

JESSIE PEREIRA DOS SANTOS

**“EFEITOS DA ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL NA COMUNIDADE  
DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS NA FLORESTA ATLÂNTICA  
ESTACIONAL”**

**“EFFECT OF VERTICAL STRATIFICATION ON FRUIT-FEEDING  
BUTTERFLIES IN ATLANTIC FOREST, BRAZIL”**

**CAMPINAS  
2013**



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**JESSIE PEREIRA DOS SANTOS**

**“EFEITOS DA ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL NA COMUNIDADE  
DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS NA FLORESTA ATLÂNTICA  
ESTACIONAL”**

Orientador: Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

**“EFFECT OF VERTICAL STRATIFICATION ON FRUIT-FEEDING  
BUTTERFLIES IN ATLANTIC FOREST, BRAZIL”**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Thesis presented to Institute of Biology of University of Campinas to obtain the Master grade in Ecology.

Este exemplar corresponde à redação final da  
Dissertação defendida pelo candidato  
**Jessie Pereira Dos Santos**  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

**CAMPINAS  
2013**

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Santos, Jessie Pereira, 1984-  
Sa59e Efeitos da estratificação vertical na comunidade de borboletas frugívoras na floresta atlântica estacional / Jessie Pereira dos Santos. – Campinas, SP : [s.n.], 2013.

Orientador: André Victor Lucci Freitas.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Gradiente. 2. Lepidópteros. 3. Filogenia. 4. Ecologia de comunidades. 5. Dossel. I. Freitas, André Victor Lucci, 1971-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em inglês:** Effect of vertical stratification on fruit feeding butterflies in atlantic forest, Brazil

**Palavras-chave em inglês:**

Gradient

Lepidoptera

Phylogeny

Community Ecology

Canopy

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestre em Ecologia

**Banca examinadora:**

André Victor Lucci Freitas [Orientador]

Thomas Michael Lewinsohn

Sérvio Pontes Ribeiro

**Data de defesa:** 24-05-2013

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia

Campinas, 24 de maio de 2013

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas (orientador)

  
Assinatura

Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

  
Assinatura

Prof. Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

  
Assinatura

Dr. Thiago Golçalves Souza

---

Assinatura

Prof. Dr. Marcelo Duarte Da Silva

---

Assinatura

## **Agradecimentos**

Gostaria de agradecer primeiramente a minha família, minha mãe Valnéria e minha irmã Juliana, pelo apoio incondicional e por suportar minha ausência e entender o porquê da distância neste momento. Por apoiar as minhas decisões, sejam certas ou erradas, e ainda assim com o mesmo amor de sempre. Amo vocês.

À minha segunda família, Cristiano “Crissi” e Ana “Tina” Kristina, que me acolheram, e deram a maior força para que eu chegasse onde estou hoje. Devo muito a vocês. Aos queridos filhotes, Osíris “Ciro/Isidoro”, Guria e Nina que aconteça o que acontecer sempre me recebem com efusiva alegria, carinho e bagunça. Viva a República dos Pampas!

Ao meu orientador e parceiro André “Baku” Freitas, por sempre acreditar no meu trabalho, e pelos ensinamentos. Pela motivação para continuar, sempre mostrando que se pode fazer mais e ir além do que esperamos de nós mesmos. Que sigamos assim, e que bons frutos ainda sejam colhidos da nossa amizade e dedicação ao trabalho.

Aos amigos e colegas de laboratório, Cristiano Iserhard, Ana Kristina Silva, Junia Carreira, Danilo Ribeiro, Eduardo Barbosa, Lucas Kaminski, Noemy Pereira, Luiza Magaldi, Luísa Mota, Leandro Giacobelli, Patrícia Gueratto. Aos queridos colegas do Museu, um pouco mais distantes, mas não menos importantes: Poliana Araújo, Tamara Aguiar, Artur Furegatti. Obrigado pela companhia, convivência e discussões filosóficas na hora do café.

Aos meus bons e velhos irmãos André Kuhn, Arthur Paim, Denny Chang, Nathan Melo, Rafael Nakatsui, Ricardo Hansen. Embora difícil reunir todos, levo sempre comigo as lembranças de nossas conversas e cervejas noite afora. A melhor terapia que pode existir. Obrigado!

Aos amigos que estiveram em campo e colocaram a mão na massa na realização deste trabalho: Adilson Moreira, Poliana Araújo, Tamara Aguiar, Victor Lourenço, Márcio Romero, Cristiano Iserhard, Patrícia Gueratto, Maria Cristina Coelho, Thaís Postali, Gustavo Acácio. E, em especial, Junia Carreira. Obrigado por me acompanhar desde o início. Fico muito feliz que tenha decidido seguir neste caminho.

Aos meus queridos colegas do Pós pela convivência e amizade, seja nas aulas, no curso de campo, ou em um bar qualquer. Espero encontrá-los muito ainda durante meu caminho. Aquele abraço! E o nabo vocês sabem... Ye yé!

Aos craques da Arenabio: Luvinha (luvinha hey!), Bandido, Toyoyo, Forró man, Banherini, Danilão, Henry gol, Paulo da coleta, Thadeu, Rafa Carioca, Sebá, Jef, Hélinho, Tolima, Marreco e outros craques que enchem os olhos do Brasil (de lágrimas) com esse futebol “lek”. A alegria de toda quinta feira: Chuva de gols e sapeca iaiá!

Aos professores do Programa de Pós Graduação da Unicamp. Aprendi muito com vocês durante esse período.

Aos meus examinadores da pré-banca, Thiago Gonçalves Souza, Sebastian Sendoya, Leandro Duarte. A contribuição de vocês certamente elevou a qualidade do meu trabalho.

Aos membros da banca examinadora, Professores Thomas Lewinsohn, Sérgio Pontes Ribeiro, André Freitas, Marcelo Duarte, e Doutor Thiago Gonçalves Souza. Uma honra ter uma composição destas. Estou entre referências.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa concedida. (134982/2011-8)

À Rede Nacional de Pesquisa e Conservação de Lepidópteros (RedeLep) pelo apoio técnico e financeiro para a realização deste projeto.

À administração da Base Ecológica na Serra do Japi, Ronaldo, “Seu” Lauro, e ao pessoal da Guarda Municipal.

À Fundação Antonio Antonieta Cintra Gordinho por gentilmente ceder acesso à suas áreas para que esse estudo fosse desenvolvido.

Aos demais familiares, colegas de Departamento, e amigos. Muito aconteceu nestes dois anos. Tenho muito a agradecer pelos momentos vividos até aqui. Se você leitor conviveu comigo este tempo, e não foi citado acima, seu lugar está reservado nessa sessão. O resultado final é seu também. E o meu muito obrigado.

## ÍNDICE

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução geral.....	5
Objetivo da dissertação.....	12
Estrutura da dissertação.....	14

### **Capítulo 1: Estrutura da guilda de borboletas frugívoras em dois estratos verticais na Floresta Atlântica**

Introdução.....	25
Material e métodos.....	28
Resultados.....	31
Discussão.....	33
Referencias.....	38

### **Capítulo 2: Padrões de estruturação filogenética da comunidade de borboletas frugívoras no dossel e subosque de uma Floresta Atlântica**

Introdução.....	56
Material e métodos.....	59
Resultados.....	62
Discussão.....	63
Referencias.....	67
Considerações Finais.....	78

## **RESUMO**

Ecossistemas florestais apresentam variação na complexidade das estruturas vegetativas em um gradiente vertical, gerando diversos microclimas que influenciam a distribuição de grupos de animais neste ambiente. Em uma floresta de menor porte, como a Floresta Atlântica, as condições abióticas não são tão distintas entre dossel e subosque não configurariam diferenças marcantes entre as comunidades neste gradiente. E ainda, devido à menor distância entre os dois estratos, esperaríamos encontrar uma composição de espécies similar forrageando tanto no dossel quanto no subosque. Já em um contexto de estrutura filogenética de comunidades, se este gradiente representa um filtro ambiental, pode estar moldando atributos das espécies e o tipo de habitat em que ocorrem. Espécies que possuem atributos semelhantes sejam estes morfológicos ou propriamente o nicho, tendem a co-ocorrer em um mesmo ambiente, caracterizando um agrupamento filogenético. Dessa forma esperaríamos encontrar uma distribuição não aleatória dos clados ao longo do gradiente vertical. Utilizando armadilhas com iscas atrativas dispostas alternadamente no dossel e subosque ao longo de seis transecções, investigamos o efeito da estratificação vertical na estruturação da comunidade de borboletas frugívoras em uma formação de Floresta Estacional Semidecidual na Floresta Atlântica. Em um ano de amostragem, obtivemos 2047 indivíduos, divididos em 69 espécies de borboletas de quatro subfamílias. A abundância, riqueza e diversidade foram maiores no dossel, mas a composição da comunidade foi distinta entre os estratos. As quatro subfamílias de borboletas frugívoras ocuparam preferencialmente o dossel, incluindo a tribo Satyrini comumente relacionada ao subosque em estudo anteriores. Estes resultados sugerem que a estrutura da vegetação na Floresta Atlântica possui uma configuração que fornece recursos específicos para as borboletas frugívoras nos estratos mais altos, ou que o porte menor da floresta permite a estas borboletas

contornarem os fragmentos de mata, da borda até o alto. Embora não saibamos exatamente quais os fatores que moldam os padrões de estratificação vertical neste bioma, corroboramos a alta diversidade contida no dossel e o efeito deste gradiente na estruturação de comunidades em uma floresta tropical de menor porte. Encontramos um forte sinal filogenético demonstrando que o tamanho de asa é conservado nos clados. Houve variação na composição filogenética, com as linhagens de Charaxinae concentradas no dossel enquanto as demais subfamílias estiveram mais associadas ao subosque. A diversidade filogenética foi superior no subosque e decresce em direção ao dossel. Essa variação está relacionada a maior diversidade de linhagens no subosque e a dominância de Charaxinae no dossel. O tamanho de asa diferiu entre os estratos, com borboletas maiores concentradas no subosque, entretanto essa diferença não se manifestou através da filogenia. Nossos resultados demonstraram que a presença de sinal filogenético do atributo tamanho não foi necessariamente preditora da conservação de nicho neste caso. A presença de um filtro ambiental, possivelmente a pressão de predação, ou a capacidade de voar entre espaços reduzidos parece estar selecionando tamanhos de asa neste gradiente. Medidas e atributos que reflitam o histórico evolutivo das borboletas frugívoras podem auxiliar na compreensão dos padrões de distribuição desta guilda em florestas tropicais.

## **ABSTRACT**

Forest ecosystems include a wide variation in the complexity of vegetation structures in a vertical gradient, resulting in different microclimates that influence the distribution of animal groups in these environments. In forests with lower canopy, such as the Atlantic Forest, abiotic factors may not be sufficiently different to cause a clear pattern of vertical stratification, causing similar community compositions. Additionally, if the vertical gradient plays a role of habitat filter in relation to phylogenetic structure of community, species traits are expected to be adapted to this gradient, as well as their habitats. Species with more similar morphological traits or niche will tend to co-occur in the same habitat, characterizing a phylogenetic clustering. Thus, it would be expected to find a non-random distribution of clades along the vertical gradient. This study aims to investigate the effects of vertical stratification in a community of fruit-feeding butterflies in a seasonal semi-deciduous formation of the Atlantic Forest, using bait traps alternately disposed at understory and canopy levels. During a one-year sampling period, we recorded 2047 individuals of 69 species of butterflies, classified into four subfamilies. Abundance, species richness and diversity were higher in the canopy, and species composition differed along the vertical strata. All four subfamilies of fruit-feeding butterflies preferentially occupied the canopy, including the tribe Satyrini, commonly associated to understory in previous publications. Our results suggest that vertical structure of vegetation in the Atlantic Forest provides specific food sources to fruit feeding butterflies in the higher strata, or the smaller height of the forest allows those butterflies to fly above the fragments, from the edge to the top. Although we do not know for sure which factors are shaping the patterns of vertical stratification in this biome, we corroborated the high diversity in canopy and the effect of the vertical gradient on the structure of a fruit-feeding butterfly community in a low-canopy forest.

We found a strong phylogenetic signal for wing size, confirming it as conserved within clades. Besides that, the two strata showed differences in the phylogenetic arrangement, with lineages of Charaxinae more associated to the canopy, unlike the remaining subfamilies, related to understory. The phylogenetic diversity was higher in the understory and decreased towards the canopy. This variation can be explained by the higher diversity of lineages in the understory and the dominance of Charaxinae in the canopy. Wing size differed between strata, with larger butterflies found in the lower levels, however this difference was not related to phylogeny, but due to an effect of habitat filter. The presence of a phylogenetic signal for one trait does not necessarily predict conservatism niche in this case. It is possible that pressure of predation or the ability to fly in reduced spaces are acting as habitat filters, and selecting wing sizes along the vertical gradient. Traits and other measurements linked to historical evolution of fruit-feeding butterflies may be useful to better understand the distribution patterns of this guild in tropical forests.

## **Introdução geral**

### **Floresta Atlântica: A Floresta Estacional Semidecidual**

Considerado um dos biomas mais rico em biodiversidade do planeta, a Floresta Atlântica se distribui em faixas litorâneas desde o nordeste até a região sul do Brasil, chegando até a divisa com o Paraguai e a Argentina, com ocorrência no interior das regiões sul e sudeste e de "ilhas" de mata isoladas no interior do nordeste do Brasil. Sua extensão original compreendia 1.300.000 km<sup>2</sup>, abrangendo 17 estados, cerca de 15% do território nacional (SOS Mata Atlântica 2012).

O modelo de ocupação do território brasileiro é um dos principais fatores que desencadearam o desenvolvimento de grandes centros na faixa litorânea do país onde ocorre a Floresta Atlântica, como São Paulo, Rio de Janeiro, e Salvador. Aproximadamente 47% da população brasileira se concentram a uma distância de até 100 km da costa (IBGE 2007). A concentração de habitantes nesta região tornou alta a demanda para suprir as necessidades da população, causando conflitos entre o avanço dos processos econômicos e a preservação ambiental. Os investimentos produtivos e a necessidade de espaço causaram um severo impacto ambiental na vegetação nativa, que foi sendo substituída por grandes propriedades, vastas áreas de cultivo e empreendimentos imobiliários (Morellato & Haddad 2000). Atualmente restam entre 11 a 16% de vegetação natural original deste bioma, sendo que apenas 1% está sob proteção em reservas naturais (Laurance 2009, Ribeiro *et al.* 2009).

Devido a sua longa extensão, a Floresta Atlântica é composta por um conjunto de fisionomias e diversas formações florestais, predominando as Florestas Estacionais Semidecíduais, Florestas Ombrófilas Densas e Mistas (IBGE 2004). Em termos de fauna e flora a Floresta Atlântica concentra níveis proeminentes de endemismo

distribuídos em distintas sub-regiões, algumas consideradas centros de endemismo (Tabarelli *et al.* 2010), concentrando altas taxas de diversidade para plantas e diversos grupos de animais (Brown & Freitas 2000; Costa *et al.* 2000 ).

A Floresta Mesófila Semidecidual é uma fisionomia de ampla distribuição no Brasil, com extensão desde o sudeste até o norte do Paraná (Leitão-Filho 1992). Esta formação vegetal é considerada razoavelmente bem estudada, com altos valores de riqueza e indivíduos nos inventários florísticos, e dominância de poucas espécies (Morellato 1992). Suas florestas são caracteristicamente sazonais, com algumas árvores perdendo suas folhas entre o período de abril a setembro, e altas, com indivíduos emergentes de 20 a 25 metros de altura (Morellato *et al.* 1989). Seu aspecto fisionômico remete a um mosaico de áreas bem preservadas, e áreas submetidas a queimadas em diferentes estádios de sucessão. Em áreas com altitude superior a 1000 metros, a formação semidecídua apresenta características peculiares que se distinguem das áreas mais baixas, sem influências da altitude. Nas Florestas Mesófilas Semidecíduais de altitude encontram-se espécies de plantas exclusivas desta fisionomia, com árvores com porte de 10 a 15 metros e poucos indivíduos emergentes (Morellato 1992). Essas características estão associadas ao fato do solo desta formação ser mais ácido e raso, e da ocorrência constante de nevoeiros, favorecendo a ocorrência destas espécies (Morellato 1992).

### **Estratificação vertical em florestas tropicais**

Um dos primeiros passos para entender a biodiversidade é descrevê-la utilizando amostras em escalas temporais e espaciais apropriadas (Molleman *et al.* 2006). A ecologia de comunidades busca entender a maneira como estão distribuídos os agrupamentos de espécies na natureza, e como estes podem ser influenciados por fatores abióticos e pelas interações entre suas populações. As espécies são dependentes de

características específicas de habitat para que possam ocupá-lo, além disso, suas interações com outras espécies (sejam positivas ou negativas) e a influência dos fatores abióticos, limitam suas distribuições. Frente a tantas variáveis complexas, um dos objetivos principais dos estudos com comunidades é verificar quais processos ecológicos influenciam a distribuição das comunidades.

Ainda que a percepção dos limites de distribuição dos organismos seja dependente da escala e do observador, sabemos que esta distribuição não é contínua, variando gradativamente no espaço e no tempo. Devido aos inúmeros fatores que restringem ou favorecem a presença ou o estabelecimento de algumas espécies como, por exemplo, temperatura e presença de recursos, explicar a variação na riqueza de uma determinada comunidade é complicado. Uma maneira simplificada de se perceber esta variação é através da observação de uma mudança gradativa associada a tais fatores. Em escalas espaciais, muitos padrões de diversidade de espécies já foram estudados explorando gradientes latitudinais (Pianka 1966, Slansky 1973, Stevens 1989), altitudinais (Stevens 1992, Carneiro *et al.* 1995), e como um tipo de análise de gradiente em uma escala mais local, podemos considerar a estratificação vertical de florestas.

O conceito de estratificação vertical de florestas é frequentemente associado à altura das árvores, embora possa se tratar de três fenômenos distintos: (1) estratificação de espécies, (2) de indivíduos, (3) e de massa foliar (Grubb *et al.* 1963). Segundo Allee (1926), para comunidades florestais podemos encontrar pelo menos oito níveis de organização pelos princípios da estratificação: (1) subterrâneo, (2) solo da floresta, (3) arbustivo, (4) árvores menores, (5) copas de árvores mais baixas, e (6) dossel superior, (7) árvores emergentes, e (8) camada de ar acima da copa das árvores. Alguns destes níveis podem apresentar subdivisões, que variam em número de acordo com o estágio de sucessão do ambiente.

O clima geral de uma floresta está sujeito a variações estratificadas, tendo cada estrato vertical seu próprio microclima (Allee *et al.* 1949). Estes estratos ou camadas de vegetação modelam os parâmetros bióticos e abióticos (Parker 1995), resultando em comunidades adaptadas às condições específicas de cada estrato (Schulze *et al.* 2001). Em estudos que exploram o efeito do gradiente vertical na distribuição da comunidade de diversos grupos animais, encontramos mais comumente uma divisão de apenas dois níveis: (1) o dossel, considerado como o agregado de todas as copas de árvore incluindo folhas, galhos e epífitas (Parker 1995), e (2) o subosque que é a vegetação acima do chão da floresta e alcançável pelo observador. Em estudos de distribuição vertical de artrópodes podemos encontrar ainda algumas subdivisões do dossel, como o dossel inferior definida como a camada logo abaixo da copa das árvores, e o dossel superior, superfície da copa das árvores em contato com o ar (Basset *et al.* 2003).

A estratificação vertical é um processo importante em estudos de diversidade, e já foi documentada para mamíferos (Bernard 2001, Grelle 2003, Kalko & Handley Jr. 2001, Pardini *et al.* 2005, Taylor & Lowman 1996, Vieira & Monteiro-Filho 2003), aves (Pearson 1971, Robertson *et al.* 2008, Walther 2002a, 2002b), anfíbios (Silva *et al.* 2012) e para diversos grupos de artrópodes (Basset *et al.* 2003, 2007, 2012, Beaulieu *et al.* 2010, Brehm 2007, Charles & Basset 2005, Enders 1974, Espírito Santo *et al.* 2012, Grimbacher & Stork 2007, Hirao *et al.* 2009, Mckey 1991, Ribeiro & Basset 2007, Roisin *et al.* 2006, Tregidgo *et al.* 2010, Vasconcelos & Vilhena 2006). A maior parte dos estudos de estratificação relaciona a distribuição diferenciada das espécies com a heterogeneidade de habitat ou uso diferenciado de recursos. Além destas, outros fatores podem atuar diferentemente de acordo com a escala e com o grupo estudado, ou seja, o efeito não é equivalente para todos os grupos. Por exemplo, fatores abióticos como luminosidade, umidade e temperatura, podem causar maior influência em organismos

observados em escalas menores. Devido ao tamanho reduzido, insetos tendem a ser mais suscetíveis a estes fatores do que grandes vertebrados. Barreiras físicas como a estrutura vegetal também afetam diferentemente estes grupos devido a sua diferença de tamanho e capacidade de deslocamento e dispersão. Igualmente, os ciclos sazonais e a fitofisionomia do ambiente, podem ser mais importantes para explicar a distribuição de comunidades de insetos, justamente pelo fato de se tratarem de animais com ciclos de vida curtos em comparação com os vertebrados.

A importância ecológica dos fatores que influenciam a distribuição espacial dos insetos já foi bem descrita, como no caso de um complexo mimético de borboletas no Peru, onde borboletas das tribos Ithomiini, Danaini e Heliconini voam em estratos diferentes para otimizar suas estratégias de defesa (ver Papageorgis 1975). As variáveis abióticas já foram e ainda são bastante exploradas como fatores que influenciam a distribuição dos insetos, como documentado no estudo realizado com baratas por Schal (1982) em La Selva na Costa Rica. Nesse estudo o autor demonstrou que as baratas utilizam gradientes microclimáticos aproveitando a ascensão do ar quente à noite para dispersar feromônios. Estratégia reprodutiva semelhante é adotada por alguns escarabeídeos das florestas em Borneu, que se empoleiram em galhos e folhagens para termorregular e ao mesmo tempo maximizar a detecção das essências no ar (Davis 1999). A importância dos gradientes de umidade também já foi abordada por Bates (1944), que sugeriu que alguns mosquitos parecem evitar zonas de alta umidade, sendo este um fator determinante na orientação do voo destes insetos.

Em suma, são muitos os estudos que abordam a questão da estratificação vertical em artrópodes, e muitos são os fatores responsáveis pela distribuição dos diferentes grupos, tanto bióticos quanto abióticos. Ainda que saibamos quais fatores e a relação direta destes com cada organismo que compõe a imensa diversidade de artrópodes, em

muitos casos estudados as relações de causa e efeito não são bem compreendidas. Em outras palavras, sabemos a resposta de determinados grupos frente às diferenças das variáveis que foram medidas, mas ainda não sabemos quais os caminhos que direcionam as adaptações das espécies em relação ao gradiente vertical. Seja em busca de padrões ou das razões biológicas da estratificação vertical em diferentes ambientes, ainda há muito a ser feito neste ramo da ecologia de comunidades.

### **Estratificação vertical e borboletas**

Muitos grupos de insetos são sugeridos como possíveis indicadores biológicos em estudos de monitoramento ambiental e em avaliações de diversidade e integridade de paisagens naturais (Brown 1991). As borboletas pertencem à ordem Lepidoptera e atualmente classificadas em seis famílias: Hesperidae, Lycaenidae, Riodinidae, Papilionidae, Pieridae e Nymphalidae (Brown & Freitas 1999). Apresentam ciclo de vida relativamente curto, além de uma forte associação com fatores físicos específicos como temperatura, luminosidade e seus recursos vegetais. Devido a essas características, borboletas respondem rapidamente à eventuais modificações no ambiente sendo consideradas como um dos melhores grupos para monitoramento e planejamento de conservação (Brown 1991).

Segundo os hábitos alimentares dos adultos, as borboletas podem ser divididas em duas guildas principais: 1) espécies nectarívoras, que consomem primariamente o néctar das flores, e em alguns casos pólen, como recurso, e 2) espécies frugívoras, que se alimentam principalmente de frutas em decomposição, exsudação de plantas e excremento e carcaças de mamíferos (DeVries 1987). As borboletas frugívoras são representadas por alguns grupos da família Nymphalidae, a saber, as subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e alguns gêneros de Nymphalinae (Wahlberg *et al.* 2009). Esta guilda compreende entre 50-75% da fauna de ninfalídeos dos neotrópicos

(Brown 2005), sendo taxonomicamente e ecologicamente diversificadas em ambientes tropicais, e facilmente amostradas com protocolos bem estabelecidos, tornando-as também ideais para estudos de estrutura de comunidades (Freitas *et al.* 2003).

Diversos estudos (Hill *et al.* 2001; Spitzer *et al.* 1993; Schülze *et al.* 2001; Fermon *et al.* 2003) registraram uma porção da diversidade de borboletas em dossel, e algumas destas estariam associadas exclusivamente a esse estrato florestal. No caso das borboletas frugívoras, facilmente atraídas por armadilhas com isca, os padrões de diversidade espacial e temporal têm sido bem explorados em florestas tropicais (DeVries 1988, DeVries & Walla 2001, DeVries *et al.* 1999, Fermon *et al.* 2003, 2005, Hill *et al.* 2001 Molleman *et al.* 2006, Ribeiro & Freitas 2012), revelando diferenças na composição e diversidade da comunidade entre os estratos verticais.

Em um trabalho pioneiro com armadilhas, DeVries (1988) já fazia referências à distribuição diferenciada das borboletas frugívoras no gradiente vertical na Costa Rica. Neste trabalho foi descrito um padrão de distribuição em que algumas espécies são capturadas preferencialmente em dossel, enquanto outras são registradas em estratos mais baixos. Uma das possíveis explicações para tal padrão seria a diferença nos níveis de luminosidade, pois algumas borboletas evitavam a exposição à alta incidência de luz e se mantinham em áreas mais sombreadas, em contraparte, outras voavam mais em áreas abertas e expostas ao sol. A partir deste estudo pioneiro, sugeriu-se que a comunidade de borboletas frugívoras apresentaria diferenças em sua composição neste gradiente, e que este não seria tão evidente em dosséis mais abertos ou mais baixos, onde os níveis de luz não fossem tão distintos. Questionou-se também, o possível impacto de florestas em diferentes estágios de sucessão e a forma como este afetaria os padrões de estratificação vertical. Anos depois, DeVries *et al.* (2011) compararam comunidades de borboletas frugívoras da América Central e América do Sul, buscando

semelhanças e diferenças em seus padrões de diversidade e estratificação. Em resumo, com os dados obtidos na Costa Rica e no Equador, os autores perceberam que a composição diferia entre dossel e subosque em ambas as localidades. Entretanto, o dossel na Costa Rica foi mais rico em espécies do que o subosque, enquanto que no Equador o subosque apresentou maior riqueza que o dossel. Embora a estratificação vertical na comunidade de borboletas frugívoras tenha sido revelada, não se sabe ao certo suas causas, sendo vinculadas então à possíveis diferenças na composição florística dos locais, gradientes latitudinais ou especificidade das larvas às plantas hospedeiras.

Em Ribeiro & Freitas (2012), os autores investigaram os efeitos do corte seletivo de madeira nos padrões de estratificação vertical das borboletas frugívoras na Amazônia. Neste estudo, uma clara estratificação vertical foi descrita, onde o dossel apresentou a maior riqueza, e a abundância foi maior no subosque, concordando com os resultados obtidos por DeVries *et al.* (2011) no Equador. Adicionalmente, neste trabalho foi mostrado que o efeito do corte seletivo é dependente do estrato, causando maior impacto na estrutura da comunidade de subosque, ainda que a diversidade não tenha sido afetada. Os resultados publicados em Ribeiro & Freitas (2012) tratam-se dos primeiros registros sobre o padrão de estratificação vertical da guilda de borboletas frugívoras em uma floresta tropical no Brasil. As demais formações vegetais do país carecem de qualquer informação neste sentido, impedindo que comparações mais amplas sejam feitas.

### **Objetivo da dissertação**

Alguns dos estudos citados anteriormente reconheceram a estratificação vertical com borboletas frugívoras para diferentes florestas tropicais, com efeitos na riqueza, abundância, e composição entre os níveis verticais. Uma das explicações para a alta

diversidade de ambientes tropicais é a alta produtividade das florestas destas regiões. Estes estudos foram conduzidos em latitudes semelhantes à linha do Equador na faixa tropical, em florestas de grande porte, em condições abióticas e fitofisionômicas semelhantes. Não apenas por estar mais distante destas latitudes, mas também por participar de processos ecológicos distintos e por sua intensa exploração, a Floresta Atlântica apresenta uma fisionomia em geral diferente das demais florestas tropicais dos Neotrópicos. Sendo assim, a seguinte pergunta norteia o presente estudo: Poderia a Floresta Atlântica apresentar padrões de estratificação vertical semelhantes àqueles já encontrados para a guilda de frugívoras em florestas tropicais de grande porte? Visando isto, o presente estudo tem como objetivo principal verificar se a comunidade de borboletas frugívoras é afetada pelo gradiente vertical em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Devido ao menor porte de suas formações florestais, traduzida aqui como uma menor diferença de altura entre estratos vegetais, com um dossel mais aberto que facilita a penetração da luz, seria esperado que as condições abióticas não fossem tão distintas entre os estratos. Esperaríamos então que a comunidade de borboletas frugívoras fosse pouco afetada pelo gradiente vertical, permitindo que estas borboletas ocupassem dossel e subsoque de forma semelhante.

## **Estrutura da dissertação**

Esta dissertação está organizada em dois capítulos que exploram dois aspectos da estratificação vertical de borboletas frugívoras na Mata Atlântica:

### **Capítulo 1 – Estrutura da guilda de borboletas frugívoras em dois estratos verticais da Floresta Atlântica**

Neste capítulo testamos a hipótese de que o gradiente vertical afeta a estrutura da comunidade de borboletas frugívoras da Floresta Atlântica. As comunidades de borboletas frugívoras de dossel e subosque são descritas com base em parâmetros estabelecidos na ecologia de comunidades, sendo realizadas comparações de riqueza, diversidade e composição entre os dois estratos. A hipótese a ser testada é de que devido ao histórico de exploração e o menor porte das florestas deste bioma, seriam esperadas diferenças menos discrepantes nos parâmetros medidos para testar a existência da estratificação vertical da fauna, comparados às diferenças obtidas nas florestas de grande porte.

### **Capítulo 2 – Padrões de estruturação filogenética da comunidade de borboletas frugívoras em um gradiente vertical da Floresta Atlântica**

Neste capítulo abordamos a estrutura filogenética da comunidade e o tamanho de asa como atributo funcional com o objetivo de compreender como estes estão distribuídos em um gradiente vertical da Floresta Atlântica. Espécies que apresentam tendências ao conservadorismo filogenético de atributos fenotípicos seriam selecionadas por um filtro ambiental, gerando um padrão de agrupamento filogenético. Se o gradiente vertical representar de fato um filtro ambiental filogenético, pode estar moldando atributos das espécies e o tipo de habitat e que estas ocorrem. Dessa forma, esperamos encontrar uma distribuição agrupada dos táxons em cada estrato, e que o tamanho de asa das borboletas difira nestes ambientes.

## Referências

- Allee, W.C. 1926. Distribution of Animals in a Tropical Rain-Forest with Relation to Environmental Factors. *Ecology* 7: 445- 468.
- Allee, W.C., Park, O., Emerson, A.E., Park, T., & K.P. Schmidt. 1949. Principles of animal ecology. W.B. Saunders Company, p. 478-495.
- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E., & R.L. Kitching. 2003. Arthropods of Tropical Forests: Spatio temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy. Cambridge University Press.
- Basset, Y., Corbara, B., Barrios, H., Cuénoud, P., Leponce, M., Aberlenc, H.P., Bail, J., Bitó, D., Bridle, J.R., Castaño-Meneses, G., Cizek, L., Cornejo, A., Curletti, G., Delabie, J.H.C., Dejean, A., Didham, R.K., Dufrêne, M., Fagan, L.L., Floren, A., Frame, D.M., Hallé, F., Hardy, O.J., Hernandez, A., Kitching, R.L., Lewinsohn, T.M., Lewis, O.T., Manumbor, M., Medianero, E., Missa, O., Mitchell, A.W., Mogia, M., Novotny, V., Odegaard, F., Oliveira, E.G., Orivel, J., Ozanne, C.M.P., Pascal, O., Pinzón, S., Rapp, M., Ribeiro, S.P., Roisin, Y., Roslin, T., Roubik, D.W., Samaniego, M., Schmidl, J., Sorensen, L.L., Tischechkin, A., Van Osselaer, C. & N.N. Winchester. 2007. IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Entomologie* 77: 39-69.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud P., Didham, R.K., Guilhaumon, F., Missa O., Novotny, V., Odegaard F., Roslin, T., Schmidl, J., Tischechkin, A.K., Winchester, N.N., Roubik D.W., Aberlenc, H.P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J.R., Castaño-Meneses, G., Corbara, B., Curletti, G., Rochas, W.D., Bakker, D.D., Delabie, J.H.C., Dejean, A., Fagan, L.L., Floren A., Kitching, R.L., Medianero E., Miller, S.E., Oliveira, E.G.,

- Orivel J., Pollet, M., Rapp, M., Ribeiro, S.P., Roisin Y., Schmidt, J.B., Sorensen, L. & M., Leponce. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 238: 1481.
- Bates, M. 1944. Observations on distribution of diurnal mosquitos in a tropical forest. *Ecology* 25: 159-170.
- Beaulieu, F., Walter, D.E., Proctor, H.C. & R.L. Kitching. 2010. The canopy starts at 0.5m: Predatory Mites (Acari: Mesostigmata) differ between rain forest floor soil and suspended soil at any height. *Biotropica* 42(6): 704-709.
- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17: 115-126.
- Brehm, G. 2007. Contrasting patterns of vertical stratification in two moth families in a Costa Rican lowland rain forest. *Basic Appl. Ecol.* 8: 44-54.
- Brown Jr., K.S. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. In NM Collins & JA Thomas (eds.), *The conservation of insects and their habitats*. London: Academic Press, p. 349-404.
- Brown Jr., K.S. 2005. Geologic, evolutionary, and ecological bases of the diversification of Neotropical butterflies: implications for conservation. In E. Bermingham, C.W. Dick & G. Moritz (eds.). *Tropical rainforests: past, present, and future*. The University of Chicago Press, Chicago. p. 166-201.
- Brown, K.S. & A.V.L. Freitas. 1999. Lepidoptera. In CRF Brandão & EM Canello (eds.). *Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil. Invertebrados Terrestres*. São Paulo, FAPESP, p. 225-245.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas. 2000. Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32: 934-956.

- Carneiro, M.A.A., Ribeiro, S.P. & G.W. Fernandes. 1995. Artrópodes de um altitudinal na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. *Revta. Bras. Ent.* 39(3): 597-604.
- Charles, E. & Y. Basset. 2005. Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *J. Trop. Ecol.* 21: 329-336.
- Costa, L.P., Leite, Y.L.R., Fonseca, G.A.B. & M.T. da Fonseca. 2000. Biogeography of South American Forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 872–881.
- Davis, A.J. 1999. Perching behaviour in Bornean Dung Beetles (Coleoptera: Scarabeidae). *Coleopts. Bull.* 53: 365-370.
- Devries, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history, Volume1: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. New Jersey: Princeton University Press.
- Devries, P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *J. Res. Lepid.* 26: 98-108.
- Devries, P.J. & T.R. Walla. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 74: 1-15.
- Devries, P.J., Walla, T.R. & H.F. Greeney. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 333-353.
- DeVries, P.J., Alexander, L.G., Chacon, I.A. & J.A. Fordyce. 2011. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *J. Anim. Ecol.*, 81: 472- 482.

- Espírito-Santo, N.B., Ribeiro, S.P. & J.F.S., Lopes. 2012. Evidence of competition between two canopy ant species: Is aggressive behavior innate or shaped by a competitive environment? *Psyche*. p. 1-8.
- Enders, F. 1974. Vertical stratification in Orb-Web Spiders (Araneidae, Araneae) and a consideration of other methods of coexistence. *Ecology* 55(2): 317-328.
- Fermon, H., Waltert, M. & M. Muhlenberg. 2003. Movement and vertical stratification of fruitfeeding butterflies in a managed West African rainforest. *J. Insect Conserv.* 7: 7-19.
- Fermon, H., Waltert, M., Vane-Wright, R.I. & M. Mühlenberg. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biod. Conserv.* 14: 333-350.
- Freitas, A.V.L., Francini R.B. & K.S. Brown, 2003. *Insetos como indicadores ambientais*. In L. Cullen, R. Rudran, C. Valladares-Padua (eds.), Métodos de estudos em biologia da conservação & manejo da vida silvestre. Curitiba: Editora UFPR, p. 125-152.
- Grelle, C.E.V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammal populations in a secondary forest, south-eastern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 38(2): 81-85.
- Grimbacher, P.S. & N.E. Stork. 2007. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecol.* 32: 77-85.
- Grubb, P.J., Lloyd, J.R., Pennington, T.D., & T.C. Whitmore. 1963. A comparison of montane and lowland raainforest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *J. Ecol.* 51: 576-601.

- Hill, J.K., Hamer, K.C., Tangah, J. & M. Dawood. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* 128(2): 294-302.
- Hirao, T., Murakami, M. & A. Kashizaki. 2009. Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecol. Res.* 24: 26-272.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística -IBGE. 2004. *Mapa de biomas do Brasil: Primeira aproximação*. Rio de Janeiro.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística -IBGE. 2007. *Regiões de influência das cidades*. Rio de Janeiro.
- Kalko, E.K.V. & C.O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecol.* 153: 319-333.
- Laurance, W.F. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biol. Conserv.* 142: 1137.
- Leitão-Filho, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil (L.P.C. Morellato org.), Editora da Unicamp, Campinas.
- McKey, D. 1991. *Interactions between ants and plants: comparison of canopy, understory and clearing environments*. In Halle F & Pascal O (eds.), *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale*. Paris : Longman, p. 66-73.
- Molleman, F., Arjan, K., Brakefield, P.M., Devries, P.J. & B.J. Zwaan. 2006. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiv. Conserv.* 15: 107-121.
- Morellato, L.P., 1992. *Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais da Serra do Japi*. In História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área

- florestal no sudeste do Brasil (L.P.C. Morellato org.), Editora da Unicamp, Campinas.
- Morellato, L.P. & C.F.B. Haddad. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4b): 786-792.
- Morellato, L.P., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.F. & C.A. Joly. 1989. Estudo comparativo de fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Brasil. Bot.* 12:85-98.
- Nadkarni, N.M., Matelson, T., & W. Haber. 1995. Structural characteristics and floristic composition of a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 11: 481-95.
- Papageorgis, C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. *Am. Sci.* 63: 522-532.
- Pardini, R., Souza, S.M., Braga-Neto, R. & J.P. Metzger. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol. Cons.* 124: 253-266.
- Parker, G.G., 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In Lowman, M.D. & N.M. Nadkarni (eds.), *Forest canopies*. San Diego: Academic Press, p. 73-106.
- Parker, G.G. & M.J. Brown. 2000. Forest canopy stratification - Is it useful? *Am. Nat.* 155: 473-484.
- Pearson, D.L., 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor.* 73: 46-55.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *Am. Nat.* 100: 33-46.

- Ribeiro, D.B. & A.V.L. Freitas. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J. Insect Conserv.* 16: 733-744.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & M.M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1141-1153.
- Ribeiro, S.P. & Y. Basset. 2007. Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: the importance of leaf sclerophylly. *Ecography* 30: 663- 672.
- Robertson, A.W., Ladley, J.J. & D. Kelly. 2008. Does height of the ground affect bird visitation and fruit set in the Pollen-Limited Mistletoe *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae)? *Biotropica* 40(1): 122-126.
- Roisin, Y., Dejean, A., Corbara, B., Orivel, J., Samaniego, M. & M. Leponce. 2006. Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. *Oecologia* 149: 301-311.
- Schal, C. 1982. Intraspecific vertical stratification as a mate - finding mechanism in tropical cockroaches. *Science* 215: 1405-1407.
- Schülze, C.H., Linsenmair, K.E. & K. Fiedler. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecol.* 153: 133-152.
- Silva, F.R., Candeira, C.P. & D.C. Rossa-Feres. 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodivers. Conserv.* 21: 1411-1424.
- Slansky Jr., F. 1973. Latitudinal gradients in species diversity of the new world swallowtail butterflies. *J. Res. Lepid.* 11(4): 201-217.

- S.O.S. Mata Atlântica. <http://www.sosma.org.br/nossa-causa/a-mata-atlantica/> (último acesso em: 17/10/2012).
- Spitzer, K., Novotny, V., Tonner, M. & J. Leps. 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a Montane tropical rain-forest, Vietnam. *J. Biogeogr.* 20: 109–121.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.* 133(2): 240-256.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140(6): 893-911.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P. & C.A. Peres. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biol. Conserv.* 143: 2328-2340.
- Taylor, P.H. & M.D. Lowman, 1996. Vertical stratification of small mammal community in a northern hardwood forest. *Selbyana* 17: 15–21.
- Tregidgo, D.J., Qie, L., Barlow, J., Sodhi, N.S. & S. L. Lim. 2010. Vertical stratification responses of an arboreal dung beetle species to tropical forest fragmentation in Malaysia. *Biotropica* 42(5): 521-525.
- Vasconcelos, H.L. & J. M. S. Vilhena. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. *Biotropica* 38(1): 100-106.
- Vieira, E.M. & E.L.A. Monteiro-Filho. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 19: 501-507.

Wahlberg, N., Leneveu, J., Kodandaramaiah, U., Peña, C., Nylin, S., Freitas, A.V.L. & A.V.Z. Brower. 2009. Nymphalidae butterflies diversify following near demise at the cretaceous/tertiary boundary. *Proc. R. Soc. B.* 276: 4295-4302.

Walther, B.A. 2002a. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds. *J. Ornithol.* 143: 64-81.

Walther, B.A. 2002b. Grounded ground birds and surfing canopy birds: Variation of foraging stratum breadth observed in neotropical forest birds and tested with simulation models using boundary constraints. *The Auk* 119(3): 658-675.

## **Capítulo 1**

### **Estrutura da guilda de borboletas frugívoras em dois estratos verticais na Floresta Atlântica**

## **Introdução**

Florestas tropicais podem ser consideradas *hotspots* de diversidade, pois concentram altos índices de endemismos (Myers *et al.* 2000). Uma parcela significativa desta diversidade é composta pelos artrópodes terrestres, cuja representatividade está estimada em 6,1 milhões de espécies nos trópicos (Basset *et al.* 2012). A dinâmica dos ecossistemas terrestres parece estar relacionada com a diversidade de artrópodes, pois estes compõem uma considerável parcela das cadeias alimentares (Morris *et al.* 2004). Além disso, artrópodes herbívoros cumprem um importante papel na manutenção de processos ecossistêmicos, como a polinização e a decomposição (Didham *et al.* 1996, Lewinsohn & Roslin 2008). A funcionalidade dos diferentes grupos de artrópodes em relação aos ecossistemas é refletida nos padrões gerais de distribuição espacial destes organismos, sendo a distribuição vertical congruente com as diferentes guildas alimentares (Basset *et al.* 2003). Por exemplo, em florestas tropicais espera-se que insetos detritívoros sejam encontrados em maior abundância e diversidade no solo devido à alta concentração de matéria orgânica neste estrato. Já os herbívoros que consomem seiva de plantas, como afídeos e percevejos, são encontrados mais comumente em ramos vegetais acima do solo (Basset *et al.* 2003). Essa distribuição diferenciada dos animais ao longo do gradiente vertical é conhecida como estratificação vertical.

Em estudos que exploram a distribuição das comunidades de animais no gradiente vertical de florestas, encontramos mais comumente uma divisão de apenas dois estratos: o dossel, considerado como toda copa de árvore incluindo folhas, galhos e epífitas, e o subosque, que é a vegetação acima do chão da floresta e alcançável pelo observador (Parker & Brown 2000). Em estudos de distribuição vertical de artrópodes podemos encontrar ainda algumas subdivisões do dossel, como o dossel inferior definida como a

camada logo abaixo da copa das árvores, e o dossel superior, superfície da copa das árvores em contato com o ar (Basset *et al.* 2003). A variação na composição de espécies de plantas e na complexidade de estruturas vegetativas entre estratos gera distintos microclimas e estratificação de recursos alimentares (Smith 1973). Essa heterogeneidade dos fatores abióticos (e.g. luminosidade, temperatura, umidade) e outros processos como predação e partição de recurso são os principais fatores determinantes das diferenças de distribuição das espécies.

A estratificação vertical já foi verificada em diversos grupos animais (Bernard 2001, Vieira & Monteiro-Filho 2003, Walther 2002), e mais amplamente em artrópodes (Basset *et al.* 2007, Brehm 2007, Charles & Basset 2005, Enders 1974, Mckey 1991, Neves *et al.* 2013, Ribeiro *et al.* 2013, Roisin *et al.* 2006, Tregidgo *et al.* 2010, Vasconcelos & Vilhena 2006). Em florestas tropicais, muitos autores têm utilizado borboletas em estudos de estratificação vertical (Barlow *et al.* 2007, DeVries 1997, DeVries & Walla 2001, DeVries *et al.* 2011, Fermon *et al.* 2005, Molleman *et al.* 2006, Ribeiro & Freitas 2012). Em geral, a composição de espécies difere entre dossel e subosque, sugerindo que estas borboletas forrageiam preferencialmente em um dos estratos, devido às divergentes condições ambientais ou por estarem utilizando recursos específicos de cada estrato. Entretanto, tais estudos foram realizados em ambientes de regiões com alta produtividade e que possuem florestas de grande porte. Em florestas tropicais de menor porte, a estratificação vertical de borboletas ainda não foi investigada.

Nos trópicos, as borboletas são usualmente citadas como excelentes organismos indicadores da “saúde” dos ecossistemas e modelos para monitoramento ambiental (Brown 1991, Brown & Freitas 2000, Freitas *et al.* 2006, Molleman *et al.* 2006, Uehara-Prado *et al.* 2007). Borboletas podem ser divididas em duas guildas alimentares de

acordo com o modo de alimentação dos adultos: nectarívoras e frugívoras (DeVries 1987). As borboletas frugívoras obtêm seus nutrientes de frutos em decomposição, seiva de plantas fermentada e matéria orgânica em decomposição (DeVries 1987). Os principais grupos de borboletas frugívoras pertencem à família Nymphalidae, nas subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e alguns grupos de Nymphalinae (*sensu* Wahlberg *et al.* 2009).

Em suma, a heterogeneidade de condições ambientais no gradiente vertical implica em diferenças de composição da fauna, sendo as espécies adaptadas a condições específicas de cada estrato. No caso das borboletas frugívoras, seria esperado encontrar espécies que se alimentam principalmente de frutos fermentados forrageando predominantemente próximas ao chão, onde estão localizados estes recursos. Já as borboletas especializadas em seiva de plantas forrageariam nos estratos mais altos, caracterizando a estratificação vertical. Entretanto, em uma floresta de menor porte, as condições abióticas não tão distintas entre dossel e subosque, não configurariam diferenças marcantes entre as comunidades neste gradiente. Mais ainda, devido à menor distância entre os dois estratos, esperaríamos encontrar uma composição de espécies similar forrageando tanto no dossel quanto no subosque.

Devido ao seu histórico de exploração e a processos geomorfológicos, a Floresta Atlântica possui uma fisionomia distinta das demais florestas tropicais, possuindo matas secundárias em diversos estágios de sucessão da vegetação, geralmente com menor altura de dossel. Padrões de diversidade e a distribuição da fauna ao longo do gradiente vertical nunca foram descritos de forma adequada em um ambiente com estas características. Os objetivos deste trabalho são: (i) descrever a estrutura das comunidades de borboletas frugívoras em uma área de Floresta Atlântica; (ii) verificar o efeito do gradiente vertical na estrutura da comunidade; (iii) comparar os padrões de

estruturação obtidos com demais estudos realizados em outras formações vegetais na região Neotropical.

## **Material e métodos**

### *Área de estudo*

A Floresta Atlântica ocorre ao longo do litoral brasileiro desde a região nordeste até a região sul, se estendendo para o interior até o Paraguai e Argentina (Morellato & Haddad 2000, Tabarelli *et al.* 2005). O modelo de ocupação humana do país expôs este bioma a constantes ameaças, como a fragmentação, restando atualmente em torno de 11 a 16% da extensão original (Laurance 2009, Ribeiro *et al.* 2009).

O trabalho foi realizado na Reserva Biológica da Serra do Japi, no município de Jundiaí, estado de São Paulo, no sudeste do Brasil (Figura 1A). A Serra do Japi representa uma das últimas extensas áreas de floresta contínua do interior deste estado, e está localizada no eixo de três grandes centros urbanos: São Paulo, Jundiaí e Campinas (Morellato 1992). A maior parte de sua área é coberta por Floresta Estacional Semidecidual, com um período frio e seco de abril a setembro e um período quente e chuvoso de outubro a março (Morellato *et al.* 1989). As altitudes na Serra do Japi variam entre 700 a 1200 metros acima do nível do mar (Santoro & Machado Jr. 1992), a pluviosidade anual está em torno de 1500 mm e a temperatura média anual é de 19°C (Pinto 1992).

### *Metodologia de amostragem*

Borboletas frugívoras podem ser facilmente capturadas com armadilhas com isca atrativa, permitindo amostrar áreas de forma simultânea e com esforço padronizado (Uehara-Prado *et al.* 2007). Mensalmente ao longo de um ano (outubro de 2011 a setembro de 2012), sessenta armadilhas com isca atrativa foram dispostas em seis

transecções de Floresta Estacional Semidecidual, sendo dez armadilhas por transecção. As altitudes das transecções variaram de 850 a 1000 metros. As armadilhas distavam vinte metros uma das outras, e foram dispostas alternadamente entre subosque (aproximadamente a 1,5 m do solo), e dossel (a partir de 8 m) evitando assim a competição entre armadilhas vizinhas do mesmo estrato (Figura 1B). A isca utilizada foi uma mistura de bananas fermentadas com caldo de cana, preparada com 48 horas de antecedência às ocasiões amostrais. Em cada ocasião amostral as armadilhas foram revisadas duas vezes em um intervalo de 48 horas após a colocação da isca. Para cada indivíduo de borboleta foi assinalado um dentre dois estratos; dossel ou subosque, definidos pela altura da armadilha onde este foi capturado. As borboletas coletadas nas armadilhas foram identificadas, marcadas com caneta de retroprojektor para registrar possíveis recapturas, e liberadas no mesmo local de captura; foram coletados indivíduos de difícil reconhecimento em campo para posterior identificação, e pelo menos quatro exemplares testemunho para cada espécie registrada, todos depositados no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas “Adão José Cardoso”.

#### *Análise dos dados*

As análises foram baseadas em dados de abundância (N), riqueza de espécies (S), e composição da comunidade de borboletas frugívoras. Para a descrição geral da comunidade de borboletas da Floresta Estacional Semidecidual foram calculadas curvas de acúmulo de espécies com intervalos de confiança de 95%, bem como singletons e doubletons. Foram calculados estimadores analíticos de riqueza de espécies com o objetivo de estimar o quanto da riqueza de espécies foi registrado com um ano de amostragem na área de estudo. Selecionamos os índices Jackknife 1, que reduz o viés em amostras pequenas, e Chao 1, baseado no número de espécies raras, sendo robusto

para essa situação comum em inventários (Colwell & Coddington 1994). As análises foram realizadas através do software EstimateS 8.0 (Colwell 2006).

Curvas de distribuição de abundância foram obtidas para o total da comunidade e para dossel e subosque separadamente, para identificar se o número de indivíduos se distribui de maneira equitativa nas espécies da comunidade. Foi utilizada uma ANOVA de medida repetidas para averiguar se o número de indivíduos da comunidade se distribui de forma equivalente entre dossel e subosque e entre as transecções. Para espécies com 10 ou mais indivíduos registrados foram realizados testes binomiais através da hipótese nula de que as espécies estão distribuídas de forma equitativa entre dossel e subosque.

Para testar se a riqueza de espécies diferiu entre estratos e entre trilhas foram plotadas curvas de rarefação baseada em indivíduos. Esta análise permite comparar a riqueza de amostras que possuem abundâncias desiguais de maneira padronizada (Gotelli & Graves 1996). A diversidade entre os estratos foi calculada através da Entropia de Renyi que fornece através de um parâmetro de escala alfa ( $\alpha$ ), diferentes medidas de diversidade para comparar de forma equivalente os dois estratos avaliados. Neste caso foi utilizada a entropia para verificar a riqueza de espécies ( $\alpha=0$ ), equabilidade ( $\alpha=1$ ) e dominância ( $\alpha=2$ ) (Tóthmérész 1995).

Na comparação da composição de espécies entre as comunidades de dossel e subosque foi utilizado um Escalonamento Multi-dimensional Não Métrico (NMDS) com medida de semelhança de Morisita em cada transecção. Um ANOSIM foi calculado para testar a significância da distância entre os agrupamentos formados no NMDS, sendo os valores de  $p$  corrigidos com a correção seqüencial de Bonferroni para evitar erro de tipo I. Estas análises foram conduzidas utilizando os programas PAST (Hammer *et al.* 2010), e BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

## Resultados

No total, foram registrados 2047 indivíduos, distribuídos em 69 espécies de borboletas frugívoras (Apêndice I). A subfamília com maior representatividade em espécies foi Satyrinae, com 48% do total, seguida por Biblidinae (27%), Charaxinae (22%), e Nymphalinae (3%). Em relação ao número de indivíduos, as borboletas da subfamília Charaxinae foram as mais abundantes; aproximadamente metade do total de todas as capturas. Este padrão foi firmemente ditado pela borboleta *Memphis appias* (Hübner, [1825]), espécie mais abundante do estudo com 677 registros, e que ocorreu ao longo de todo o ano. Foram registrados 10 singletons (espécies que ocorreram uma única vez na amostra) e nove doubletons (ocorrendo duas vezes na amostra). Registramos 57 eventos de recaptura, cerca de 3% do total de borboletas amostradas. Destas recapturas, 29 foram obtidas na mesma armadilha, 21 foram recapturadas em uma armadilha próxima, mas de mesmo estrato, Apenas sete indivíduos foram recapturados em armadilhas de estratos diferentes.

Os estimadores analíticos de riqueza Jackknife 1 e Chao 1 indicaram respectivamente que em torno de 86 a 94% da riqueza desta área de Floresta Estacional Semidecidual foi registrada. Estes índices apresentaram tendências à estabilização, porém a curva do coletor ainda demonstra um padrão ascendente, indicando que ainda há espécies a serem registradas (Figura 2).

A curva de distribuição de abundância mostra uma preponderância das espécies com menor abundância nas amostras, em ambos os estratos verticais e na comunidade como um todo (Figura 3). Entretanto, a curva de abundância total se assemelha mais à curva do dossel, sugerindo que a abundância neste estrato parece determinar o padrão de distribuição na comunidade de borboletas frugívoras.

Foram encontradas diferenças nos parâmetros medidos para a comunidade de frugívoras entre os dois estratos verticais. O dossel apresentou maior número de indivíduos ( $N = 1415$ ) que o subosque ( $N = 632$ ), sendo a diferença confirmada pela Anova (Tabela 1). Apesar da variação espacial da abundância, com algumas transecções apresentando maior número de indivíduos do que outras, a estratificação vertical influenciou a abundância independentemente do local. A abundância também variou temporalmente entre os estratos e transecções (Tabela 1). Durante o ano amostrado, observamos um pico de abundância maior em setembro e que se estendeu até outubro, sendo dezembro e julho os meses com menor ocorrência de indivíduos. O dossel manteve mais indivíduos que o subosque praticamente em todos os meses, com exceção de março, onde se igualaram. Notamos que nos meses mais frios (junho, julho e agosto) o dossel conseguiu manter uma abundância por volta de 100 indivíduos, enquanto o subosque registrou menos de 10 borboletas (Figura 4a).

A riqueza seguiu um padrão anual semelhante ao da abundância, concentrando uma maior riqueza em setembro/outubro e março/abril. Em todos os meses amostrados, o dossel foi mais rico que o subosque (Figura 4b). Foram registradas 59 espécies no dossel e 41 no subosque. As curvas de rarefação demonstraram que há diferença entre a riqueza de espécies entre dossel e subosque, sendo o dossel mais rico (Figura 5A).

Das 69 espécies registradas neste estudo, 28 foram capturadas com número de indivíduos suficiente para testar a estratificação através do teste binomial, e destas, 20 espécies ocorreram predominantemente em um dos estratos, 15 em dossel e 5 em subosque. Em nível de subfamília, as borboletas frugívoras apresentaram também um padrão de distribuição estratificado. A maioria dos grupos foi mais abundante no dossel, com exceção das tribos Morphini e Brassolini de Satyrinae, que foram mais abundantes no subosque (Tabela 2).

Pelos perfis de diversidade obtidos na Entropia de Renyi observamos que o dossel apresentou um maior índice de riqueza do que o subosque ( $\alpha=0$ ), mas há uma inversão nos demais valores de diversidade à medida que os valores escalares de alfa aumentam (Figura 6). Inspeccionando o perfil das curvas, observamos que embora a riqueza tenha sido superior no dossel, a diversidade é maior em subosque, apontando um efeito da dominância no dossel. A partir de um determinado valor de alfa, as curvas de diversidade dos estratos se cruzam, não permitindo uma comparação direta da diversidade (Tóthmérész 1995).

A composição de espécies das comunidades de borboletas frugívoras formou dois agrupamentos distintos, divididos principalmente no eixo 1 ( $r^2 = 0,77$ ) entre subosque e dossel, com a comunidade do dossel apresentando os pontos mais agregados entre si em comparação com a comunidade do subosque. Isto indica que a substituição de espécies de borboletas frugívoras é menor na comunidade de dossel, enquanto no subosque as espécies tendem a possuir maior beta diversidade, substituindo mais as espécies ao longo das amostragens. O segundo eixo também mostra um considerável poder de explicação na segregação dos pontos ( $r^2 = 0,23$ ). Este padrão foi significativamente consistente segundo o ANOSIM ( $r^2 = 0,676$ ;  $p < 0,001$ ), com níveis satisfatórios de Stress (0,123), de modo que podemos afirmar que a composição da comunidade foi significativamente diferente entre os estratos (Figura 7).

## **Discussão**

### *Padrões de diversidade, riqueza e abundância*

Ocorreu uma inversão nos valores da diversidade entre os estratos verticais. O dossel apresentou uma maior riqueza, porém com menor equabilidade. Isso se deve pelo aumento da dominância em dossel, padrão ditado principalmente pela alta abundância

de uma única espécie (*Memphis appias*) neste estrato. A maior diversidade encontrada no subosque para a Floresta Atlântica difere do resultado obtido no estudo realizado na Amazônia por Ribeiro & Freitas (2012), que demonstraram haver maior diversidade em dossel.

Apesar do período amostral ter sido relativamente curto, apenas um ano, foi obtido um alto número de espécies para a comunidade de frugívoras na Serra do Japi segundo os estimadores analíticos de riqueza. Este fato se reflete na curva de suficiência amostral, que apresenta um padrão ascendente, indicando que muitas espécies ainda podem ser acrescentadas à comunidade local. De fato o presente estudo registrou 69 espécies de borboletas frugívoras, o que corresponde a 79% do total de espécies deste grupo ( $S = 87$ ) ocorrendo na Serra do Japi (Brown 1992 e resultados não publicados), demonstrando que os resultados dos estimadores analíticos de diversidade subestimaram os reais valores de riqueza para essa localidade. É interessante notar que o número de singletons e doubletons registrados representaram cerca de 27% da riqueza total, o que é uma proporção semelhante quando comparado a outros estudos com borboletas frugívoras neste bioma (Brown 1992; Uehara-Prado *et al.* 2007; Ribeiro *et al.* 2012).

Em relação à riqueza não foram encontradas diferenças significativas entre os estratos, tanto nas florestas da Costa Rica (DeVries 1988), quanto no Equador (DeVries & Walla 2001), ao passo que no Brasil o dossel foi significativamente mais rico e diverso para as borboletas frugívoras da Amazônia (Ribeiro & Freitas 2012). Na Floresta Atlântica a riqueza foi superior no dossel, mas com o decorrer das amostragens, a diferença de riqueza entre os estratos diminuiu gradativamente. Com o aumento do esforço amostral, é possível que a riqueza venha a se tornar indistinta entre dossel e subosque, já que o acúmulo de espécies neste último é mais lento.

DeVries (1988), em pesquisa realizada na Costa Rica, encontrou maior concentração de indivíduos no dossel, porém, na seqüência temporal das amostragens (DeVries *et al.* 2011), este padrão se inverteu, passando o subosque a possuir maior abundância, assim como demonstrado por Ribeiro & Freitas (2012) para as borboletas frugívoras da Amazônia brasileira. Amostragens temporalmente consistentes, equivalentes aos estudos já realizados na Costa Rica podem melhor assegurar uma comparação, mas após um ano, parece improvável que ocorra uma mudança nos padrões de abundância que obtivemos para a Mata Atlântica, visto que o dossel apresentou praticamente o dobro de borboletas que o subosque. Embora a variação temporal não tenha sido minuciosamente explorada em nossos resultados, observamos que na época correspondente aos meses mais frios, o número de indivíduos coletados em dossel se manteve constante, enquanto que no subosque houve uma redução do número de borboletas capturadas. A maior abundância no dossel nestas épocas pode ser explicada pela maior incidência de luz solar neste estrato, o que facilita o processo de termorregulação das borboletas. Consequentemente, nos meses mais frios os indivíduos capturados em dossel estão em atividade intensa, enquanto que as borboletas no subosque ficam inertes por mais tempo. Ainda assim, destacamos a necessidade de estudos futuros com variação temporal da comunidade associada ao gradiente vertical para que estes padrões sejam corroborados.

#### *Estratificação vertical e padrões de composição*

De forma consistente foi registrada uma clara diferenciação na composição da comunidade no gradiente vertical. Satyrinae é uma subfamília usualmente associada ao subosque (Devries 1987, Brown 1992). Porém algumas espécies da tribo Satyrini, tais como *Eteona tisiphone* (Boisduval, 1836), *Forsterinaria necys* (Godart, [1824]), *Carminda paeon* (Godart, [1824]) e *Praepedaliodes phanias* (Hewitson, 1862),

ocorreram principalmente em dossel (Tabela 2). Conforme um padrão já observado para demais florestas tropicais, Morphini e Brassolini foram registradas com maior frequência no subosque, enquanto Charaxinae foi predominante em dossel (DeVries 1988, Schulze *et al.* 2001).

Os recursos dos imaturos de borboletas podem ser fatores importantes na especialização por algum dos estratos verticais. A maioria das espécies de Satyrini utiliza principalmente gramíneas como plantas hospedeiras, e muito se associa este fato com sua ocorrência próxima a áreas abertas, bordas de mata, e aos estratos mais baixos das florestas. Porém na Serra do Japi existem registros de lagartas destas borboletas alimentando-se de bambus (Brown 1992), sendo possível então que estas borboletas estejam voando mais alto em áreas com a presença destas plantas. Por outro lado, as borboletas capturadas foram atraídas por iscas alimentares, o que nos permite apenas fazer inferências relacionadas ao comportamento de forrageio do indivíduo adulto. Uma alternativa mais provável neste caso é a utilização de algum recurso específico localizado nos estratos mais altos por parte destas espécies. Cerca de 70% das espécies de plantas frutíferas que ocorrem no dossel na Serra do Japi possuem dispersão zoocórica (Morellato & Leitão-Filho 1992). Normalmente seria esperado que tais recursos como frutas fermentadas fossem encontrados próximos ao solo, entretanto não é improvável pensar que as borboletas obtenham os nutrientes de frutos atacados por parasitas ou animais dispersores. Outra possibilidade é que espécies epifíticas, abundantes na Mata Atlântica, possam servir de “guarda chuvas” naturais para pequenos frutos, retendo parte destes recursos no dossel.

As borboletas da tribo Morphini são grandes e possuem um voo suave e não tão veloz, além disso, suas cores são vistosas, como o azul iridescente presente na face dorsal das asas do gênero *Morpho*. Chai *et al.* (1990) estudaram o tamanho corporal e o

tipo de voo em borboletas de florestas tropicais, e concluíram que possuir um tórax maior, é um indício de músculos mais desenvolvidos, logo o voo é mais veloz e vigoroso. A presença de aves predadoras e maior exposição ao vento no dossel podem ser fatores que selecionaram espécies de asas mais resistentes e propícias para vôos rápidos, enquanto que as borboletas com maior capacidade de contornar obstáculos sejam mais comuns dentro da mata, nos estratos mais baixos (Schulze *et al.* 2001).

Luminosidade é um fator importante para determinar a distribuição vertical de animais em ambientes florestais (Allee *et al.* 1969). A tribo Brassolini é composta em geral por espécies de hábitos crepusculares (Brown 1992), o que poderia explicar sua alta concentração no subosque, onde há menor penetração da luz. Além disso, em amostras de dossel, algumas das espécies consideradas exclusivas deste estrato em nosso estudo, são muitas vezes capturadas com redes entomológicas em trilhas e beiras de estrada. É possível que durante o voo estas borboletas ao se depararem com manchas de mata desviem seu curso em direção ao dossel, evitando assim as áreas sombreadas de subosque. Dessa forma, estas espécies não necessariamente forrageiam exclusivamente no estrato superior, mas em virtude do dossel ser mais baixo, contornam este obstáculo com mais facilidade. Essa tendência já havia sido relatada em DeVries (1988), e se assemelha a condição encontrada para a Floresta Atlântica. Estes fatores, associados às estratégias de defesa específicas, tais como evitar a exposição a locais abertos, ou a luminosidade que expõe a refletividade de cores chamativas podem ser fatores importantes na determinação do local onde uma determinada espécie forrageia.

Este estudo trouxe resultados inéditos sobre o efeito do gradiente vertical de florestas na comunidade de borboletas frugívoras da Floresta Atlântica. Apesar do porte das florestas deste bioma ser inferior quando comparado às demais florestas tropicais onde este efeito foi estudado, confirmaram-se as diferenças na composição da

comunidade ao longo do gradiente vertical. Embora esteja descrito um padrão comum para esta guilda em ambientes tropicais, não sabemos ao certo os fatores responsáveis por esta distribuição. O dossel da Floresta Atlântica apresentou maior riqueza e abundância que o estrato inferior, entretanto, a equabilidade foi maior em subosque, diferente do padrão obtido na Amazônia. A presença de uma força seletiva no dossel da Floresta Atlântica, como a pressão de predação, pode ser um fator determinante da diferença destes parâmetros entre estratos, sobretudo em ambientes onde a variação dos fatores abióticos no gradiente vertical não parece tão conspícua. Ressaltamos a importância de amostragens abrangendo o dossel, que de acordo com as publicações prévias, detêm uma parcela significativa da diversidade, e principalmente da composição de espécies, evidenciando faunas diferentes entre os estratos. Os resultados obtidos no presente estudo reforçam esta idéia, e incluem a Mata Atlântica neste padrão antes descrito somente para florestas tropicais de grande porte na região Neotropical.

## **Referências**

- Allee, W.C., Park, O., Emerson, A.E., Park, T., & K.P. Schimdt. 1969. Principles of animal ecology. W.B. Saunders Company, p. 478-495.
- Ayres, M., M. Ayres Jr., D.L. Ayres & A.A. Santos. 2003. BioEstat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, Brasília, CNPq, 290p.
- Barlow, J., Overal, W. L., Araujo, I. S., Gardner, T. A. & C. A. Peres. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit- feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *J. Appl. Ecol.* 44: 1001- 1012.

- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E. & R.L. Kitching. 2003. *Arthropods of Tropical Forests. Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press, 474 pp.
- Basset, Y., Corbara, B., Barrios, H., Cuénoud, P., Leponce, M., Aberlenc, H.P., Bail, J., Bito, D., Bridle, J. R., Castaño-Meneses, G., Cizek, L., Cornejo, A., Curletti, G., Delabie, J. H. C., Dejean, A., Didham, R. K., Dufrêne, M., Fagan, L. L., Floren, A., Frame, D. M., Hallé, F., Hardy, O. J., Hernandez, A., Kitching, R. L., Lewinsohn, T. M., Lewis, O. T., Manumbor, M., Medianero, E., Missa, O., Mitchell, A. W., Mogia, M., Novotny, V., Odegaard, F., Oliveira, E. G., Orivel, J., Ozanne, C. M. P., Pascal, O., Pinzón, S., Rapp, M., Ribeiro, S. P., Roisin, Y., Roslin, T., Roubik, D. W., Samaniego, M., Schmidl, J., Sorensen, L. L., Tishechkin, A., Van Osselaer, C. & N. N. Winchester. 2007. IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Entomologie* 77: 39-69.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa O., Novotny, V., Odegaard F., Roslin, T., Schimdl, J., Tischechkin, A. K., Winchester, N. N., Roubik D. W., Aberlenc, H. P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J. R., Castaño-Meneses, G., Corbara, B., Curletti, G., Rochas, W. D., Bakker, D. D., Delabie, J. H. C., Dejean, A., Fagan, L. L., Floren A., Kitching, R. L., Medianero E., Miller, S. E., Oliveira, E. G., Orivel J., Pollet, M., Rapp, M., Ribeiro, S. P., Roisin Y., Schmidt, J. B., Sorensen, L. & M., Leponce. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 238: 1481.
- Beccaloni, G. W. 1997. Vertical stratification of ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationships between adult flight height and larval host-plant height. *Biol. Jour. Linnean Soc.* 62:313-341.

- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17: 115-126.
- Brehm, G. 2007. Contrasting patterns of vertical stratification in two moth families in a Costa Rican lowland rain forest. *Basic Appl. Ecol.* 8: 44-54.
- Brown Jr., K. S. 1972. Maximizing daily butterfly counts. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 26: 183–196.
- Brown Jr., K. S. 1991. *Conservation of Neotropical environments: insects as indicators*. In N.M. Collins & J.A. Thomas (eds.), *The conservation of insects and their habitats*. Royal Entomological Society Symposium XV, pp. 349–404. Academic Press, London.
- Brown Jr., K. S. 1992. *Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal*. In (L.P.C. Morellato org.), *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*, Editora da Unicamp, Campinas, p. 142- 187.
- Brown Jr., K. S. & A. V. L. Freitas. 2000. Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32: 934–956.
- Chai, P. & R. B. Srygley. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain forest butterflies. *Am. Nat.* 135: 748–765.
- Charles, E. & Y. Basset. 2005. Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *J. Trop. Ecol.* 21: 329-336.
- Colwell, R. K. 2006. *Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. University of Connecticut. <http://viceroy.eeb.ucon.edu/estimates>. Acessado em Janeiro 2013.

- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 345:101-118.
- DeVries, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history, Volume1: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. New Jersey: Princeton University Press.
- DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican forest. *J. Res. Lepidoptera* 26(1-4): 98- 108.
- DeVries, P. J. & T. R. Walla. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 74: 1-15.
- DeVries P. J., Murray, D. & R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruitfeeding nymphalid butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 342-364.
- DeVries, P. J., Alexander, L. G., Chacon, I. A. & J. A. Fordyce. 2011. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *J. Anim. Ecol.*, 81: 472- 482.
- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & A.J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol. Evol.* 11: 255–260.
- Enders, F. 1974. Vertical stratification in Orb-Web Spiders (Araneidae, Araneae) and a consideration of other methods of coexistence. *Ecology* 55(2): 317-328.
- Fermon, H., Waltert, M., Vane-Wright, R. I. & M. Mühlenberg. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biod. Conserv.* 14: 333-350.

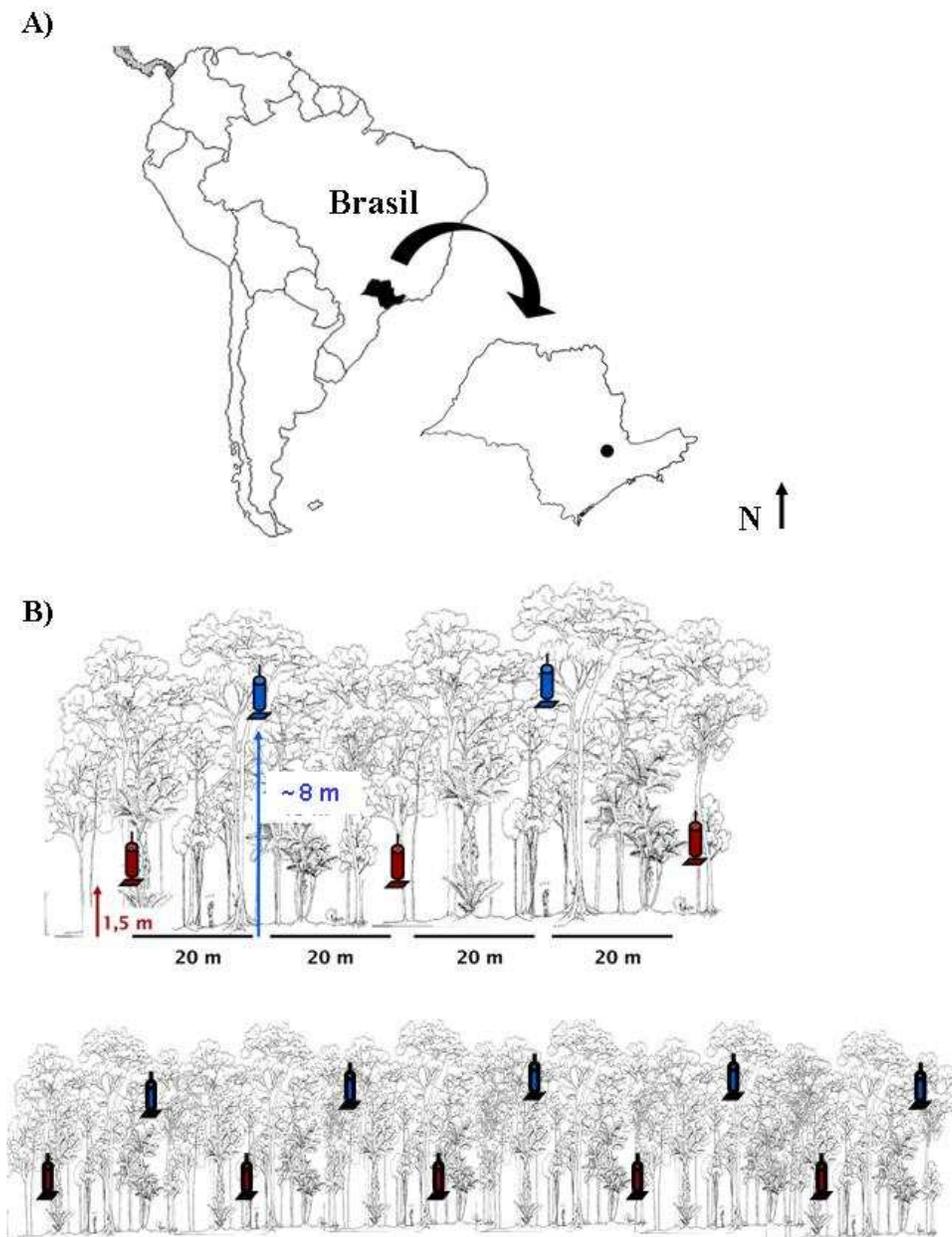
- Freitas, A. V. L., Leal, I.R., Uehara-Prado, M. & L. Ianuzzi. 2006. *Insetos como indicadores de conservação da paisagem*. In Rocha, C. F. D., Bergallo, H. G., Van Sluys, M. & M. A. S. Alves (eds.), *Biologia da Conservação: Essências*. São Carlos: RiMa Editora, p. 357- 384.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hammer, Ø, Harper D. A. T. & P. D. Ryan. 2001. *Paleontological statistics— PAST*. Version 2.02. <http://folk.uio.no/ohammer/past>. Acessado em Janeiro 2013.
- Laurance, W. F. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biol. Conserv.* 142: 1137.
- Lewinsohn, T.M. & T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecol. Lett.* 11: 398-416.
- May, R. M.. 2010. Tropical arthropod species, more or less? *Science* 329, 41.
- McKey, D. 1991. *Interactions between ants and plants: comparison of canopy, understory and clearing environments*. In Halle F & Pascal O (eds.), *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale*. Paris : Longman, p. 66–73.
- Molleman, F., Arjan, K., Brakefield, P. M., Devries, P. J. & B. J. Zwaan. 2006. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiv. Conserv.* 15: 107-121.
- Morellato, L. P., 1992. *Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais da Serra do Japi*. In *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (L.P.C. Morellato org.), Editora da Unicamp, Campinas.

- Morellato, L. P. C. & H. F. Leitao-Filho. 1992. *Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi*. In História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, p. 112-140.
- Morellato, L. P. & C. F. B. Haddad. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4b): 786- 792.
- Morellato, L. P., Rodrigues, R. R., Leitão-Filho, H. F. & C. A. Joly. 1989. Estudo comparativo de fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Brasil. Bot.* 12:85-98.
- Morris, R.J., Lewis, O.T. & H.C.J. Godfray. 2004. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature* 428: 310–313.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853- 858.
- Neves, F. S., Sperber, C. F., Campos, R. I., Soares, J. P. & S. P. Ribeiro. 2013. Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev. Biol. Trop.* 61(1): 125 – 137.
- Parker, G. G. & M. J. Brown. 2000. Forest canopy stratification - Is it useful? *Am. Nat.* 155: 473-484.
- Pinto, H. S. 1992. *Clima da Serra do Japi*. In História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de um área florestal no sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato org), Editora da Unicamp, Campinas, p. 30-38.
- Ribeiro, D. B. & A. V. L. Freitas. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J. Insect Conserv.* 16: 733-744.

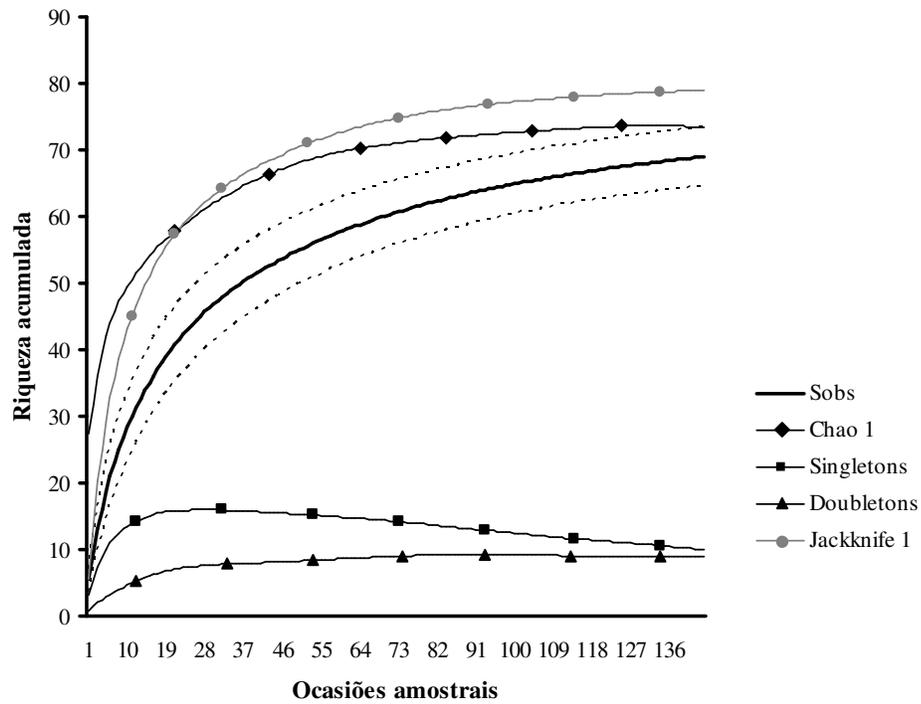
- Ribeiro, D. B., Prado, P. I., Brown Jr., K. S. & A. V. L. Freitas. 2008. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmental landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity Distrib.* 14: 961- 968.
- Ribeiro, D. B., Batista R., Prado P. I., Brown Jr., K. S., A. V. L. Freitas. 2012. The importance of small scales to the fruit-feeding butterflies assemblages in a fragmented landscape. *Biodivers. Conserv* 21(3): 811 – 827.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & M. M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1141- 1153.
- Ribeiro, S. P., Espírito Santo, N. B., Delabie J. H. C. & J. D. Majer. 2013. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecological News* 18: 113 – 120.
- Roisin, Y., Dejean, A., Corbara, B., Orivel, J., Samaniego, M. & M. Leponce. 2006. Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. *Oecologia* 149: 301-311.
- Santoro, E. & D. L. Machado, Jr. 1992. *Elementos geológicos da Serra do Japi*. In História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato org). Editora da Unicamp, Campinas, p. 24-29.
- Smith, A. P. Stratification of temperature and tropical forests. 1973. *Am. Nat.* 107: 671- 683.
- Schülze, C.H., Linsenmair, K.E. & K. Fiedler. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecol.* 153: 133–152.

- Tabarelli, M., Pinto, L. P., Silva, J. M. C., Hirota, M. & L. Bedê. 2005. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Conserv. Biol.* 19(3): 695- 700.
- Tóthmérész, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *J. Veg. Sci.* 6(2): 283- 290.
- Tregidgo, D. J., Qie, L., Barlow, J., Sodhi, N. S. & S. L. Lim. 2010. Vertical stratification responses of an arboreal dung beetle species to tropical forest fragmentation in Malaysia. *Biotropica* 42(5): 521-525.
- Uehara-Prado, M., Brown Jr., K. S. & A. V. L. Freitas. 2007. 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.* 16: 43- 54.
- Vasconcelos, H. L. & J. M. S. Vilhena. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. *Biotropica* 38(1): 100-106.
- Vieira, E. M. & E. L. A. Monteiro-Filho. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 19: 501-507.
- Wahlberg, N., Leneveu, J., Kodandaramaiah, U., Peña, C., Nylin, S., Freitas, A.V.L. & A.V.Z. Brower. 2009. Nymphalidae butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proc. R. Soc. B.* 276: 4295-4302.
- Walther, B. A. 2002. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds. *J. Ornithol.* 143: 64- 81.

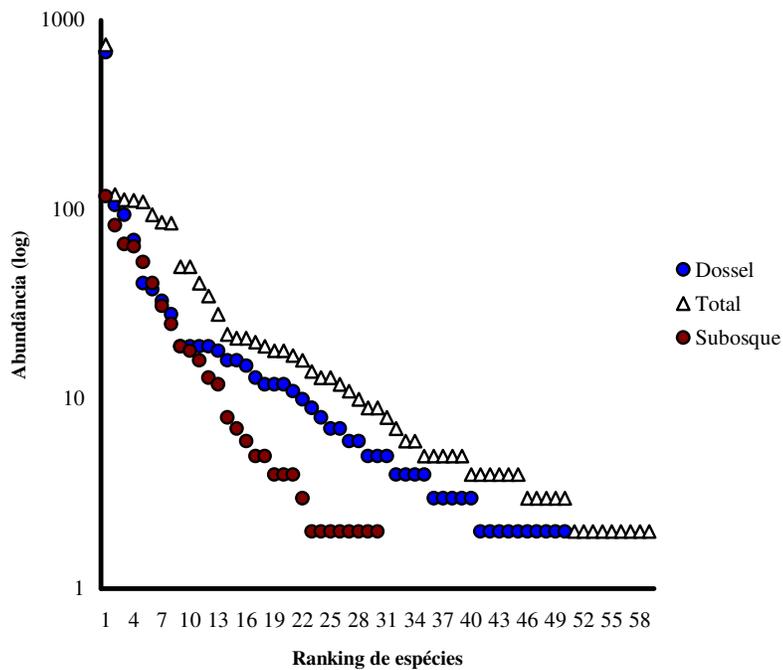
## Figuras e tabelas



**Figura 1.** A) Mapa com a localização do Brasil na América do Sul, destacado em preto, o estado de São Paulo, o estado de São Paulo. No círculo preto em São Paulo, a Serra do Japi em Jundiaí. B) Esquema indicando as distâncias entre armadilhas e entre estratos onde estas foram posicionadas. Em escala maior, a representação de uma transecção com as dez armadilhas.



**Figura 2.** Curva de suficiência amostral (Sobs = número de espécies observadas), Singletons e Doubletons, e estimadores analíticos de riqueza para as borboletas frugívoras amostradas na Serra do Japi. Linhas pontilhadas são referentes aos intervalos de confiança ( $\pm 95\%$ ) da curva do coletor.

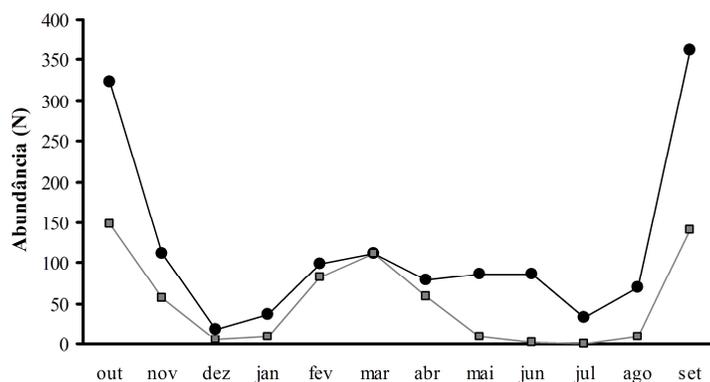


**Figura 3.** Distribuição de abundância entre os estratos e total da comunidade das borboletas frugívoras amostradas na Serra do Japi.

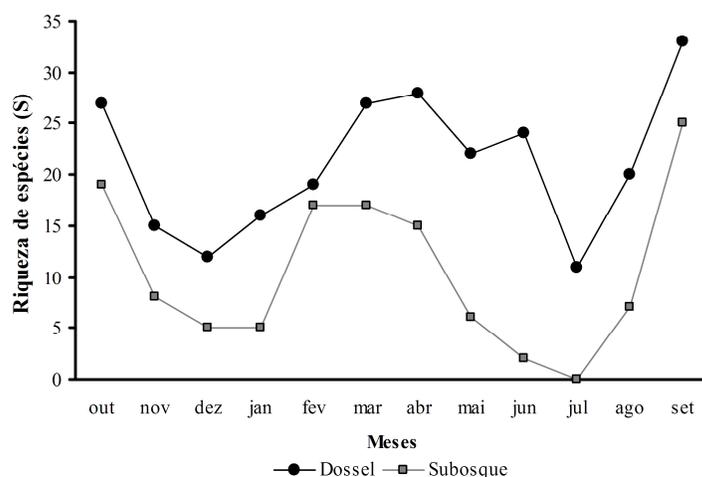
**Tabela 1.** ANOVA de medidas repetidas testando a distribuição da abundância entre transecções, estratos, estrato aninhado em transecções, e tempo (em meses). Em negrito, os resíduos obtidos e os valores significativos. SQ= soma dos quadrados; GL= graus de liberdade; QM= quadrado médio; F= razão F; p= valor p.

Fonte	SQ	GL	QM	F	p
Transecção	1851,444	5	370,289	20,88	<b>&lt;0,001</b>
Estrato(Transecção)	388,378	5	77,676	4,38	<b>0,002</b>
Estrato	853,689	1	853,689	48,15	<b>&lt;0,001</b>
Resíduos	<b>851,067</b>	<b>48</b>	17,731		
Tempo	4699,811	11	427,256	46,6007	<b>&lt;0,001</b>
Tempo*Transecção	1373,922	55	24,980	2,7246	<b>&lt;0,001</b>
Tempo*Estrato(Transecção)	593,522	55	10,791	1,1770	0,188
Tempo*Estrato	853,811	11	77,619	8,4659	<b>&lt;0,001</b>
Resíduos	<b>4840,933</b>	<b>528</b>	9,168		

a)



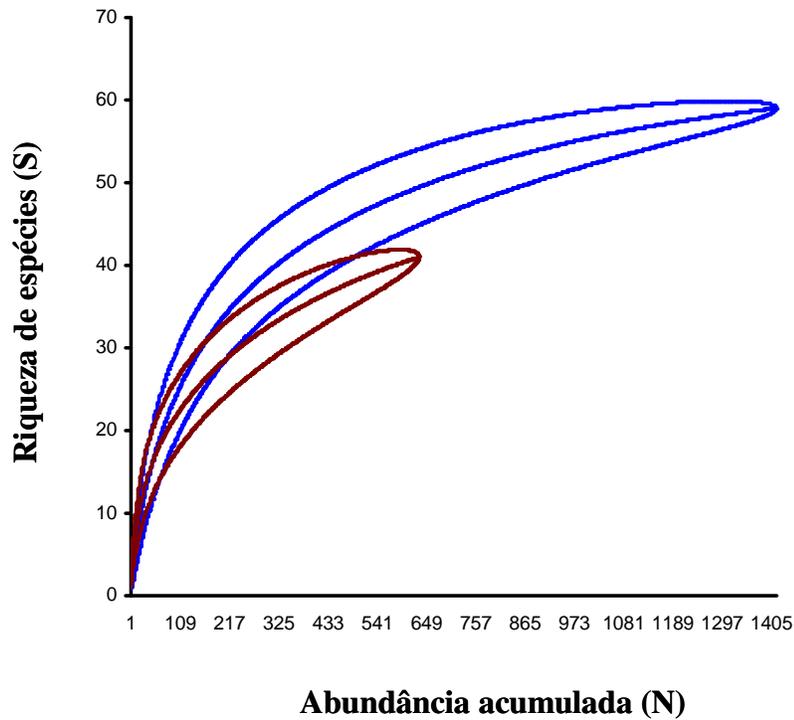
b)



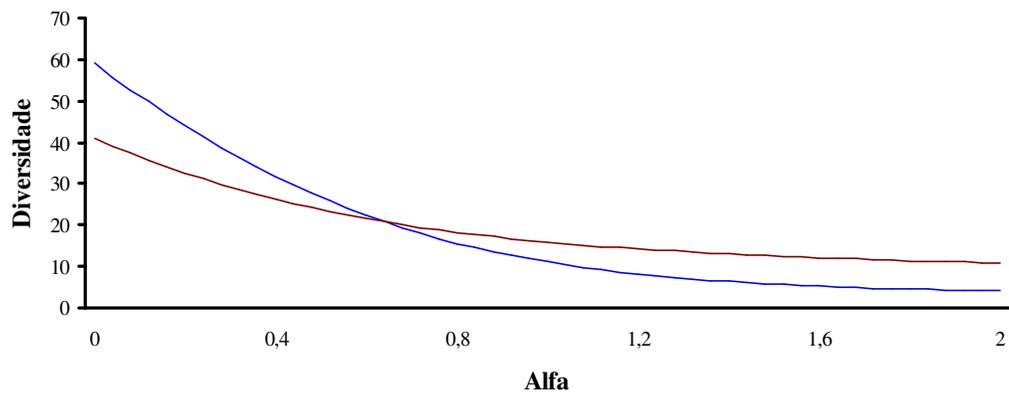
**Figura 4.** a) Variação temporal do número de indivíduos ao longo do ano amostrado. b) Variação temporal da riqueza ao longo do ano amostrado.

**Tabela 2.** Teste binomial em nível de subfamília, tribo e espécie com a abundância das borboletas frugívoras. Em nível de espécie, foram utilizadas as borboletas com mais de 10 indivíduos na amostra. A análise testou a hipótese de que a espécie ocorre de forma homogênea, sem predominância em algum dos estratos. Valores de p significativos em negrito.

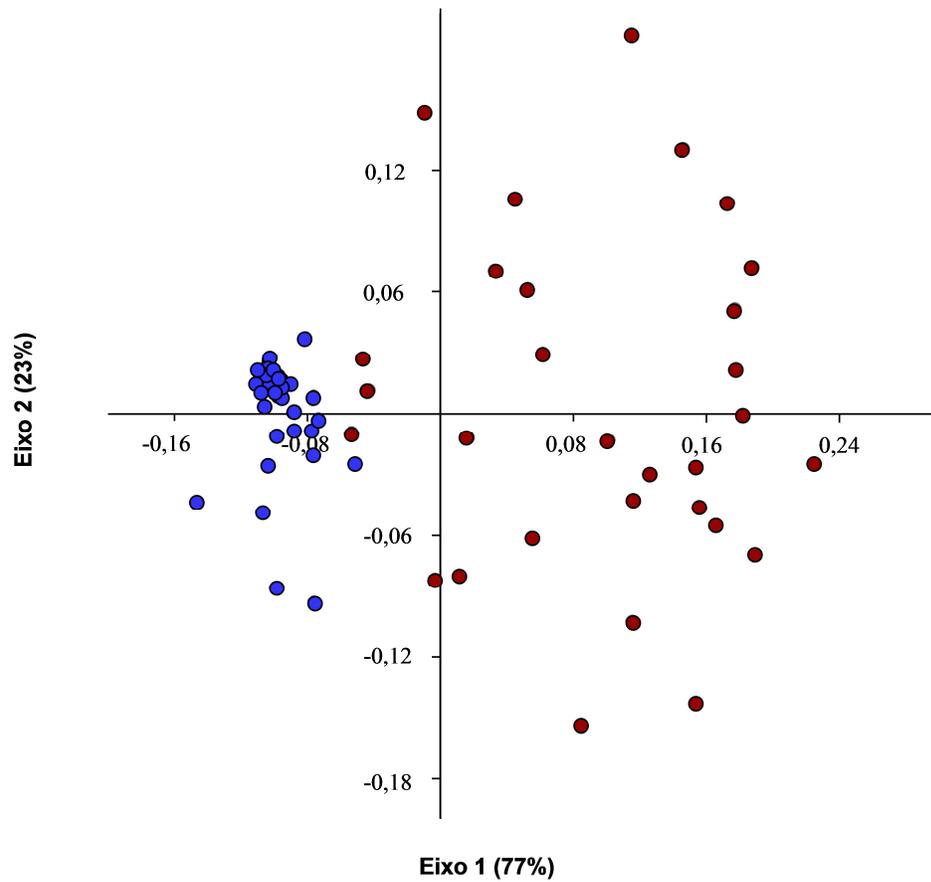
Subfamília/Tribo/Espécie	Abundância		p
	Dossel	Subosque	
<b>Satyrinae</b>	271	349	<b>0,001</b>
<b>Brassolini</b>	20	133	<b>&lt;0,001</b>
<i>Caligo arisbe</i>	3	25	<b>&lt;0,001</b>
<i>Ooptera syme</i>	2	83	<b>&lt;0,001</b>
<b>Morphini</b>	2	119	<b>&lt;0,001</b>
<i>Morpho helenor</i>	2	118	<b>&lt;0,001</b>
<b>Satyrini</b>	249	97	<b>&lt;0,001</b>
<i>Carminda paeon</i>	13	0	-
<i>Eteona tisiphone</i>	106	7	<b>&lt;0,001</b>
<i>Forsterinaria necys</i>	38	12	<b>&lt;0,001</b>
<i>Forsterinaria quantius</i>	19	31	0,08
<i>Godartiana muscosa</i>	1	16	<b>&lt;0,001</b>
<i>Guaianaza pronophila</i>	16	19	0,611
<i>Yphtimoides borasta</i>	19	1	<b>&lt;0,001</b>
<i>Praepedaliodes phanias</i>	16	2	<b>0,001</b>
<b>Nymphalinae</b>	71	41	<b>0,004</b>
<i>Smyrna blomfieldia</i>	69	41	<b>0,007</b>
<b>Charaxinae</b>	883	168	<b>&lt;0,001</b>
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	28	66	<b>&lt;0,001</b>
<i>Archaeoprepona demphoon</i>	8	2	0,1
<i>Fountainea ryphea</i>	94	18	<b>&lt;0,001</b>
<i>Memphis appias</i>	677	64	<b>&lt;0,001</b>
<i>Memphis arginussa</i>	19	2	<b>&lt;0,001</b>
<i>Memphis moruus</i>	12	2	<b>0,007</b>
<i>Memphis otrere</i>	15	6	0,07
<i>Zaretis strigosus</i>	12	4	0,07
<b>Biblidinae</b>	191	74	<b>&lt;0,001</b>
<i>Diaethria candrena</i>	41	0	-
<i>Diaethria clymena</i>	11	0	-
<i>Epiphile hubneri</i>	10	2	0,03
<i>Epiphile orea</i>	18	4	<b>0,004</b>
<i>Hamadryas epinome</i>	33	53	0,03
<i>Myscelia orsis</i>	5	13	0,06
<i>Paulogramma pyracmon</i>	12	1	<b>0,003</b>
<i>Temenis laothoe</i>	19	0	-



**Figura 5.** Curvas de rarefação e seus respectivos intervalos de confiança ( $\pm 95\%$ ) para a comunidade de borboletas frugívoras da Serra do Japi, comparando a riqueza rarefeita entre os diferentes estratos, dossel (azul) e subosque (vermelho).



**Figura 6.** Entropia de Renyi calculada através dos dados de riqueza e abundância da comunidade de borboletas frugívoras de cada estrato vertical na Serra do Japi. Linha azul= Dossel; vermelha= Subosque.



**Figura 7.** Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) da comunidade de borboletas frugívoras da Serra do Japi. Cada ponto representa uma armadilha (Unidades amostrais). **Pontos azuis= UA's de dossel; vermelhos= UA's de subosque.**

**Apêndice I.** Lista das espécies de borboletas frugívoras registradas na Serra do Japi. Nomes em negrito são relativos à subfamílias e tribos. Os dados mostram os registros por cada estrato onde foi obtido o registro. S= riqueza; SB= Subosque; D=Dossel.

Subfamília/Tribo/Espécie	Total	
	SB	D
<b>Satyrinae (S=33)</b>		
<b>Brassolini</b>		
<i>Blepolenis batea</i> (Hübner, [1821])	0	3
<i>Caligo arisbe</i> Hübner, [1822]	25	3
<i>Caligo beltrao</i> (Illiger, 1801)	5	0
<i>Caligo brasiliensis</i> (C.Felders, 1862)	5	0
<i>Dasyophthalma creusa</i> (Hübner, [1821])	4	0
<i>Dasyophthalma rusina</i> (Godart, [1824])	1	0
<i>Eryphanis reevesii</i> (Doubleday, [1849])	8	1
<i>Narope cyllastros</i> Doubleday, [1849]	1	2
<i>Opoptera syme</i> (Hübner, [1821])	83	2
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, 1808)	1	7
<i>Opsiphanes quiteria</i> (Stoll, 1870)	0	2
<b>Morphini</b>		
<i>Morpho helenor</i> (Crammer, 1776)	118	2
<i>Morpho portis</i> (Hübner, [1821])	1	0
<b>Satyrini</b>		
<i>Capronnieria galesus</i> (Godart, [1824])	3	1
<i>Carminda paeon</i> (Godart, [1824])	0	13
<i>Eteona tisiphone</i> (Boisduval, 1836)	7	106
<i>Euptychia ernestina</i> Weymer, 1911	0	6
<i>Euptychoides castrensis</i> (Schaus, 1902)	1	1
<i>Forsterinaria necys</i> (Godart, [1824])	12	38
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])	31	19
<i>Godartiana muscosa</i> (Butler, 1870)	16	1
<i>Guaianaza pronophila</i> (Butler, 1867)	19	16
<i>Hermeuptychia gisella</i> (Hayward, 1957)	0	1
<i>Hermeuptychia atalanta</i> (Butler, 1867)	0	2
<i>Moneuptychia griseldis</i> (Weymer, 1911)	0	1
<i>Moneuptychia soter</i> (Butler, 1877)	0	4
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)	2	0
<i>Pharneuptychia phares</i> (Godart, [1824])	1	0
<i>Praepedaliodes phanias</i> (Hewitson, 1862)	2	16
<i>Splendeuptychia doxes</i> (Godart, [1824])	0	5
<i>Taygetis ypthima</i> Hübner, [1821]	1	0
<i>Yphtimoides angularis</i> (Butler, 1867)	1	0
<i>Yphtimoides borasta</i> (Schaus, 1902)	1	19

**Charaxinae(S=15)****Anaeini**

<i>Consul fabius</i> (Crammer, 1776)	0	3
<i>Fountainea ryphea</i> (Crammer, 1775)	18	94
<i>Hypna clytemnestra</i> (Crammer, 1777)	2	0
<i>Memphis acidalia</i> (Hübner, [1819])	0	7
<i>Memphis appias</i> (Hübner, [1825])	64	677
<i>Memphis arginussa</i> (Geyer, 1832)	2	19
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	2	12
<i>Memphis otrere</i> (Hübner,[1825])	6	15
<i>Memphis philumena</i> (Doubleday, [1849])	0	1
<i>Zaretis strigosus</i> (Gmelin, 1790)	4	12

**Preponini**

<i>Archaeoprepona chalciope</i> (Hübner, [1823])	66	28
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	2	3
<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])	2	8
<i>Prepona laertes</i> (Hübner, [1811])	0	2
<i>Prepona pylene</i> Hewitson, [1854]	0	2

**Biblidinae(S=19)****Ageroniini**

<i>Ectima thecla</i> (Fabricius, 1796)	0	4
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	1	2
<i>Hamadryas epinome</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	53	33
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	0	1
<i>Hamadryas fornax</i> (Hübner,[1823])	0	3

**Biblidini**

<i>Biblis hyperia</i> (Crammer, 1779)	0	6
---------------------------------------	---	---

**Callicorini**

<i>Callicore hydaspes</i> (Drury, 1782)	0	5
<i>Diaethria candrena</i> (Godart, [1824])	0	41
<i>Diaethria clymena</i> (Crammer, 1775)	0	11
<i>Haematera pyrame</i> Hübner, [1819]	0	1
<i>Paulogramma pyracmon</i> (Godart, [1824])	1	12

**Epicaliini**

<i>Catonephele numilia</i> (Crammer, 1775)	0	9
<i>Catonephele sabrina</i> (Hewitson, 1852)	0	4
<i>Cybdelis phaesyala</i> (Hübner, [1831])	0	4
<i>Eunica tatila bellaria</i> Fruhstorfer, 1908	0	2
<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)	13	5

**Epihilini**

<i>Epiphile hubneri</i> Hewitson, 1861	2	10
<i>Epiphile orea</i> (Hübner, [1823])	4	18
<i>Temenis laothoe meridionalis</i> Ebert, 1965	0	19

**Nymphalinae(S=2)**

**Coeini**

*Historis odius* (Fabricius, 1775) 0 2

**Nymphalini**

*Smyrna blomfieldia* (Fabricius, 1781) 41 69

---

**Total** 632 1415

## **Capítulo 2**

### **Padrões de estruturação filogenética da comunidade de borboletas frugívoras no dossel e subosque de uma Floresta Atlântica**

## **Introdução**

Uma das vertentes dos estudos em ecologia de comunidades tem focado nas causas imediatas ou definitivas da estrutura de comunidades. Com a finalidade de responder a estas questões, as análises de gradiente tentam estabelecer padrões de distribuição das espécies em função da variação gradual de algum fator ou variável ambiental (Whittaker 1962; Leibold *et al.* 2004). Mesmo sendo elucidativa, essa abordagem por si só não é suficiente para entender os mecanismos que determinam os padrões já que a organização da comunidade é baseada em processos ecológicos do presente, passado e processos evolutivos contínuos (Ackerly 2003; McPeck & Miller 1996). O avanço dos métodos e o aumento da informação filogenética disponível têm incentivado a inclusão da filogenia nos estudos de comunidades, estimulando ecólogos a considerar os contextos históricos e geográficos dos sistemas ecológicos (Ricklefs 2006; Webb *et al.* 2002).

Os atributos fenotípicos de uma espécie pertencente a uma determinada comunidade são resultado da sua história evolutiva e da resposta desta ao ambiente presente (Pillar & Duarte 2010). Em geral, é esperado que espécies mais relacionadas filogeneticamente apresentem atributos mais semelhantes entre si do que aquelas menos relacionadas (Blomberg & Garland 2002; Duarte 2011). A manutenção de atributos ancestrais em alguns clados e o aparecimento de novidades evolutivas em outros, determinariam os habitats que poderiam ser ocupados por cada um destes (Donoghue 2008; Duarte 2011). Em uma escala local, podemos observar apenas as interações em nível de indivíduo que levam a filtragem dentro do habitat, ou competição exclusiva. Se uma comunidade possuir uma distribuição filogenética agregada em um habitat, existe uma atração fenotípica entre estas espécies, caracterizando assim o conservatismo de nicho determinado por um filtro ambiental. No caso da distribuição filogenética dos

clados ser dispersa no habitat, há uma tendência de repulsão filogenética causada pela competição exclusiva de espécies similares (Webb *et al.* 2002). Dessa forma, espécies que apresentam tendências ao conservadorismo filogenético de atributos fenotípicos (sinal filogenético) seriam selecionadas por um filtro ambiental, gerando um padrão de agrupamento filogenético (Cavender-Bares *et al.* 2006; Webb *et al.* 2002).

A guilda de borboletas frugívoras, que obtém os nutrientes de frutos fermentados, matéria orgânica em decomposição, seiva fermentada de plantas e excremento de mamíferos (DeVries 1987) pertence à família Nymphalidae, nas subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e alguns grupos de Nymphalinae (*sensu* Wahlberg *et al.* 2009). Borboletas frugívoras já foram utilizadas em estudos de gradientes verticais em florestas tropicais (DeVries *et al.* 2011; Molleman *et al.* 2006; Ribeiro & Freitas 2012). Conforme tem sido demonstrado até então, estas borboletas ocupam este gradiente de forma estratificada, com espécies mais associadas a algum estrato vertical (DeVries *et al.* 1997, 2011; Fermon *et al.* 2005; Ribeiro & Freitas 2012; Schulze *et al.* 2001). Segundo os autores, esta estratificação pode ser desencadeada pela variação das condições abióticas, da pressão de predação, e da distribuição de plantas hospedeiras entre os diferentes estratos verticais. Schulze *et al.* (2001) incluíram a questão das restrições filogenéticas como uma possível explicação da diferenciação na composição da fauna no gradiente vertical. Entretanto, os atributos das espécies de borboletas frugívoras e a relação destes com a estruturação filogenética deste grupo no gradiente vertical ainda não foram testados.

Uma vez que um atributo morfológico ou característica, como por exemplo, o tamanho da borboleta ou sua relação com a planta hospedeira sejam conservados dentro de cada clado devido à adaptação promovida pelas forças de seleção, estas irão afetar o padrão de distribuição destas espécies (Schulze *et al.* 2001). Características

morfológicas relacionadas ao voo são importantes para determinar as estratégias das espécies para evitar a predação. DeVries (1988) observou que as borboletas frugívoras que ocorrem predominantemente no dossel possuem tamanho de asa menor do que as que ocorrem no subosque. Segundo Chai (1990), borboletas que possuem tórax mais robusto são capazes de atingir maiores velocidades durante o voo. Além disso, são capazes de evitar ataques de aves predadoras com mais eficiência (Srygley & Dudley 1993). Em contrapartida, borboletas de corpo mais delgado, voam mais suavemente e possuem maior capacidade de manobra. Estes atributos podem estar sendo selecionados em um gradiente vertical, visto que no dossel a pressão de predação por aves insetívoras é aparentemente maior, exigindo um voo mais rápido (Schulze *et al.* 2001).

Recentemente descobriu-se que os padrões de estratificação vertical das borboletas frugívoras também se manifestam em florestas tropicais de dosséis mais baixos como a Floresta Atlântica, exibindo inclusive padrões de distribuição diferenciada em nível de subfamília e tribo (Santos *et al. in prep.*). Diversos fatores poderiam explicar esse padrão de estratificação, incluindo o componente filogenético. Assumindo como premissa que alguns atributos dentro destas subfamílias ou tribos sejam conservados filogeneticamente e que estes possam estar sendo influenciados pelas forças seletivas provindas de um filtro ambiental, esperaríamos que a distribuição dos clados não fosse aleatória. Ou seja, o gradiente vertical estaria atuando com um filtro ambiental, e assim as espécies de borboletas mais semelhantes entre si seriam encontradas filogeneticamente agrupadas ao longo do gradiente.

No presente estudo investigamos a estrutura filogenética da comunidade de borboletas frugívoras visando compreender como os clados estão distribuídos ao longo de um gradiente vertical em uma região de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. Visto que o tamanho das borboletas frugívoras está relacionado com a capacidade de

voo e parece ser selecionado neste gradiente, testamos se o atributo “tamanho de asa” realmente difere entre os estratos verticais, e se esta diferença de tamanho se dá meramente pela variação da estrutura filogenética ou é independente da filogenia. Esperamos encontrar uma estrutura filogenética agrupada das espécies nos estratos verticais, e que o tamanho de asa das borboletas difira neste gradiente, acompanhando a composição filogenética da comunidade.

## **Material e métodos**

### *Área de estudo*

O trabalho foi realizado na Reserva Biológica da Serra do Japi, no município de Jundiaí, estado de São Paulo, no sudeste do Brasil. A maior parte de sua área é coberta por Floresta Estacional Semidecidual caracteristicamente sazonal, com um período frio e seco de abril a setembro e um período quente e chuvoso de outubro a março (Morellato *et al.* 1989). As altitudes na Serra do Japi variam entre 700 a 1200 metros acima do nível do mar (Santoro & Machado Jr. 1992), a pluviosidade anual está em torno de 1500 mm e a temperatura média anual é de 19°C (Pinto 1992).

### *Amostragem*

Borboletas frugívoras podem ser facilmente capturadas com armadilhas com isca atrativa, permitindo amostrar áreas de forma simultânea e com esforço padronizado (Uehara-Prado *et al.* 2007). Mensalmente ao longo de um ano (outubro de 2011 a setembro de 2012), sessenta armadilhas com isca atrativa foram dispostas em seis transecções, sendo dez armadilhas por transecção. A altitude das transecções variou de 850 a 1000 m. As armadilhas distavam vinte metros uma das outras, e foram dispostas alternadamente entre subosque (aproximadamente a 1,5 m do solo), e dossel (a partir de 8 m). A isca utilizada foi uma mistura de bananas fermentadas com caldo de cana,

preparada com 48 horas de antecedência às ocasiões amostrais. Em cada ocasião amostral as armadilhas foram revisadas duas vezes em um intervalo de 48 horas após a colocação da isca. Para cada indivíduo de borboleta foi assinalado um dentre dois estratos; dossel ou subosque, definidos pela altura da armadilha onde este foi capturado. As borboletas coletadas nas armadilhas foram identificadas, marcadas com caneta de retroprojeter, e liberadas no mesmo local de captura. Todas as borboletas capturadas tiveram o comprimento da asa anterior medido, e esta foi adotada como medida indireta do tamanho corporal (Miller 1977). Indivíduos com danos acentuados que impedissem a medição precisa do tamanho de asa foram desconsiderados. Indivíduos de difícil reconhecimento em campo foram coletados para posterior identificação, e pelo menos quatro exemplares testemunho para cada espécie registrada, todos depositados no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas “Adão José Cardoso”.

#### *Estrutura filogenética da comunidade*

Para estabelecer as relações filogenéticas entre as espécies de borboletas frugívoras da área de estudo, montamos uma árvore filogenética com as espécies de interesse a partir do recorte de uma já construída com inferência bayesiana, considerando o comprimento dos ramos (Wahlberg *et al.* 2009; Iserhard *et al. in prep.*). Com base nas relações filogenéticas destas espécies foi obtido o cladograma utilizado em todas as análises (Figura 1). Como algumas das espécies registradas em nosso estudo não constavam na árvore original, nos detivemos a uma resolução no nível de gênero para as comparações. Através da árvore obtivemos uma matriz filogenética de distância patrística, que contém as distâncias dos comprimentos de ramos entre as espécies da comunidade. Utilizamos o software Phylocom 4.2 (Webb *et al.* 2008) para o recorte da árvore original, e o Mesquite 2.73 (Maddison & Maddison 2010) para gerar a matriz de distância filogenética.

### *Análise dos dados*

Fizemos a análise do sinal filogenético do atributo “tamanho de asa” através da estatística K. A estatística K é uma medida do sinal filogenético que compara o sinal observado de uma característica com o sinal esperado pelo modelo de movimento Browniano de evolução de características em uma filogenia, que é equivalente a um modelo de evolução por um processo aleatório de deriva genética (Blomberg *et al.* 2003, Diniz-Filho & Vieira 1998). Com isso testamos o quanto este atributo é conservado dentro dos clados. Valores de K próximos a zero correspondem a um padrão de evolução aleatória enquanto que valores maiores do que 1 indicam forte sinal filogenético.

Aplicamos uma metodologia de ponderação difusa (fuzzy-weighting) adaptada de Pillar & Duarte (2010) para associar a filogenia à estrutura da comunidade nos dois estratos verticais. Multiplicamos a matriz de similaridade filogenética entre as espécies pela matriz de composição das espécies ponderada pela abundância, para obter a matriz P. Com esta matriz, conduzimos uma análise de coordenadas principais (PCoA) com distância de Bray-Curtis para explorarmos graficamente o padrão de estruturação filogenética das comunidades de dossel e subosque. A PCoA gera scores das variáveis para dois eixos principais que melhor explicam a distribuição de nossos dados, e estes podem ser utilizados em testes estatísticos e correlações como uma nova variável univariada (Gotelli & Ellison 2004). Testamos a significância da diferença dos scores entre estratos com um teste de Wilcoxon com aplicação de uma correção de Montecarlo no valor de probabilidade.

Correlacionamos os scores do primeiro eixo principal da ordenação (PCPS 1) com os valores do índice de entropia quadrática de Rao que mede a diversidade filogenética, e índice de diversidade de Simpson para cada uma das amostras, com

objetivo de relacionar estes índices de diversidade com a estrutura da comunidade ao longo do gradiente vertical. Já para testar a significância das correlações fizemos um teste t bicaudal. Finalmente, para saber se o tamanho das borboletas difere no gradiente vertical, e se a variação neste atributo sofre influência da filogenia, realizamos uma ANCOVA, utilizando as variáveis, estrato (dossel ou subosque) e os eixos de ordenação como co-variável.

Usamos os programas PCO (Anderson 2004) para as Análises de Coordenadas Principais, SYNCOSA v. 2.5.22 (Pillar 2010) no cálculo dos índices de entropia e diversidade, PAST (Hammer *et al.* 2001) para as correlações e teste de Wilcoxon, STATISTICA 7.0 (StatSoft 2004) para a ANCOVA, e o R language 2.15.1 (R Development Core Team 2012) na estatística K.

## **Resultados**

Ao longo de um ano de amostragem, registramos 2047 indivíduos, divididos em 69 espécies, representados na árvore pelas subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e alguns grupos de Nymphalinae (Figura 1). A subfamília com maior representatividade em espécies foi Satyrinae, com 48% do total, seguida por Biblidinae (27%), Charaxinae (22%), e Nymphalinae (3%).

A estatística K apontou forte sinal filogenético ( $K = 1,239$ ;  $p < 0,001$ ), demonstrando que o “tamanho de asa” é um atributo conservado dentro dos clados.

A comunidade de borboletas frugívoras apresentou variação na estrutura filogenética entre os estratos verticais na Floresta Atlântica. As linhagens pertencentes a Charaxinae ficaram mais concentradas em dossel, enquanto as demais subfamílias estiveram mais associadas ao subosque (Figura 2). O primeiro eixo (PCPS 1) conferiu um poder de explicação da distribuição dos dados de mais de 50%, separando

nitidamente os estratos em duas comunidades filogeneticamente distintas. Já o segundo eixo apresentou uma divisão entre Biblidinae e Nymphalinae das demais, bem como alguns pontos de amostras de ambos os estratos. O resultado do teste de Wilcoxon com os escores do PCPS 1 oferecem suporte para a diferença de composição filogenética entre dossel e subosque ( $W=21$ ;  $p=0,032$ ), mas não para os escores de PCPS 2 ( $W=16$ ;  $p=0,313$ ).

A diversidade filogenética calculada pelo índice de entropia de Rao foi altamente correlacionada com os escores do PCPS 1, de modo que esta decresce em direção ao dossel, indicando que a maior diversidade filogenética está concentrada em subosque (Figura 3). A diversidade de espécies também demonstrou estar correlacionada à diversidade filogenética. Ou seja, ambos índices de diversidade apresentaram valores maiores em subosque, decaindo em direção ao estrato mais alto (Figura 4). Tanto a correlação entre os valores dos dois índices de diversidade quanto a correlação destes índices com o eixo principal de ordenação foram significativas (Figura 4).

O tamanho das asas das borboletas diferiu entre os estratos, entretanto não houve relação deste atributo com a estrutura filogenética segundo a ANCOVA, ou seja, a variação de tamanho neste gradiente não se manifesta através da filogenia, e sim, de forma funcional (Tabela 2). As borboletas de maior tamanho de asa tiveram maior frequência em subosque, sendo significativamente maiores que as capturadas em dossel (Figura 5).

## **Discussão**

O sinal filogenético registrado indicou que o tamanho é uma característica conservada dentro dos clados. O sinal filogenético do tamanho em linhagens de borboletas frugívoras já havia sido detectado em um estudo anterior associado à

sazonalidade realizado na Mata Atlântica (Ribeiro & Freitas *et al.* 2011). O presente trabalho é o primeiro a relacionar este atributo à estratificação vertical neste mesmo bioma. Alguns autores acreditam que apenas a presença de um sinal filogenético positivo em um atributo funcional é por si só, uma evidência de conservadorismo de nicho filogenético (do inglês, PNC) (Cooper *et al.* 2010; Wiens *et al.* 2010). Entretanto, ainda que o tamanho seja conservado filogeneticamente, e a distribuição dos clados no gradiente vertical seja filogeneticamente agrupada, este atributo não pode ser considerado preditor do PNC neste caso. Atributos filogeneticamente conservados tendem a ser favorecidos em comunidades nas quais um filtro ambiental leva a convergência de atributos entre espécies ao longo de um gradiente ambiental (Pillar & Duarte 2010). Sendo assim, a relação entre ambiente (E) e atributo (T) é mediada pela filogenia (P), explicada pelo modelo causal ( $E \rightarrow P \rightarrow T$ ) (Pillar & Duarte 2010). Nos resultados obtidos neste estudo, podemos perceber que E está correlacionado a P, que por sua vez se correlaciona a T. Porém no gradiente vertical, T se manifesta independentemente de P ( $E \rightarrow T$ ). Ou seja, um atributo com forte sinal filogenético não necessariamente é preditor de uma estrutura filogenética agregada, pois a variação do tamanho no gradiente vertical se dá de forma independente da filogenia (Figura 6).

Os resultados apresentados demonstraram como os filtros ambientais determinam a distribuição dos clados ao longo do gradiente vertical. As espécies de borboletas estão ocorrendo agregadas filogeneticamente nos estratos, sugerindo que os filtros filogenéticos ambientais sejam mais relevantes na determinação da estrutura da comunidade do que as interações interespecíficas como a competição exclusiva, que gera uma estrutura filogenética dispersa (Webb *et al.* 2002). Os índices de diversidade demonstraram que a diversidade filogenética diminui em direção ao dossel. No contexto de filtros ambientais, isso implica em uma forte pressão no dossel que limita a

permanência de algumas linhagens neste estrato. Dessa forma, o filtro ambiental seleciona as linhagens de Charaxinae que exercem alta dominância no dossel, ao passo que no subosque encontramos uma maior diversidade de linhagens.

Conforme mencionado anteriormente, DeVries (1988) encontrou diferenças na composição da comunidade de borboletas frugívoras entre os estratos verticais e no tamanho das asas das borboletas entre os estratos. Neste mesmo trabalho, foi sugerido que a variação na distribuição destes atributos na comunidade poderia estar associada ao parentesco taxonômico, ainda que estes atributos não tenham sido medidos. Schulze *et al.* (2001) também encontraram padrões semelhantes para a composição da comunidade e tamanho de asa decrescente em direção ao dossel, e sugerem uma influência da restrição filogenética na distribuição dos clados no gradiente. Aparentemente, parentesco taxonômico e restrição filogenética são terminologias diferentes para caracterizar o mesmo efeito, que nestes casos remete a relação filogenética das espécies como um componente em parte responsável pela composição e tamanho corporal diferenciada nos estratos.

Embora o gradiente medido não represente uma grande diferença de altura entre os estratos, alguns fatores estão exercendo uma pressão seletiva para que as linhagens não estejam distribuídas de maneira dispersa. A estreita relação de algumas subfamílias de borboletas com suas plantas hospedeiras podem influenciar a maneira como estas estão ocupando os diferentes estratos. Satyrini e Morphini se alimentam exclusivamente de monocotiledôneas (Ackery 1988; Brown 1992), geralmente encontradas em subosque. Ainda que o uso da planta hospedeira seja um atributo também conservado nos clados, nossas amostragens provêm de uma metodologia atrativa utilizando um recurso alimentar. Assim, os resultados obtidos aqui são referentes ao comportamento

de forrageio, não nos permitindo uma extrapolação para outros comportamentos tais como a busca por plantas hospedeiras.

Um fator importante que é potencialmente um dos responsáveis pela conservação do tamanho das borboletas e da distribuição dos clados no gradiente vertical é a predação. Borboletas que são impalatáveis muitas vezes são nectarívoras e aposemáticas, ou seja, possuem colorações de advertência que facilitam a identificação por parte do predador, fazendo com que este aprenda a evitá-la (Müller 1879). O contrário ocorre com as frugívoras, que são em geral crípticas ou de coloração escura, e talvez por isso a pressão de predação esteja atuando de forma diferente para estas duas guildas (Schulze 2001). Algumas borboletas frugívoras desenvolveram colorações crípticas, se confundindo com o ambiente, se assemelhando a folhas e cascas de árvores. Outras apresentam grandes ocelos que poderiam intimidar os predadores (nas espécies maiores) ou desviar os ataques para partes menos importantes do corpo (no caso das pequenas). Os mecanismos de defesa presentes nesta guilda parecem estar relacionados à distribuição destas borboletas no gradiente vertical, e conseqüentemente à conservação do tamanho nos clados. Assim, teríamos no subosque clados de borboletas que evitam a exposição direta à luminosidade e a predação, pois são pouco efetivas em evitar ataques em pleno voo, dependentes de condições crípticas. Devido a esse filtro ambiental, as borboletas dos estratos mais baixos conservaram tamanhos maiores. Já o dossel por ser um ambiente mais exposto, exige que as borboletas sejam mais rápidas e capazes de evitar ataques de predadores, o que levaria à conservação de um menor tamanho de asas e forte musculatura de voo.

Por fim, nossos resultados demonstraram que o tamanho é um atributo conservado filogeneticamente nos clados de borboletas frugívoras. Porém, a variação deste atributo no gradiente vertical não se manifesta pela filogenia, o que implica em

uma relação independente do filtro ambiental com a estrutura filogenética da comunidade e com o tamanho. Isso demonstra que o forte sinal filogenético deste atributo não necessariamente indica um conservadorismo de nicho neste caso. Sugere-se a utilização de mais atributos funcionais ou a incorporação de dados de composição da comunidade nas análises para que se possam obter padrões mais claros de estruturação filogenética. Embora muitos fatores possam estar atuando como filtros ambientais na distribuição dos clados no gradiente vertical, a predação parece desempenhar um papel importante na variação de tamanho e de composição da comunidade de borboletas frugívoras neste ambiente.

#### **Referências**

- Ackerly D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* 164: 165–S184.
- Ackery P. R. 1988. Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 33: 95–203.
- Anderson M. J. 2004. PCO: a FORTRAN computer program for principal coordinate analysis. Department of Statistics, University of Auckland.
- Basset Y., Novotny V., Miller S. E. & Kitching R. L. 2003. *Arthropods of Tropical Forests: Spatio temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy.* Cambridge University Press.
- Basset Y., Corbara B., Barrios H., Cuénoud P., Leponce M., Aberlenc H.P., Bail J., Bito D., Bridle J. R., Castaño-Meneses G., Cizek L., Cornejo A., Curletti G., Delabie J. H. C., Dejean A., Didham R. K., Dufrene M., Fagan L. L., Floren A., Frame D. M., Hallé F., Hardy O. J., Hernandez A., Kitching R. L., Lewinsohn T. M., Lewis

- O. T., Manumbor M., Medianero E., Missa O., Mitchell A. W., Mogia M., Novotny V., Odegaard F., Oliveira E. G., Orivel J., Ozanne C. M. P., Pascal O., Pinzón S., Rapp M., Ribeiro S. P., Roisin Y., Roslin T., Roubik D. W., Samaniego M., Schmidl J., Sorensen L. L., Tishechkin A., Van Osselaer C. & Winchester N. N. 2007. IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Entomologie* 77: 39-69.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa O., Novotny, V., Odegaard F., Roslin, T., Schmidl, J., Tischechkin, A. K., Winchester, N. N., Roubik D. W., Aberlenc, H. P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J. R., Castañomeneses, G., Corbara, B., Curletti, G., Rochas, W. D., Bakker, D. D., Delabie, J. H. C., Dejean, A., Fagan, L. L., Floren A., Kitching, R. L., Medianero E., Miller, S. E., Oliveira, E. G., Orivel J., Pollet, M., Rapp, M., Ribeiro, S. P., Roisin Y., Schmidt, J. B., Sorensen, L. & M., Leponce. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 238: 1481.
- Beccaloni G. W. 1997. Vertical stratification of ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationships between adult flight height and larval host-plant height. *Biol. Jour. Linnean Soc.* 62:313-341.
- Blomberg S. P. & Garland T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.* 15: 899 – 910.
- Blomberg S. P., Garland Jr. T. & Ives A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717 - 745.
- Brown Jr. K. S. 1992. *Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal*. In História natural da Serra do Japi: ecologia e

preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil (L.P.C. Morellato org.), Editora da Unicamp, Campinas.

Cavender-Bares J., Keen A. & Miles B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 93(Supplement): S109 – S122.

Chai P. & Srygley R. B. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain forest butterflies. *Am. Nat.* 135: 748–765.

Cooper N., Jetz W. & Freckleton R.P. 2010. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *J. Evolution. Biol.* 23: 2529-2539.

DeVries P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history, Volume1: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. New Jersey: Princeton University Press.

DeVries P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican forest. *J. Res. Lepidoptera* 26(1-4): 98- 108.

DeVries P. J., Murray D. & Lande R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruitfeeding nymphalid butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 342-364.

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. *J. Anim. Ecol.*, 81: 472- 482.

Diniz-Filho J. A. F. & Vieira C. M. 1998. Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. *Rev. Brasil. Biol.* 58(4): 649 -657.

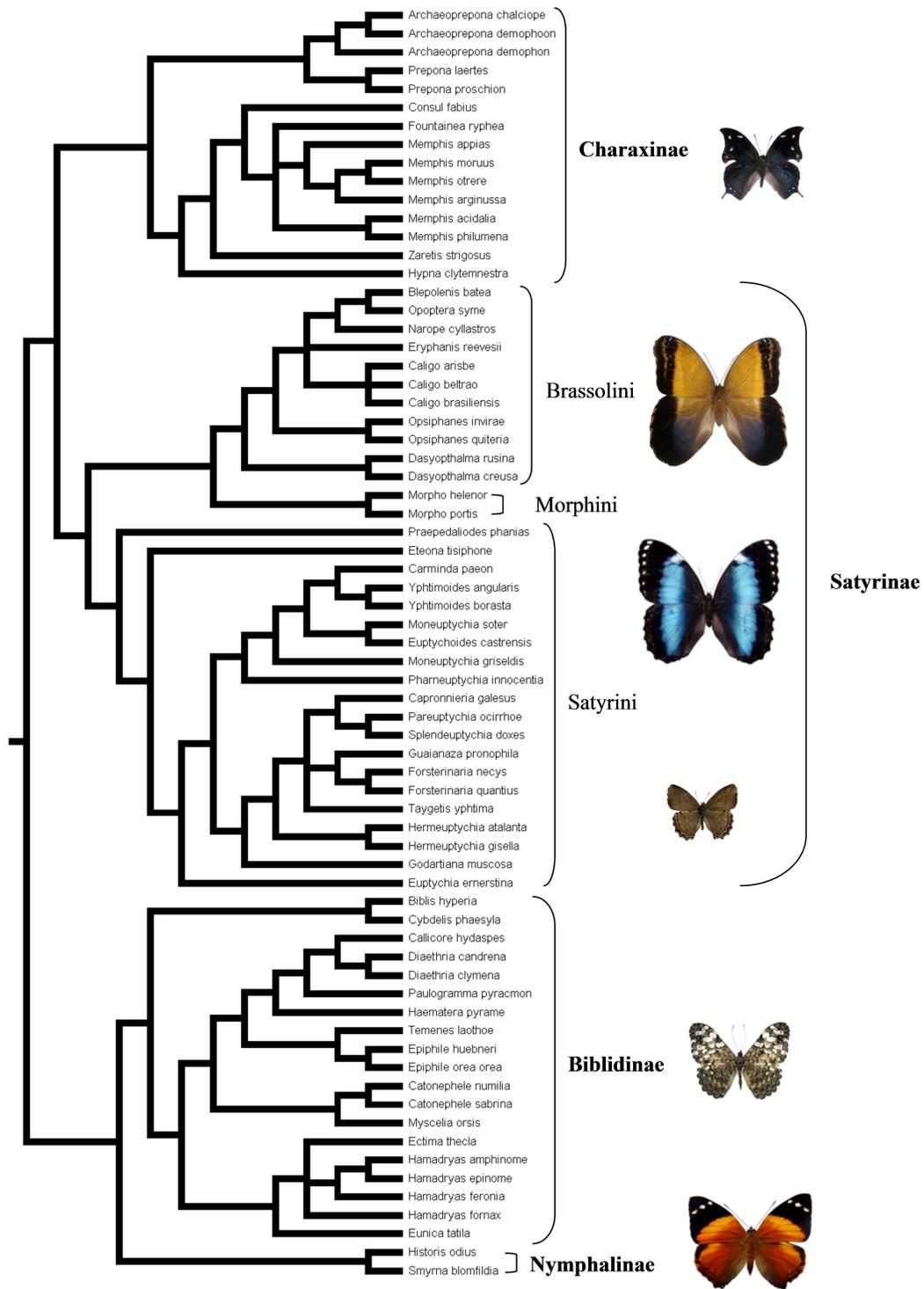
- Donoghue M. J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 11549 – 11555.
- Duarte L. D. S. 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos* 120: 208 – 215.
- Fermon H., Waltert M., Vane-Wright R. I. & Mühlenberg M. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biod. Conserv.* 14: 333-350.
- Gotelli N. J. & Elisson A. M. 2004. A primer of ecological statistics. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Hammer Ø., Harper D. A. T. & Ryan P. D. 2001. Paleontological statistics— PAST. Version 2.02. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7: 601 – 613.
- Maddison W. P. & Maddison D. R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>
- McPeck M. A. & Miller T. E. 1996. Evolutionary biology and community ecology. *Ecology* 77: 1319 – 1320.
- Miller W. E. 1977. Wing measure as a size index in Lepidoptera: the family Olethreutidae. *Annals of the Entomological Society of America* 70: 253–256.

- Molleman F., Arjan K., Brakefield P. M., Devries P. J. & Zwaan B. J. 2006. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiv. Conserv.* 15: 107-121.
- Morellato L. P., Rodrigues R. R., Leitão-Filho H. F. & C. A. Joly. 1989. Estudo comparativo de fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Brasil. Bot.* 12:85-98.
- Müller F. 1879. Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London* 1879: xx–xxix.
- Papageorgis C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. *Am. Sci.* 63: 522–532.
- Pillar V. D. 2010. SYNCOSA. v. 2.5.22. <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/software>.
- Pillar V. & Duarte L. D. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecol. Lett.* 13: 587 – 596.
- Pinto, H. S. 1992. *Clima da Serra do Japi*. In História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de um área florestal no sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato org), Editora da Unicamp, Campinas, p. 30-38.
- R Development Core Team 2012 R: A language and environment for statistical computing, versão 2.15.1. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Ribeiro D. B. & Freitas A. V. L. 2011. Large-sized insects show stronger seasonality than small-sized ones: a case study of fruit-feeding butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 104: 820 – 827.

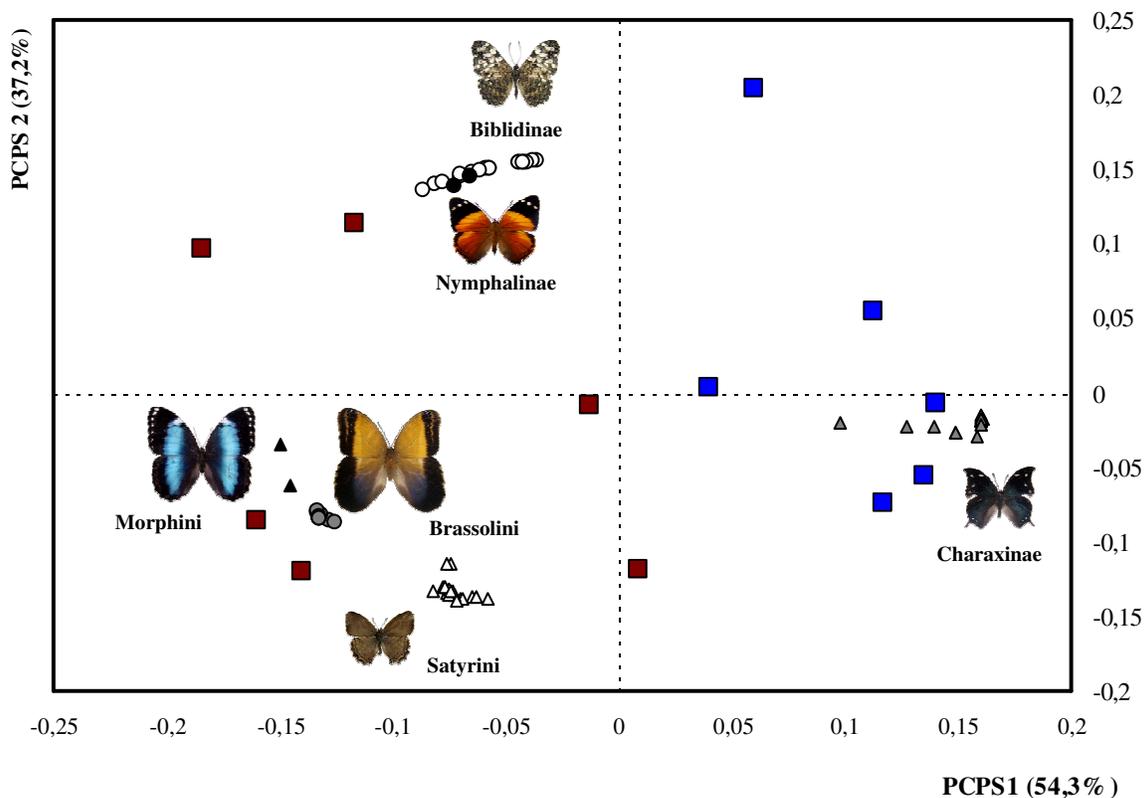
- Ribeiro D. B. & Freitas A. V. L. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J. Insect Conserv.* 16: 733-744.
- Ribeiro D. B., Prado P. I., Brown Jr. K. S. & Freitas A. V. L. 2008. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmental landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity Distrib.* 14: 961- 968.
- Ricklefs R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* 87: 3 – 13.
- Santoro, E. & D. L. Machado, Jr. 1992. *Elementos geológicos da Serra do Japi*. In História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato org). Editora da Unicamp, Campinas, p. 24-29.
- Schülze C. H., Linsenmair K. E. & Fiedler K. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecol.* 153: 133–152.
- Srygley, R. B. & Chai, P. 1990. Predation and the elevation of thoracic temperature in brightly colored Neotropical butterflies. *Am. Nat.* 135: 766–787.
- Statsoft Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Uehara-Prado M., Brown Jr. K. S. & Freitas A. V. L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit- feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 43- 54.

- Wahlberg N., Leneveu J., Kodandaramaiah U., Peña C., Nylin S., Freitas A.V.L. & Brower A.V. Z. 2009. Nymphalidae butterflies diversify following near demise at the cretaceous/tertiary boundary. *Proc. R. Soc. B.* 276: 4295-4302.
- Webb C. O., Ackerly D. D., McPeck M. A. & Donoghue M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475 – 505.
- Wiens J. J., Ackerly D. D., Allen A. P., Anacker B. L., Buckley L. B., Cornell H. V., Damschen E. I., Davies T. J., Grytnes J. A., Harrison S. P., Hawkins B. A., Holt R. D., McCain C. M., & Stephens P. R.. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.* 13:1310-1324.
- Whittaker, R.H. 1962. Classification of natural communities. *Bot. Rev.* 28: 1 – 239.

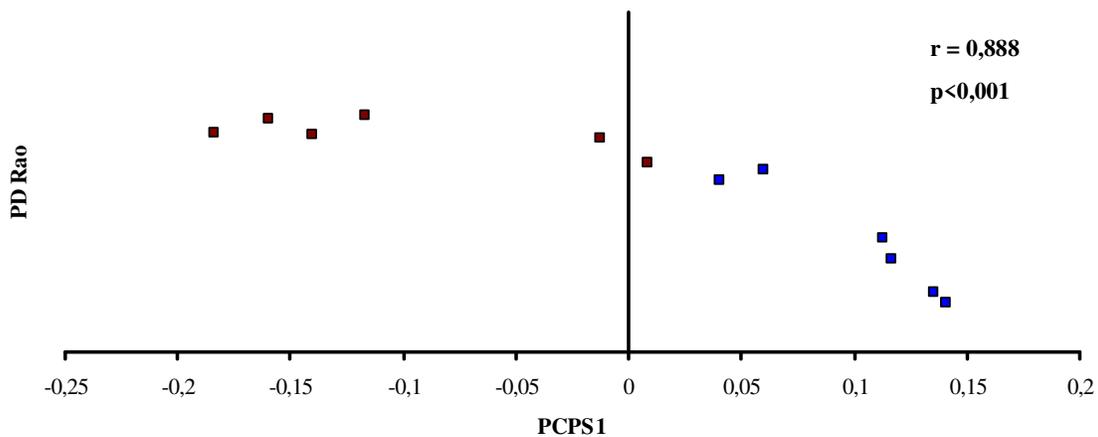
Figuras e tabelas.



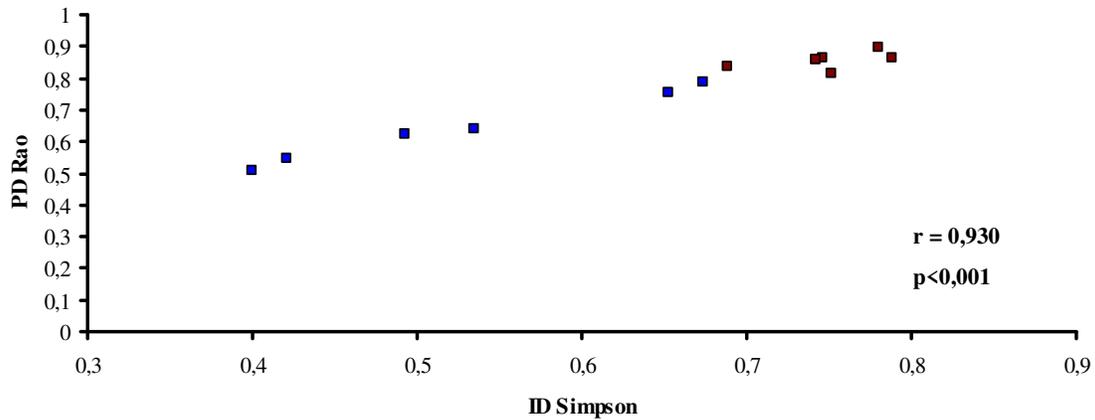
**Figura 1.** Árvore filogenética das espécies de borboletas frugívoras da Serra do Japi. Nomes em negrito indicam as subfamílias, e dentro de Satyrinae há a discriminação de tribos devido à grande diversidade do grupo. Uma espécie exemplar de cada grupo ilustra a árvore ao lado respectivo nome. O comprimento dos ramos é meramente ilustrativo, não correspondendo a nenhuma medida de distância ou idade dos clados.



**Figura 2.** Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com a relação da composição filogenética das espécies de borboletas frugívoras da Serra do Japi com as amostras de cada estrato vertical da Mata Atlântica. Valores em parênteses correspondem ao poder de explicação da distribuição dos dados para cada eixo principal (PCPS1 e PCPS 2). Quadrados correspondem às amostras por transecção de cada estrato (vermelhos = subosque; azuis = dossel). Triângulos e círculos correspondem às subfamílias e tribos das borboletas amostradas (triângulos cinza = Charaxinae; triângulos pretos = Morphini; triângulos brancos = Satyrini; círculos cinza = Brassolini; círculos pretos = Nymphalinae; círculos brancos = Bibliidinae). As imagens ilustram as respectivas subfamílias e tribos.



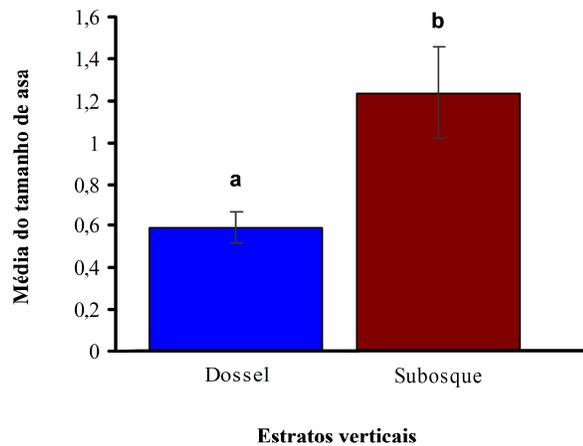
**Figura 3.** Correlação Linear entre os valores do índice de entropia de Rao e os scores do eixo PCPS1 da análise de ordenação, com seu devido coeficiente de determinação ( $r$ ).



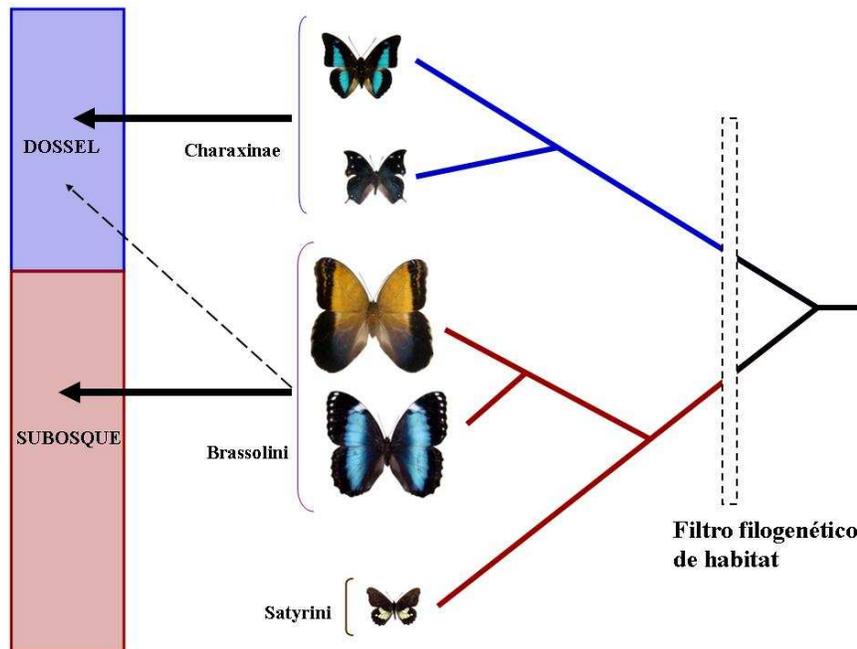
**Figura 4.** Correlação Linear entre os valores do índice de entropia de Rao e o índice de diversidade de Simpson, com seu devido coeficiente de determinação ( $r$ ). Quadrados são as amostras de cada estrato por transecção. Quadrados azuis = dossel; vermelhos = subosque.

**Tabela 2.** Tabelas de ANCOVA testando a variação no tamanho das borboletas entre estratos, a interação do tamanho com a estrutura filogenética utilizando os eixos como uma co-variável (PCPS1 & PCPS2). Gl = Graus de liberdade. Valores de  $p$  em negrito são significativos ( $\alpha = 0,05$ ).

Efeito	Soma dos quadrados	Gl	F	p
<b>Intercepto</b>	2,346	1	19,23	<b>0,002</b>
<b>Estrato</b>	0,746	1	6,12	<b>0,038</b>
<b>PCPS1</b>	0,218	1	1,79	0,218
<b>Estrato*PCPS1</b>	0,050	1	0,41	0,539
<b>Erro</b>	0,976	8		
<b>Intercepto</b>	9,742	1	53,81	<b>&lt; 0,001</b>
<b>Estrato</b>	1,039	1	5,74	<b>0,043</b>
<b>PCPS2</b>	0,001	1	0,00	0,946
<b>Estrato*PCPS2</b>	0,111	1	0,61	0,457
<b>Erro</b>	1,448	8		



**Figura 5.** Média do tamanho de asa das borboletas frugívoras da comunidade da Serra do Japi em dois estratos verticais (dossel = azul; subosque = vermelho). Barras verticais em cada uma das colunas correspondem ao erro padrão. Letras diferentes diferem estatisticamente ( $F_{1; 0,05} = 6,12$ ;  $p = 0,038$ ).



**Figura 6.** Esquema simplificado demonstrando a relação das variáveis analisadas na comunidade de borboletas frugívoras da Floresta Atlântica. A distribuição dos clados é agregada nos estratos, ressaltando o papel do filtro filogenético de habitat (cor dos ramos relacionada à cor dos estratos). O tamanho das borboletas é conservado dentro dos clados (variação do tamanho entre as tribos). Porém a variação do tamanho entre dossel e subosque é independente da filogenia sendo selecionadas por um filtro ambiental (setas demonstrando a ocorrência das borboletas nos estratos). Setas mais grossas indicam maior abundância, setas tracejadas representam a seleção do filtro ambiental em relação à ocorrência de borboletas maiores no dossel.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados demonstraram como a estratificação vertical afeta a estrutura e composição da guilda de borboletas frugívoras da Mata Atlântica. Embora na área de estudo a altura do dossel seja baixa quando comparada com as florestas tropicais onde estudos com esta temática foram desenvolvidos, ainda assim encontramos diferenças nítidas na composição da comunidade. Encontramos espécies associadas preferencialmente a um dos dois estratos verticais considerados, dossel e sobosque. Por exemplo, algumas espécies de Satyrini foram exclusivamente associadas ao dossel, um padrão diferente do esperado. Isso sugere que a estrutura da vegetação encontrada na Mata Atlântica fornece a estas espécies recursos específicos nos estratos mais altos. Além disso, a menor distância entre a copa da floresta e o subosque favorece a movimentação das borboletas entre estratos mais baixos na borda da mata em direção ao dossel, circundando áreas sombreadas e fechadas. Em contraste aos resultados obtidos na Amazônia brasileira, a maior diversidade está concentrada nos estratos mais baixos, ainda que a riqueza e abundância maiores tenham sido encontradas em dossel. Existe a possibilidade de que uma série temporal mais longa possa revelar uma equivalência da riqueza no gradiente vertical, visto que algumas espécies ainda podem ser acrescentadas ao longo do tempo.

Os padrões de distribuição obtidos para as subfamílias no gradiente vertical ainda foram corroborados com a inserção do componente filogenético na análise de estruturação da comunidade. Pudemos perceber que os clados de borboletas frugívoras ocorrem filogeneticamente agrupados dentro dos estratos verticais, e que há uma maior diversidade destes no subosque, enquanto no dossel encontramos apenas um clado predominante. A presença de um filtro ambiental ao longo do gradiente vertical parece restringir a ocorrência de algumas das espécies nos estratos mais altos. Utilizando o

tamanho como atributo, percebemos que as borboletas no subosque possuem asas maiores, e esta diferença no tamanho não está diretamente relacionada ao padrão de agregação filogenética da comunidade. Provavelmente o filtro ambiental participa da seleção deste atributo no gradiente vertical, e este tem se conservado dentre destes clados. É possível que a predação seja um importante fator de seleção do tamanho das asas, e tenha moldado essa variação de tamanho entre estratos. É necessária ainda a inclusão de mais atributos funcionais tais como coloração, presença de ocelos, planta hospedeira, e até mesmo uma medida de dispersão, para entender melhor como os filtros ambientais atuam nos padrões de estruturação da comunidade entre estratos verticais, assim como em demais tipos de gradiente.