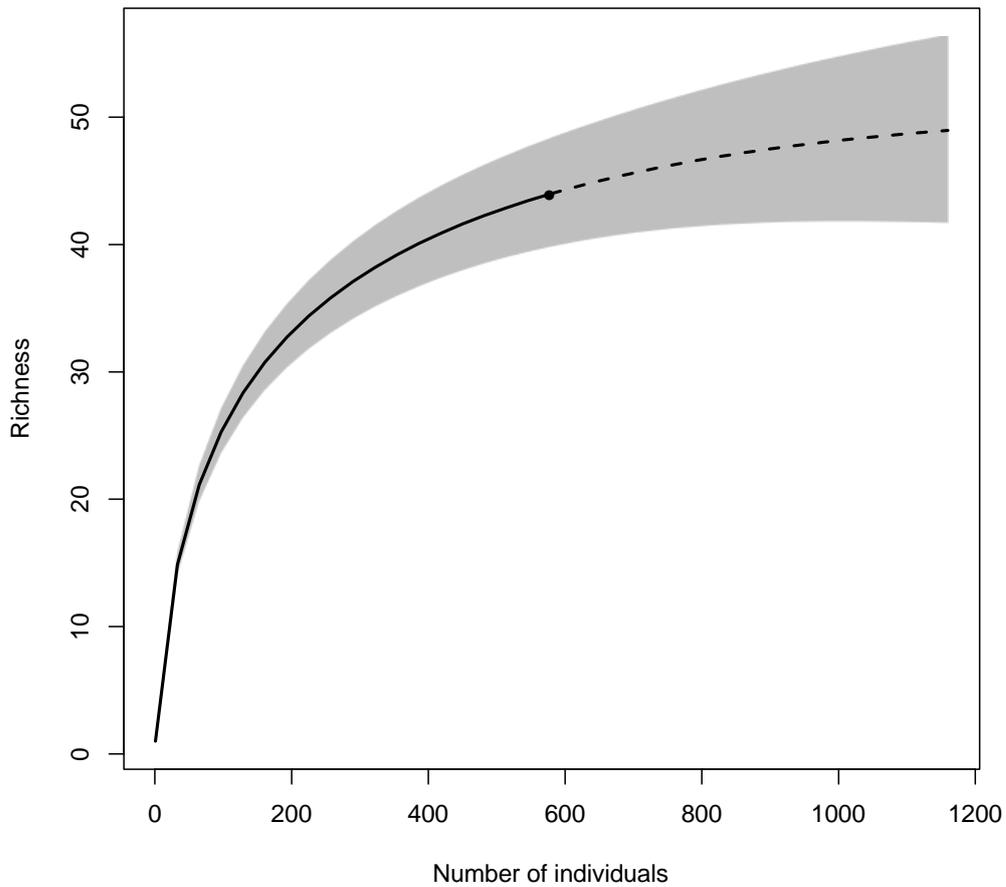
A subfamília com maior riqueza e abundância foi Satyrinae (30 espécies e 490 indivíduos). Nove espécies foram amostradas somente uma vez (singletons): *Biblis hyperia*, *Callicore astarte*, *Temenis laothoe*, *Zaretis strigosus*, *Colobura dirce*, *Nica flavilla*, *Smirna blomfieldia*, *Forsterinaria pronophila* e *Parypthimoides ocirrhoe*. E seis espécies foram amostradas somente duas vezes (doubletons): *Hamadryas amphinome*, *Hamadryas februa*, *Caligo brasiliensis*, *Eryphanis automedon*, *Moneuptychia soter* e *Taygetina kerea*.

**Tabela 1** – Borboletas frugívoras amostradas nas diferentes altitudes em áreas savânicas na Serra do Cipó, MG, Brasil.

Espécies	Altitudes (m)						
	822	966	1021	1121	1228	1286	1388
<b>Biblidinae</b>							
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)		1					
<i>Callicore astarte</i> (Cramer, 1779)			1				
<i>Callicore sorana</i> (Godart, [1824])	27	5	4	2		2	3
<i>Eunica curvierii</i> (Godart, 1819)	1	6	2	1		2	
<i>Eunica tatila</i> (Herrich-Schäffer, [1855])	11		1				
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)				1		1	
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, [1823])				1		1	
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)			4	2			
<i>Temenis lathoe</i> (Cramer, 1777)		1					
<b>Charaxinae</b>							
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)		3					
<i>Siderone galanthis</i> (Cramer, 1775)	3						
<i>Zaretis strigosus</i> (Gmelin, 1788/91)							1
<b>Nymphalinae</b>							
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)			1				
<i>Nica flavilla</i> (Godart, [1824])	1						
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)			1				
<b>Satyrinae</b>							
<i>Caligo brasiliensis</i> (C. Felder, 1862)					2		
<i>Cissia</i> sp.1	2	2		1	1		
<i>Eryphanis automedon</i> (Cramer, 1775)			2				
<i>Forsterinaria pronophila</i> (A. Butler, 1867)							1
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])					2		4
<i>Godartiana muscosa</i> (A. Butler, 1870)			1				3
<i>Hermeuptychia atalanta</i> (A. Butler, 1867)	2	10	1	3			
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	2	2	3				
<i>Hermeuptychia maimoune</i> (A. Butler, 1870)			3				
<i>Moneuptychia itapeva</i>	1	9		2	4		7
<i>Moneuptychia soter</i> (A. Butler, 1877)			2				
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)		1	6	2	1	1	
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	1	2					

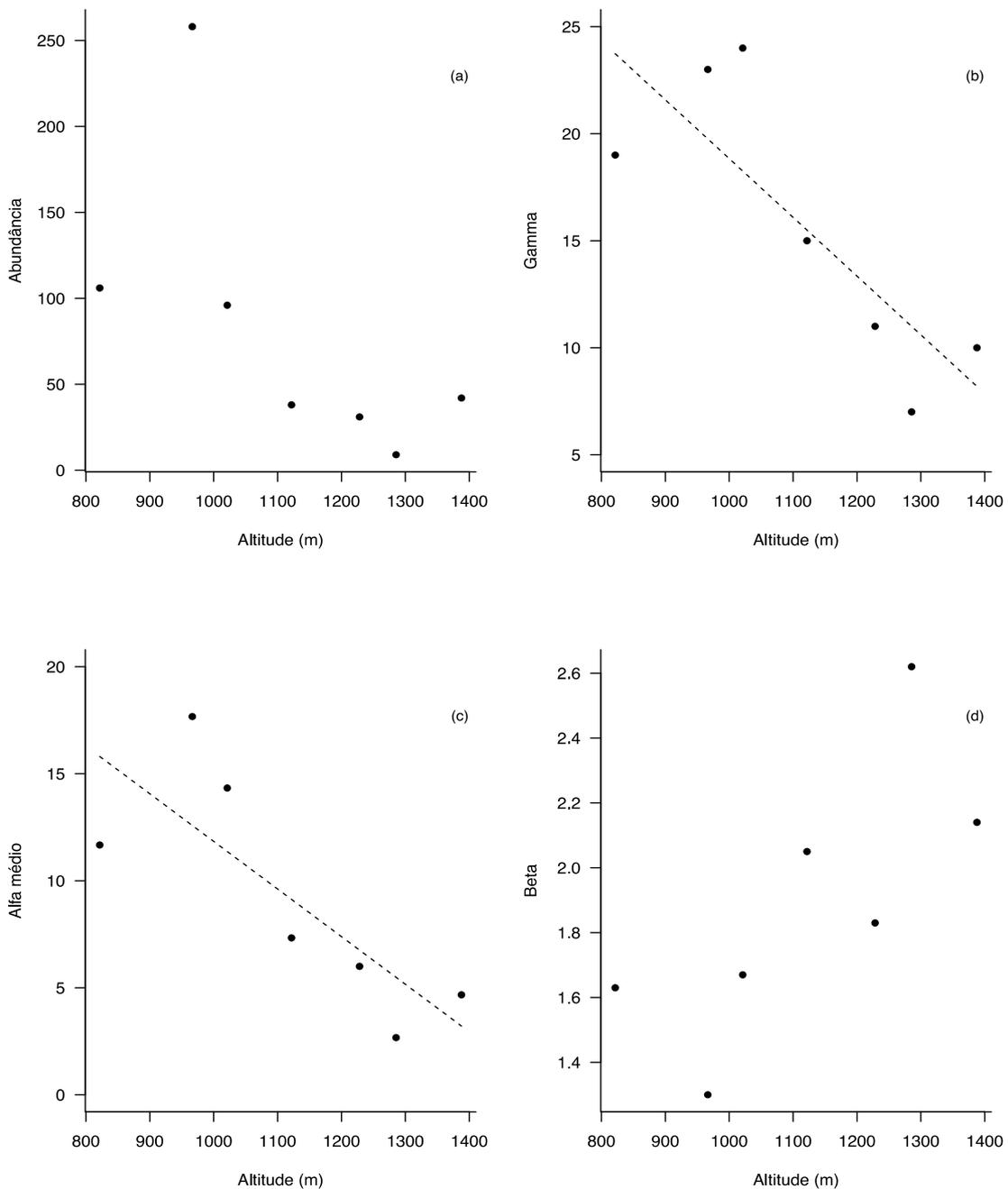
Espécies	Altitudes (m)						
	822	966	1021	1121	1228	1286	1388
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)			1				
<i>Paryphthimoides melobosis</i> (Capronnier, 1874)	11	22	8				
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, [1824])		3	4				
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	5	6					
<i>Paryphthimoides</i> sp.1	23	106	17	2	5		
<i>Paryphthimoides</i> sp.2	4	8	8		1	1	
<i>Pharneuptychia phares</i> (Godart, [1824])		1	1	1			
<i>Taygetina kerea</i> (A. Butler, 1869)	1			1			
<i>Taygetis laches</i> Fabricius, 1793	1	5					
<i>Yphthimoides affinis</i> (A. Butler, 1867)	4	18	10		2		
<i>Yphthimoides manasses</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)		2		2			14
<i>Yphthimoides renata</i> (Stoll, 1780)		2	5				
<i>Yphthimoides saltuensis</i> (Hayward, 1962)	4	34	9	13	11	1	4
<i>Yphthimoides</i> sp.1	2	9	1		1		
<i>Yphthimoides straminea</i> (A. Butler, 1867)							3
<i>Yphthimoides yphthima</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)				4	1		2
<b>Total abundância</b>	<b>106</b>	<b>258</b>	<b>96</b>	<b>38</b>	<b>31</b>	<b>9</b>	<b>42</b>
<b>Total riqueza</b>	<b>19</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>15</b>	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>10</b>

A curva de acúmulo de espécies não estabilizou (Figura 2) e a riqueza estimada de borboletas frugívoras para a Serra do Cipó baseada pelo estimador Chao 1 foi de 53,14 ( $\pm 6,08$ ) espécies. Neste trabalho coletamos cerca de 83% (44 espécies) do total de espécies esperado para a região.



**Figura 2** – Curva de rarefação e de extrapolação de espécies de borboletas frugívoras da Serra do Cipó, Brasil.

A riqueza de espécies de borboletas frugívoras por altitude ( $\gamma$ ) e a riqueza média ( $\alpha_{\text{médico}}$ ) diminuiram com o aumento da altitude ( $R^2=0,60$ ;  $p=0,025$  e  $R^2= 0,56$ ;  $p= 0,031$ , respectivamente; Figura 3). Entretanto não foi verificada uma relação entre a abundância e a  $\beta$ diversidade com o aumento da altitude ( $R^2=0,28$ ;  $p=0,124$  e  $R^2= 0,45$ ;  $p= 0,054$ , respectivamente).



**Figura 3** – Padrões espaciais de distribuição de borboletas frugívoras na Serra do Cipó, MG, Brasil. Relação entre os atributos de diversidade foram: (a) abundância, (b)  $\gamma$ , (c)  $\alpha_{\text{médio}}$  e (d)  $\beta$  e a altitude.

A diversidade  $\beta$  foi determinada principalmente por substituição de espécies ( $\beta_{\text{sim}} = 0,62$  e  $\beta_{\text{sor}} = 0,75$ ), 83% da diferença na composição observada ao longo do gradiente altitudinal foi explicada por substituição de espécies (*turnover*). Isto significa que a composição das espécies de borboletas se difere ao longo da montanha.

Para testar como os mecanismos abióticos determinam a diversidade de borboletas utilizamos as variáveis temperatura e precipitação, uma vez que a umidade foi negativamente correlacionada com a temperatura (Pearson= -99,22). Somente a abundância e a diversidade  $\beta$  foram influenciadas pelos efeitos das variáveis abióticas (Tabela 2). Em ambos os casos a temperatura e a interação entre a temperatura e a precipitação influenciaram a abundância e o  $\beta$  da diversidade de borboletas frugívoras. Isto significa que o efeito da temperatura sobre a abundância de borboletas variou com a precipitação. As diversidades  $\gamma$  (F= 1,47, p= 0,44) e  $\alpha_{\text{médio}}$  (F= 3,13, p= 0,26) não foram determinadas pela temperatura, precipitação ou altitude.

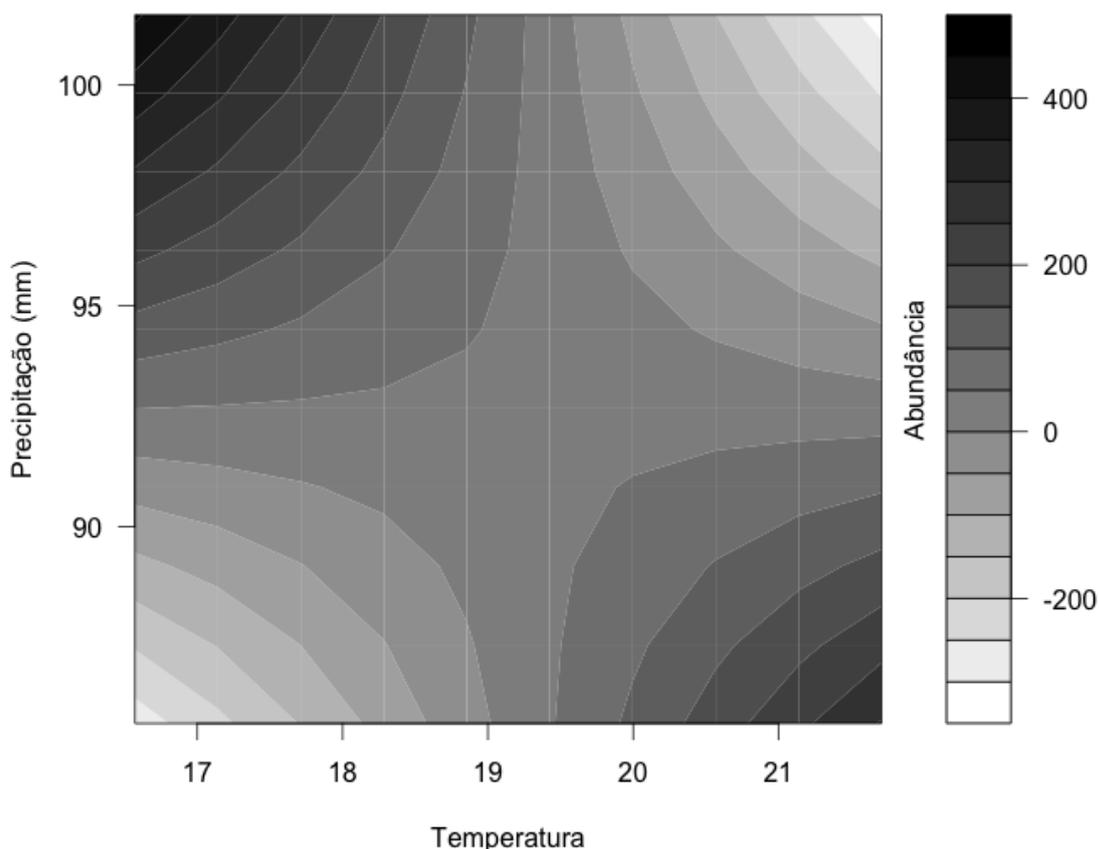
**Tabela 2**– Modelos lineares generalizados dos atributos de diversidade (abundância,  $\gamma$ ,  $\alpha$  e  $\beta$  de borboletas frugívoras pelas variáveis abióticas (temperatura e precipitação) da Serra do Cipó, Brasil.

Variáveis respostas	Variáveis explicativas	gl	F	p
Abundância <sup>b</sup>	Temperatura	1	12,56	0,038*
	Precipitação	1	7,07	0,076
	Temperatura: Precipitação	1	10,38	0,049*
$\gamma^a$	Temperatura	1	4,88	0,158
	Precipitação	1	0,24	0,671
	Altitude	1	0,28	0,650
	Temperatura: Precipitação	1	0,49	0,556
$\alpha_{\text{médio}}^a$	Temperatura	1	8,91	0,097
	Precipitação	1	1,28	0,375
	Altitude	1	0,15	0,738
	Temperatura: Precipitação	1	2,19	0,277
$\beta$	Temperatura	1	19,76	0,021*
	Precipitação	1	0,37	0,584
	Temperatura: Precipitação	1	14,28	0,032*

<sup>a</sup> – Modelos não significativos completos

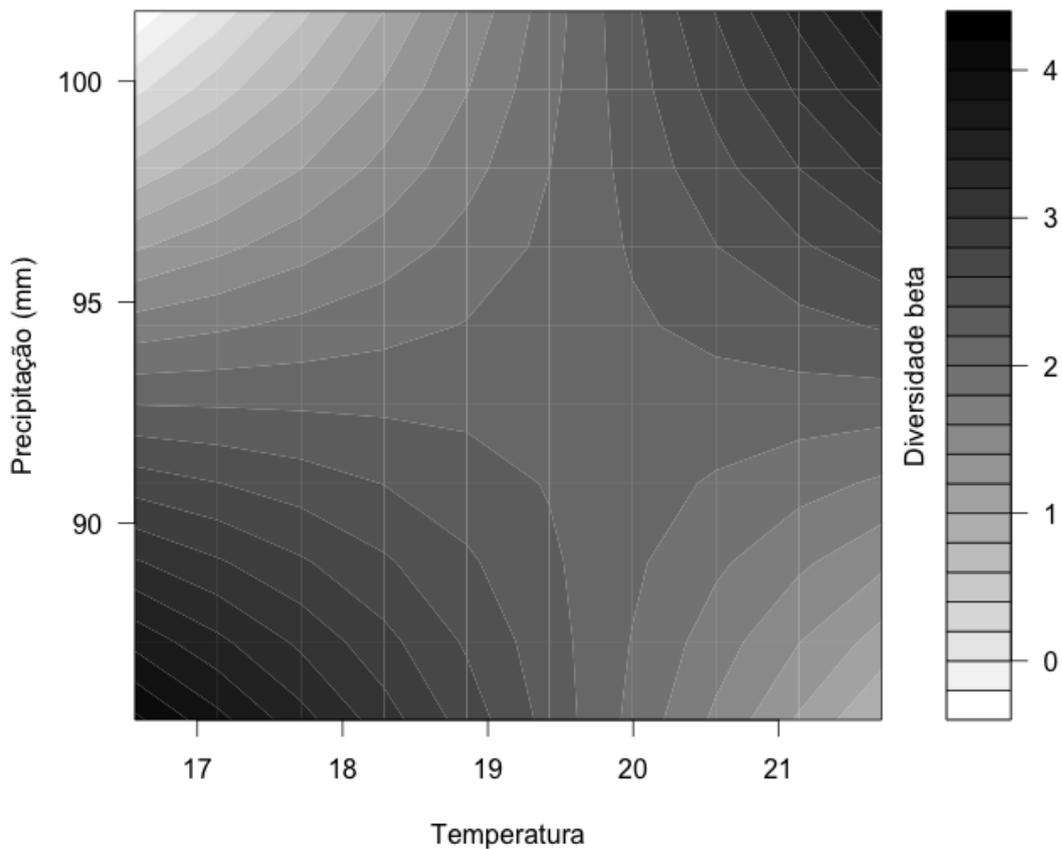
<sup>b</sup> – Modelos significativos mínimos

Foi observada uma maior abundância de borboletas frugívoras em áreas com precipitação maior que 92 mm e temperatura menor que 17,5°C e em áreas de precipitação menor que 90 mm temperatura maior que 21°C (Figura 4).



**Figura 4** – Relação entre a interação da precipitação e da temperatura com a abundância de borboletas frugívoras da Serra do Cipó, Brasil.

A temperatura influenciou a diversidade  $\beta$  mas essa influência foi dependente da precipitação. Em áreas com precipitação maior que 98 mm e temperatura maior que 21°C e em áreas com precipitação menor que 90mm e temperatura menor que 17,5°C é onde são encontradas as maiores diferenças na composição de borboletas. Isso significa que existe uma maior heterogeneidade da comunidade em locais que apresentam a temperatura e precipitação mais elevadas ou temperatura e precipitação mais baixas (Figura 5).

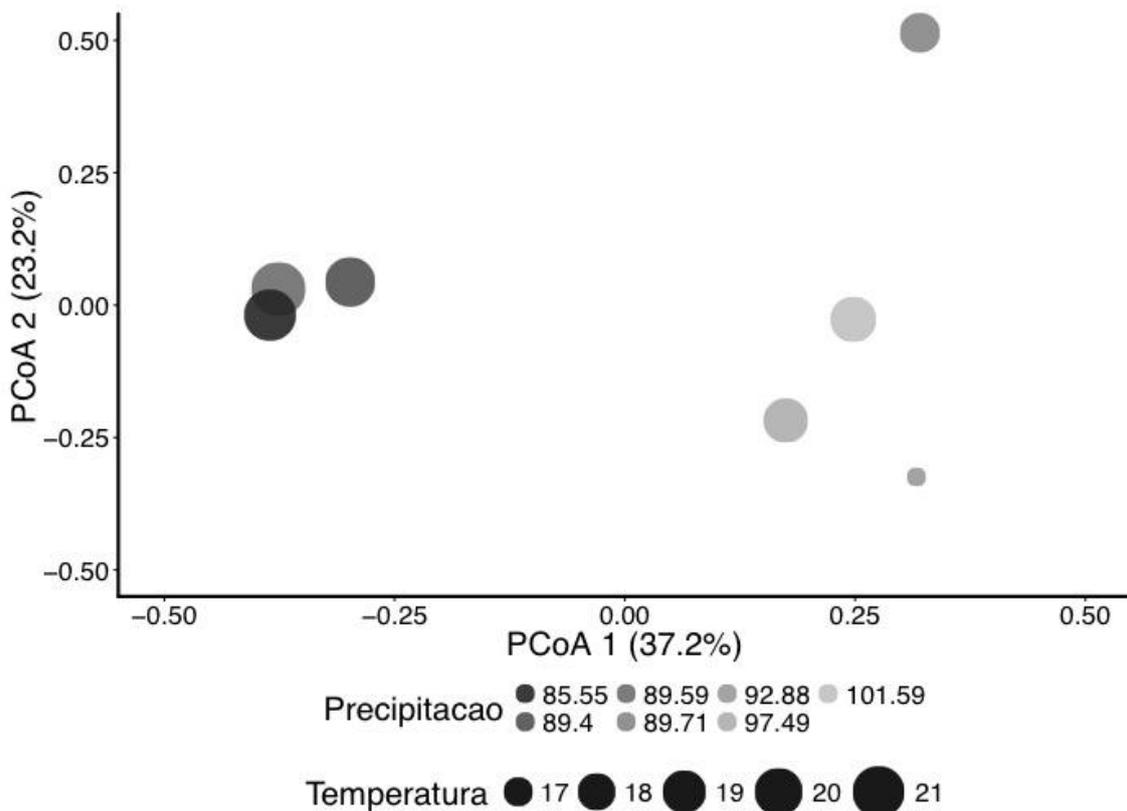


**Figura 5** – Relação entre a interação da precipitação e da temperatura sobre a diversidade  $\beta$  na Serra do Cipó, Brasil.

A composição de borboletas também variou com a interação entre a temperatura e a precipitação (Tabela 3; Figura 6). As espécies variam de acordo com a temperatura, mas dependente da precipitação.

**Tabela 3** – Análise de variância multivariada permutacional da comunidade de borboletas frugívoras da Serra do Cipó pelas variáveis abióticas

Variáveis explicativas	F do modelo	R <sup>2</sup>	p
Temperatura	3,169	0,317	0,002*
Precipitação	1,747	0,175	0,091
Temperatura:Precipitação	2,069	0,207	0,028*



**Figura 6** – Análise de coordenadas principais mostrando o efeito da temperatura e da precipitação na composição de borboletas frugívoras de campos rupestres da Serra do Cipó, MG, Brasil. Quanto maior a circunferência do círculo maior é a temperatura e quanto mais claro é o círculo, maior é a precipitação.

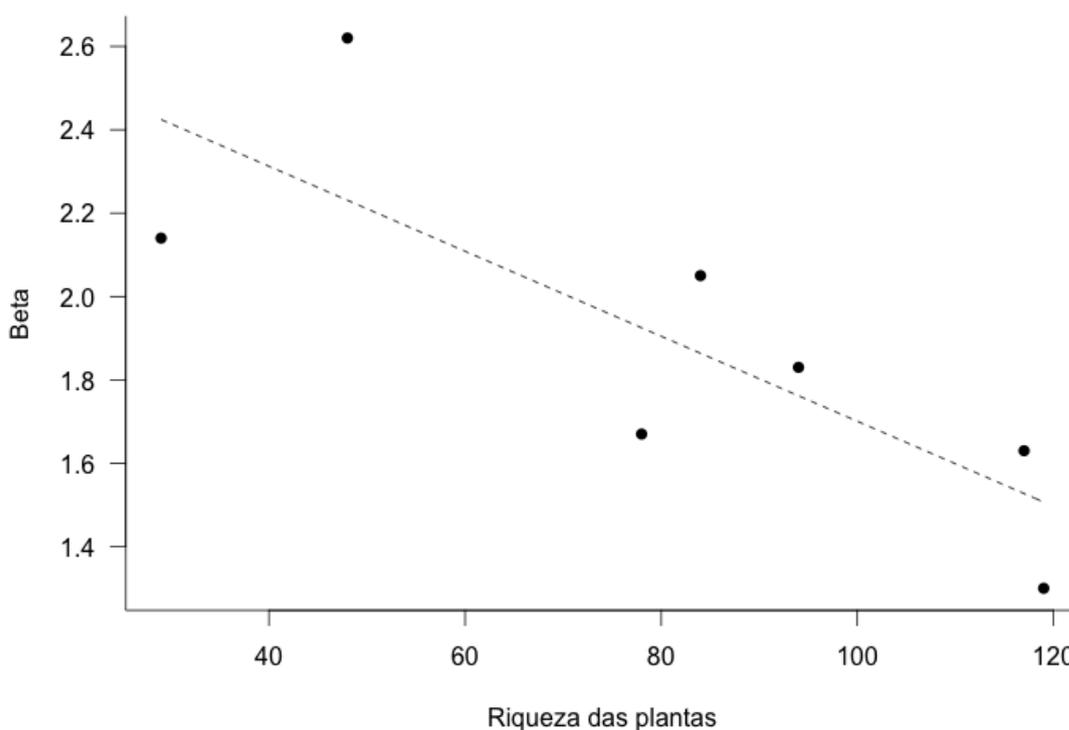
Para testar como a estrutura da vegetação influenciou a diversidade de borboletas utilizamos somente as variáveis abundância e riqueza das plantas já que a área basal foi correlacionada com a abundância de plantas (Pearson= 0,70) e a altura das plantas com a riqueza de plantas (Pearson= 0,94). Dos atributos de diversidade de borboleta testados, somente a diversidade  $\beta$  foi influenciada pela riqueza de plantas ( $F=8,95$ ;  $p=0,03$ ; Tabela 4). Com o aumento na riqueza da vegetação arbóreo-arbustiva, há uma menor heterogeneidade na composição de borboletas frugívoras (Figura 7). A composição das borboletas não foi influenciada pela estrutura da vegetação (Tabela 5).

**Tabela 4** – Modelos lineares generalizados dos atributos de diversidade de borboletas frugívoras pelos fatores de vegetação da Serra do Cipó.

Variáveis respostas	Variáveis explicativas	gl	F	P
Abundância <sup>a</sup>	Abundância de plantas	1	0,38	0,57
	Riqueza de plantas	1	3,06	0,16
$\bar{y}$	Abundância de plantas	1	0,37	0,58
	Riqueza de plantas	1	4,76	0,12
	Altitude	1	2,15	0,24
$\alpha_{\text{médio}}^a$	Abundância de plantas	1	0,42	0,56
	Riqueza de plantas	1	5,17	0,11
	Altitude	1	1,02	0,39
$\beta$	Riqueza de plantas	1	8,95	0,03*

<sup>a</sup> – Modelos não significativos completos

<sup>b</sup> – Modelos significativos mínimos



**Figura 7**– Relação entre a diversidade  $\beta$  de borboletas frugívoras e a riqueza das plantas na Serra do Cipó, Brasil.

**Tabela 5** – Análise de variância multivariada permutacional (Permanova) da composição da comunidade de borboletas frugívoras em relação às variáveis de vegetação (riqueza e abundância de plantas) da Serra do Cipó, Brasil.

Variáveis explicativas	F do modelo	R <sup>2</sup>	p
Riqueza de Plantas	1,81	0,26	0,07
Abundância de Plantas	1,10	0,16	0,31

Em relação ao período de amostragem, somente a subfamília Satyrinae e a espécie *Paryphthimoides* sp1, ocorreram ao longo de todos os períodos de coletas (Tabela 6). A subfamília Biblidinae não foi encontrada no mês de julho (2012 e 2013), Charaxinae foi encontrada em quatro meses (janeiro, abril e outubro de 2012 e Janeiro de 2013) e Nymphalinae foi encontrada somente em dois meses (abril de 2012 e janeiro de 2013). A maior abundância de borboletas foi encontrada em janeiro de 2012 (189 indivíduos) e a riqueza em outubro de 2012 (25 espécies). A menor abundância foi encontrada em julho de 2012 (10 indivíduos) e a menor riqueza em julho de 2012 e de 2013 (5 espécies).

**Tabela 6** - Borboletas frugívoras amostradas em diferentes períodos de tempo na Serra do Cipó, Brasil.

Espécies	Período amostral							
	Out/11	Jan/12	Abr/12	Jul/12	Out/12	Jan/13	Mai/13	Jul/13
<b>Biblidinae</b>								
<i>Biblis hyperia</i>							1	
<i>Callicore astarte</i>		1						
<i>Callicore sorana</i>		5	8		19	9	2	
<i>Eunica curvierii</i>	1	1	4		4	1	1	
<i>Eunica tatila</i>					10	2		
<i>Hamadryas amphinome</i>			1		1			
<i>Hamadryas februa</i>					2			
<i>Hamadryas feronia</i>			2		2		2	
<i>Temenis lathoe</i>		1						
<b>Charaxinae</b>								
<i>Memphis moruus</i>			3					
<i>Siderone galanthis</i>		2				1		
<i>Zaretis strigosus</i>					1			
<b>Nymphalinae</b>								

Espécies	Período amostral							
	Out/11	Jan/12	Abr/12	Jul/12	Out/12	Jan/13	Mai/13	Jul/13
<i>Colobura dirce</i>			1					
<i>Nica flavilla</i>						1		
<i>Smyrna blomfieldia</i>						1		
<b>Satyrinae</b>								
<i>Caligo brasiliensis</i>					2			
<i>Cissia</i> sp.1		6						
<i>Eryphanis automedon</i>					2			
<i>Forsterinaria pronophila</i>			1					
<i>Forsterinaria quantius</i>					6			
<i>Godartiana muscosa</i>			4					
<i>Hermeuptychia atalanta</i>		4	3	1	3	4		1
<i>Hermeuptychia hermes</i>	1	6						
<i>Hermeuptychia maimoune</i>	3							
<i>Moneuptychia itapeva</i>		12			2	8	1	
<i>Moneuptychia soter</i>					2			
<i>Morpho helenor</i>	1		5		5			
<i>Opsiphanes invirae</i>		1	2					
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i>							1	
<i>Paryphthimoides melobosis</i>		41						
<i>Paryphthimoides phronius</i>	1		2		3		1	
<i>Paryphthimoides poltys</i>		3		1	3	1	1	2
<i>Paryphthimoides</i> sp.1	12	58	34	6	29	3	3	8
<i>Paryphthimoides</i> sp.2	1	10	9		2			
<i>Pharneuptychia phares</i>	1				1		1	
<i>Taygetina kerea</i>			1				1	
<i>Taygetis laches</i>		3			2		1	
<i>Yphthimoides affinis</i>		2	17	2	3	8		2
<i>Yphthimoides manasses</i>	1		10		6	1		
<i>Yphthimoides renata</i>	5					2		
<i>Yphthimoides saltuensis</i>	8	20	2		44	2		
<i>Yphthimoides</i> sp.1		13						
<i>Yphthimoides straminea</i>					2		1	
<i>Yphthimoides yphthima</i>			2		2	3		
<b>Total abundância</b>	<b>35</b>	<b>189</b>	<b>111</b>	<b>10</b>	<b>158</b>	<b>48</b>	<b>16</b>	<b>13</b>
<b>Total riqueza</b>	<b>12</b>	<b>18</b>	<b>19</b>	<b>5</b>	<b>25</b>	<b>16</b>	<b>14</b>	<b>5</b>

A abundância de borboletas frugívoras não variou ao longo dos períodos de coleta ou entre as altitudes (Figura 8a), mas todos os outros atributos da diversidade variaram temporalmente (Tabela 7). As diversidades  $\gamma_e \alpha_{\text{médio}}$  variaram com o período e a altitude (Figura 8b e 8c), enquanto que a diversidade  $\beta$  a interação entre períodos e altitude também foi

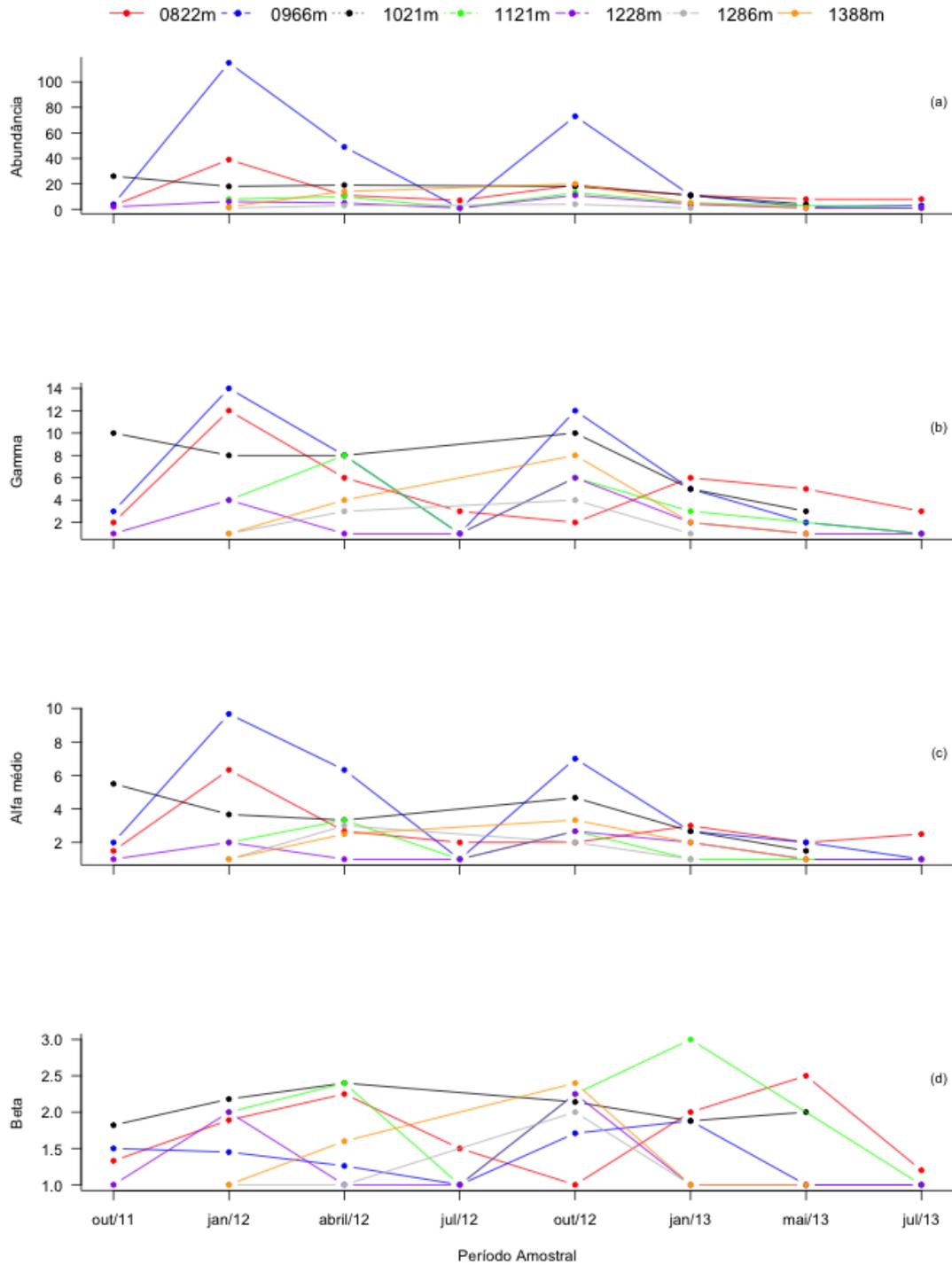
significativa (Figura 8d). Isso indica que a diferença da composição por altitude varia com o tempo de forma diferente ao longo do gradiente altitudinal.

**Tabela 7** – Modelos lineares generalizados mistos dos atributos da diversidade (abundância,  $\gamma$ ,  $\alpha_{\text{médio}}$  e  $\beta$  de borboletas frugívoras por período amostral e altitude da Serra do Cipó, Brasil.

Variável resposta	Variável explicativa	df	F	P
Abundância <sup>a</sup>	Período	7	2,29	0,06
	Altitude	1	4,51	0,09
	Período:Altitude	7	1,49	0,22
$\gamma$ <sup>b</sup>	Período	7	3,61	0,01*
	Altitude	1	11,74	0,02*
$\alpha_{\text{médio}}$ <sup>b</sup>	Período	7	2,38	0,04*
	Altitude	1	9,23	0,03*
$\beta$	Período	7	3,29	0,01*
	Altitude	1	2,32	0,19
	Período:Altitude	7	2,57	0,04*

<sup>a</sup> – Modelos não significativos completos

<sup>b</sup> – Modelos significativos mínimos



**Figura 8** – Relação entre (a) abundância, e as diversidades: (b)  $\gamma$  (c)  $\alpha_{\text{médio}}$  e (d)  $\beta$  de borboletas frugívoras por período de coleta na Serra do Cipó, Brasil.

Em relação à diversidade  $\beta$  temporal, cerca de 79% desta foi determinada pela substituição (turnover) de espécies, ( $\beta_{\text{sim}} = 0,61$  e  $\beta_{\text{sor}} = 0,78$ ), indicando que a composição de espécies de borboletas mudou ao longo dos meses de amostragem.

## DISCUSSÃO

O gradiente altitudinal na Serra do Cipó, apesar de relativamente pequeno (~700 m) determinou uma mudança na diversidade da comunidade de borboletas frugívoras, com alterações tanto na composição de espécies quanto na riqueza ( $\gamma$  e  $\alpha_{\text{médio}}$ ). Entretanto, a abundância de indivíduos e a diversidade  $\beta$  não foram influenciadas pela altitude. O decréscimo da riqueza de espécies com o aumento da elevação, apesar de ter sido encontrado em outros estudos [1, 7, 18, 51-53], não é um padrão geral para os lepidópteros. Uma maior diversidade lepidópteros foi encontrada em elevações intermediárias [54-56] e, inclusive nas maiores altitudes [16, 57]. Na Serra do Cipó, nas mesmas altitudes desse trabalho, foi encontrado um padrão geral de diminuição da diversidade ao longo do gradiente para muitos organismos (plantas, cupins, besouros rola-bostas, formigas, insetos herbívoros, galhadores, minadores e aves) enquanto que para fungos micorrízicos a maior diversidade foi encontrada em altitudes intermediárias [24]. Os fatores climáticos foram os principais mecanismos para essas diferenças, exceto para formigas, que foi influenciada positivamente pela riqueza de plantas [24].

O grande número de espécies raras (singletons e doubletons) encontradas no estudo pode ser responsável pela substituição de espécies espacialmente (83% da diversidade  $\beta$  espacial) e temporal (79% da diversidade  $\beta$  temporal) de espécies. Em estudos em ambientes florestais tropicais é comum encontrar um grande número de espécies raras [58, 59] o que pode ser consequência de limitações dos métodos de amostragem, especificidade do animal por um recurso ou mesmo pelo fato das populações dessas espécies serem pequenas [58]. Todavia, nossos estudos foram realizados em ambientes não florestais e essas possibilidades teriam que ser testadas com mais estudos para a região. A outra possível causa para a grande substituição de espécies espacialmente é o fato do gradiente em que amostramos sofrer influências de diferentes ambientes adjacentes ao longo do gradiente altitudinal [24]. Como exemplo podemos citar a influencia do Cerrado *Sensu Stricto* nas partes mais baixas e os capões de mata de galeria em áreas mais elevadas. Existem exemplos de que os lepidópteros possuem uma maior

especificidade pelo habitat do que pelo gradiente altitudinal em si, como foi observado na República Checa [60]; no monte Kilimanjaro [7] e na Serra do Mar [1].

Verificamos uma relação complexa entre o clima e os distintos atributos da comunidade de borboletas mensurados. A interação entre temperatura e precipitação foi responsável pela variação da abundância, da diversidade  $\beta$  e também da composição de borboletas da Serra do Cipó. A abundância foi maior em altitudes com menor temperatura e maior precipitação ou maior temperatura e menor precipitação. Por outro lado, a diversidade  $\beta$  se comportou de maneira contrária, sendo encontrada uma maior diversidade  $\beta$  em altitudes com baixa temperatura e precipitação ou alta temperatura e precipitação. A interação entre temperatura e precipitação (bem como a cobertura por nuvens e a radiação solar) determinam a produtividade primária [17]. A produtividade primária está geralmente relacionada com o padrão de diversidade em escalas continentais, mas o microclima é importante para prever a riqueza de espécies e a composição de borboletas em uma escala mais fina [61]. A maior parte dos estudos que trabalham com mecanismos relacionados à distribuição de borboletas encontram a temperatura e/ou a pluviosidade explicando a riqueza das espécies [56, 60, 62] e também as relacionam à produção de folhas (alimento) e à fisiologia da borboleta [62].

A riqueza das plantas influenciou negativamente a diversidade  $\beta$  nas cotas altitudinais com maior riqueza de plantas houve uma maior homogeneidade na composição de borboletas frugívoras, contrariamente do que esperávamos. Os outros parâmetros de diversidade (abundância, alfa, beta e composição) não foram determinados pela estrutura da vegetação. Esperávamos uma maior riqueza de espécies de borboletas frugívoras com o aumento da abundância e riqueza das árvores e arbustos, devido a um efeito direto de disponibilidade dos recursos [67]. No caso de áreas savânicas dos campos rupestres, há uma predominância de espécies de Satyrinae, subfamília que possuem larvas que se alimentam predominantemente de espécies de Poaceae [43, 63], a abundância e riqueza de plantas não-gramíneas pode ser

entendida mais como um fator estrutural para os adultos, como sombreamento e frutos, do que de recurso para consumo pelas larvas.

Uma resposta inesperada foi a abundância de borboletas apenas influenciada pela interação entre a temperatura e a precipitação. Em relação ao gradiente altitudinal, a abundância das borboletas foi maior na altitude de 966 m (258 indivíduos) e menor em 1286 m (9 indivíduos), que não é a maior elevação do estudo (a 1388 m foram capturados 42 indivíduos). Na altitude mais elevada houve um aumento na abundância que acreditamos ser pela proximidade (cerca de 50m) de ilhas de mata atlântica (Capão de mata). O capão de mata apresenta uma estrutura florestal muito mais complexa do que o campo rupestre [38], e assim pode manter uma maior diversidade de espécies e densidade de indivíduos mesmo estando em uma elevada altitude. Uma das espécies exclusivas do ponto mais alto, *Zaretis strigosus* é típica de dosséis de mata, como todas as espécies do gênero *Zaretis* [64] e a outra, *Forsterinaria pronophila* é uma espécie que foi encontrada em um fragmento de Mata Atlântica em Minas Gerais [65], também nos estados do Rio de Janeiro [66] e do Rio Grande do Sul [68]. Isto reforça a influência do capão de mata sobre o ponto de amostragem mais alto do estudo.

A diversidade de borboletas frugívoras variou entre os períodos de amostragem ao longo do gradiente altitudinal, mas somente a diversidade  $\beta$  apresentou uma variação temporal dependente da altitude. Isso significa que em determinados períodos do ano a abundância, as diversidades gama e alfa média variaram da mesma forma, independente da altitude. Já a diversidade  $\beta$  em alguns períodos aumentou ou diminuiu dependendo da altitude (por exemplo janeiro de 2013 que aumentou na altitude de 1121m e diminuiu nas outras altitudes; Figura 8). A heterogeneidade na composição de borboletas apresentou uma maior diferença entre as trilhas em algumas altitudes, enquanto houve uma maior homogeneização em outras altitudes. A sazonalidade em borboletas frugívoras foi verificada em diversos trabalhos em ambientes de floresta ombrófila [62, 67, 69] e também em ambientes xéricos, como no caso da Caatinga [70] e

em matas secas [71], mas são raros os estudos que demonstram o efeito do tempo dependente do espaço.

A subfamília Satyrinae ocorreu ao longo de todo gradiente e em todo o período amostral, mas somente uma espécie foi coletada em todas as altitudes: *Ypthimoides saltuensis*, e uma ao longo de todo o período amostral: *Parypthimoides* sp1, que também foram as espécies mais abundantes (76 e 153 indivíduos, respectivamente, representando 39,5% da abundância total). *Y. saltuensis* possui uma preferência por campos rupestres quando comparado à mata ciliar [65], mas não se conhece aspectos da história de vida dessa espécie. Duas outras espécies ocorreram, pelo menos no ponto mais baixo (822 m) e no ponto mais alto (1388m): *Callicore sorana* (43 indivíduos e a terceira espécie mais abundante) e *Moneuptychia itapeva* (23 indivíduos e a sexta espécie mais abundante). *Parypthimoides* sp1 foi a espécie mais abundante desse estudo (26% do total) e foi coletada ao longo de todo período amostral, mas não ocorreu em altitudes maiores que 1230m. Apesar da grande abundância essa é uma nova espécie que está sendo descrita [72].

As borboletas frugívoras da Serra do Cipó apresentam uma distribuição dependente da altitude e dependente de particularidades do habitat, por exemplo, de como se comportam os fatores abióticos. Diante dos resultados apresentados neste estudo, postulamos que as espécies de borboletas do campo rupestre estão vulneráveis às eminentes mudanças climáticas que podem ser agravadas pelo fato da grande substituição de espécies ao longo do gradiente altitudinal. A perda de alguma das áreas avaliadas nesse trabalho pode determinar uma perda de espécies da região, ou extinção de espécies endêmicas, como sugerido por Zhang [19]. Provavelmente, os mesmos modelos de extinção de populações e espécies em gradientes montanhosos se aplicam ao ambiente altimontando da Serra do Cipó, onde tanto as espécies de baixa altitude colonizarão altitudes mais elevadas ampliando sua distribuição, enquanto aquelas raras e restritas a áreas mais elevadas serão extintas localmente [19]. As espécies mais

ameaçadas por esse cenário encontradas nesse estudos seriam então as espécies raras que foram encontradas somente no ponto mais alto da montanha: *Z. strigosus*, *Y. straminea* e *F. pronophila*. Outra ameaça é o aumento da frequência de incêndios nos campos rupestres [72]: espécies associadas a ambientes florestais podem desaparecer devido a mudanças na estrutura da vegetação [38]. Todavia, apenas trabalhos em longo prazo poderão monitorar a dinâmica destas espécies diante dos eventos de mudanças climáticas tanto quanto de uso da terra na cordilheira mais diversa do Brasil.

## BIBLIOGRAFIA

- [1] Carneiro E, Mielke OHH, Casagrande MM, Fiedler K. Community structure of skipper butterflies (Lepidoptera, Hesperidae) along elevational gradients in Brazilian Atlantic forest reflects vegetation type rather than altitude. *PLoS One*. 2014; 9: e108207.
- [2] Fernandes GW, Price PW. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*. 1992; 90:14-20.
- [3] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecol Lett*. 2005; 8: 224-239.
- [4] Pepin N, Bradley RS, Diaz HF, Baraer M, Caceres EB, Forsythe N et al. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nat Climate Change*. 2015; 5: 424-430.
- [5] García-Robledo C, Kuprewicz EK, Staines CL, Erwin TL, Kress WJ. Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *PNAS*. 2016; 113: in press.
- [6] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol*. 2007; 22: 569-574.
- [7] Axmacher JC, Fiedler K. Habitat type modifies geometry of elevational diversity gradients in geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) on Mt Kilimanjaro, Tanzania. *Trop Zool*. 2009; 21: 243-251.
- [8] Dunne JA, Saleska SR, Fischer ML, Harte J. Integrating experimental and gradient methods in ecological climate change research. *Ecology*. 2004; 85: 904-916.
- [9] Grytnes J, McCain CM. Elevational trends in biodiversity. *Nat Conserv*. 2007; 2: 1-8.

- [10] McCain CM. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecol Biogeogr.* 2007; 16: 1-13.
- [11] Carneiro E, Mielke OHH, Casagrande MM, Fiedler K. Skipper richness (Hesperiidae) along elevational gradients in Brazilian Atlantic Forest. *Neotrop Entomol.* 2014; 43: 27-38.
- [12] Janzen DH, Ataroff M, Fariñas M, Reyes S, Rincon N, Soler A et al. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica.* 1976; 8: 193-203.
- [13] Wolda H. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biol J Linn Soc.* 1987; 30: 313-323.
- [14] Rahbek C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography.* 1995; 18: 200-205.
- [15] Lewis OT, Wilson RJ, Harper MC. Endemic butterflies on Grande Comore: habitat preferences and conservation priorities. *Biol Conserv.* 1998; 85: 113-121.
- [16] Pyrcz TW, Wojtusiak J, Garlacz R. Diversity and distribution patterns of Pronophilina butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) along an altitudinal transect in Orth-Western Ecuador. *Neotrop Entomol.* 2009; 36: 716–726.
- [17] McCain CM, Grytnes JA. Elevational gradients in species richness. *eLS.* 2010; 1-10.
- [18] Zenker MM, DeVries PJ, Penz CM, Teston JA Freitas AVL, Pie MR. Diversity and composition of Arctiinae moth assemblages along elevational and spatial dimensions in Brazilian Atlantic Forest. *J Insect Conserv.* 2015; 19: 129-140.
- [19] Zhang J, Crist TO, Hou P. Partitioning of alpha and beta diversity using hierarchical Bayesian modeling of species distribution and abundance. *Environ Ecol Stat.* 2014; 21: 611-625.
- [20] Jurasinski G, Retzer V, Beierkuhnlein C. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia.* 2009; 159: 15-26.
- [21] Whittaker RH. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon.* 1972; 21: 213-251.
- [22] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr.* 2010; 19: 134-143.

- [23] Barton PS, Cunningham SA, Manning AD, Gibb H, Lindenmayer DB, Didham RK. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr.* 2013; 22: 639-647.
- [24] Fernandes GW, Almeida HA, Nunes CA, Xavier JHA, Cobb NS, Carneiro MAA, Cornelissen T, et al. Cerrado to Rupestrian Grassland: patterns of species distribution and the forces shaping them along an altitudinal gradient. In: Fernandes GW (ed). *Ecology and conservation of mountaintop grassland in Brazil.* Springer; 2016. pp 345-378.
- [25] Echternacht L, Trovó M, Oliveira CT, Pirani JR. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora.* 2011; 206: 782-791.
- [26] Fernandes GW, Barbosa NPU, Negreiros D, Paglia AP. Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. *Nat Conservacao.* 2014; 12:162–165.
- [27] Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fosneca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 2000; 403: 853-858.
- [28] Coutinho ES, Fernandes GW, Berbara RLL, Valério HM, Goto BT. Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. *Mycorrhiza.* 2015; 25: 627-638.
- [29] Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW et al., 2015. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil.* 2016; 403: 129-152.
- [30] Hawkins BA, DeVries PJ. Altitudinal gradients in the body sizes of Costa Rican butterflies. *Acta Oecol.* 1996; 17: 185-194.
- [31] DeVries PJ. *Butterflies of Costa Rica and Their Natural History, Volume I: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae.* Chichester: Princeton University Press; 1987.
- [32] Grøtan V, Lande R, Engen S, Sæther BE, DeVries PJ. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *J Anim Ecol.* 2012; 81: 714-723.
- [33] Uehara- Prado M, Brown Jr KS, Freitas AVL. Species richness, composition and abundance of fruit- feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecol Biogeogr.* 2007; 16: 43-54.

- [34] Bonebrake TC, Ponisio LC, Boggs CL, Ehrlich PR. More than just indicators: a review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biol Conserv.* 2010; 143: 1831-1841.
- [35] Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP, Carreira JYO, Ribeiro DB, Melo DHA et al. Studies with butterfly bait traps: an overview. *Rev Colomb Entomol.* 2014; 40: 203-212.
- [36] Rapini A, Ribeiro PL, Lambert S, Pirani JB. A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade.* 2008; 4: 16–24.
- [37] Alves RJV, Silva NG, Oliveira JA, Medeiros D. Circumscribing campo rupestre: megadiverse Brazilian rocky montane savanas. *Braz J Biol.* 2014; 74: 355-362.
- [38] Coelho MS, Fernandes GW, Pacheco P, Diniz V, Meireles A., Santos RM et al. Archipelago of mountaine forests surrounded by rupestrian glassland: new insights and perspectives In: Fernandes GW (ed). *Ecology and conservation of mountaintop grassland in Brazil.* Springer; 2016. pp 130-153.
- [39] Madeira JA, Fernandes GW. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *J Tropical Ecol.* 1999; 15: 463-479.
- [40] D'Abrera BL. *Butterflies of South America.* Hill House; 1984.
- [41] Brown Jr KS, Morellato LPC. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: Morellato LPC, editor. *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil.* Campinas; 1992. pp. 142-186
- [42] Uehara-Prado M, Freitas AVL, Francini RB, Brown Jr KS. Guia das borboletas frugívoras da Reserva Estadual do Morro Grande e região de Caucaia do Alto, Cotia (São Paulo). *Biota Neotrop.* 2004; 4: 1–25.
- [43] Marín MA, Peña C, Freitas AVL, Wahlberg N, Uribe SI. From the phylogeny of the Satyrinae butterflies to the systematics of Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae): history, progress and prospects. *Neotrop Entomol.* 2011; 40: 1–13.
- [44] Silva ARM, Guimarães MPM, Vitalino RF, Bagni AS, Martins YE, Coreiro AM, Oliveira EG. Borboletas frugívoras do Parque Estadual do Rio Doce, MG. *MG Biota.* 2010; 3:5-21.

- [45] Mota NM, Rezende VL, Mota GS, Fernandes GW, Nunes YRF. Forces driving the regeneration component of a rupestrian grassland complex along an altitudinal gradient. *Braz J Bot.* 2016; in press.
- [46] Chao A, Jost L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology.* 2012; 93: 2533-2547.
- [47] Hsieh TC, Ma KH, Chao A. iNEXT online: interpolation and extrapolation 2013. [software]
- [48] Crawley MJ. *The R book.* 2nd ed. John Wiley & Sons; 2013.
- [49] Baselga A, Orme CDL. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol.* 2012; 3: 808-812.
- [50] R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- [51] Baz A. Abundancia y riqueza de las comunidades forestales de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) y su relación con la altitud en el sistema Ibérico meridional. *Graellsia.* 1987; 43: 179-192.
- [52] Fleishman E, Austin GT, Weiss AD. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology.* 1998; 79: 2482-2493.
- [53] Schnepf J. 2010. Diversity of diurnal Lepidoptera across an elevational gradient above the timberline: a case study from the Austrian Alps. Diplomarbeit. Universität Wein. 39 p.
- [54] Sanchez-Rodriguez JF, Baz A. The effects of elevation on the butterfly communities of a Mediterranean mountain, Sierra de Javalambre, central Spain. *J Lepid Soc.* 1995; 49: 192-207.
- [55] Lomolino MV. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecol Biogeogr.* 2011; 10: 3-13.
- [56] Acharya BK, Vijayan L. Butterfly diversity along the elevation gradient of Eastern Himalaya, India. *Ecol Res.* 2015; 30: 909-919.
- [57] Tati-Subahar SS, Amasya AF, Choesin DN. Butterfly (Lepidoptera: Rhopalocera) distribution along an altitudinal gradient on Mount Tangkuban Parahu, West Java, Indonesia. *Raff Bull Zool.* 2007; 55: 175-178.

- [58] Novotny V, Basset Y. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*. 2000; 89: 564–572.
- [59] Brehm G, Homeier J, Fiedler K. Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Divers Distrib*. 2003; 9: 351-366.
- [60] Sorch D, Konvicka M, Benes J, Martinková J, Gaston KJ. Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *J Biogeogr*. 2003; 30: 1195-1205.
- [61] Illán JG, Gutiérrez D, Wilson RJ. Fine- scale determinants of butterfly species richness and composition in a mountain region. *J Biogeogr*. 2010; 37: 1706-1720.
- [62] Ribeiro DB, Prado PI, Broen Jr KS, Freitas AVL. Temporal diversity patterns and phenology in fruit- feeding butterflies in the Atlantic Forest. *Biotropica*. 2010; 42: 710-716.
- [63] Peña C, Wahlberg N. Prehistorical climate change increased diversification of a group of butterflies. *Biol Lett*. 2008; 4: 274-278.
- [64] Willmott KR, Hall JPW. Taxonomic notes on the genus *Zaretis*, with the description of a new species (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Trop Lepidoptera*. 2001; 12: 29-34.
- [65] Silva ARM, Pontes DV, Guimarães MP, Oliveira MVO, Assis LTF, Uehara-Prado M. Fruit-feeding butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) of the Área de Proteção Especial Manancial Mutuca, Nova Lima and Species list for the Region of Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotrop*. 2015; 15: 1-9.
- [66] Lamas G. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. 2004 Association for Tropical Lepidoptera, Scientific publishers, Gainesville, USA.
- [67] DeVries PJ, Walla TR. Species diversity and community structure in neotropical fruit- feeding butterflies. *Biol J Linn Soc*. 2001; 74: 1-15.
- [68] Paz ALG, Romanowski HP, Morais ABB. Borboletas frugívoras do centro oeste do Rio Grande do Sul, Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Rev Lepidopterologia*. 2013; 167: 1-14.
- [69] Fordyce JA, DeVries PJ. A tale of two communities: Neotropical butterfly assemblages show higher beta diversity in the canopy compared to the understory. *Oecologia*. 2016; 181: 235-243.

[70] Nobre CEB, Iannuzzi L, Schindwein C. Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian semiarid area. *ISRN Zool.* 2012; 1-8.

[71] Beirão MV, Neves FS, Penz C, DeVries PJ, Fernandes GW. Diversity of fruit-feeding butterflies in tropical dry forests in Southeastern Brazil; in prep

[72] Freitas et al., em prep.

[73] Figueira JEC, Ribeiro, KT, Ribeiro MC, Jacobi CM, França H, Neves ACO et al. Fire in rupestrian grassland: plant response and management. In: Fernandes GW (ed). *Ecology and conservation of mountaintop grassland in Brazil*. Springer; 2016. pp 415-448.

## CONCLUSÃO GERAL

Esse trabalho estudou a distribuição espacial e temporal de borboletas frugívoras em dois tipos de ambientes tropicais sazonais: as matas secas e o gradiente altitudinal savânico. Respondemos às perguntas de como as borboletas estão distribuídas e os mecanismos por trás dessa distribuição.

Nas matas secas, o efeito da localização geográfica e do bioma em que o fragmento está inserido mostrou a maior influência na composição e abundância das borboletas. A vegetação também influenciou a composição de borboletas, que era esperado para uma área florestal. Na estação chuvosa houve a maior diversidade de borboletas frugívoras, corroborando outros trabalhos com insetos nas matas secas e em ambientes xéricos.

Em ambientes savânicos a diversidade de borboletas diferiu ao longo do gradiente e a riqueza diminuiu. Os fatores climáticos foram mais importantes para a estruturação da comunidade de borboletas, enquanto a riqueza de plantas influenciou somente a diversidade beta (quanto maior a riqueza das plantas menor é a diferença entre comunidades locais de borboletas).

Os ambientes estudados nesse trabalho além de sofrerem muito com pressões antrópicas ainda são relativamente pouco estudados em Minas Gerais. Esse foi o primeiro levantamento de espécies que relaciona fatores ambientais e da vegetação como respostas à distribuição espacial e temporal de borboletas em Minas Gerais.