

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

REGINA DE AZEVEDO SOARES ALONSO

Análise espaço-temporal de uma comunidade de Riodininae
(Lepidoptera: Lycaenidae) no Parque Estadual de Vassununga,
Gleba Pé de Gigante (SP)

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
para a obtenção do título de Mestre em
Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Keith S. Brown Jr.

2005

i

Banca Examinadora

Keith Spalding Brown Junior: _____

Ronaldo Bastos Francini: _____

Thomas Michael Lewinsohn: _____

Flavio Antonio Maës dos Santos: _____

“É preciso que eu tolere duas ou três lagartas
se quiser conhecer as borboletas”

Antoine de Saint-Exupéry

Agradecimentos

Muitas pessoas contribuíram para a realização desta tese, por uma questão de memória, tentei seguir alguma ordem cronológica. Agradeço a Graziela Dotta, pelo primeiro incentivo para trabalhar com borboletas; Márcio Uehara Prado pelo incentivo na inscrição do mestrado e as muitas dicas e conselhos ao longo do mesmo; André Victor L. Freitas pelas sugestões bibliográficas, discussões e viagens ao campo. Ao grande amigo Danilo Allegrini pelas sábias palavras que me ajudaram a concluir o projeto original. À Vania Regina Pivello pelas palavras de incentivo e críticas ao projeto original. Ao professor Keith S. Brown Jr., grande mestre, que me aceitou na equipe sem conhecer ainda meu trabalho, agradeço pelas grandes lições de ecologia e de vida, pela paciência e pela orientação. Aos “guerreiros” Maurício Perine e PC Fernandes, que em apenas um dia de trabalho, com um GPS e muito suor, recuperaram uma trilha abandonada viabilizando este estudo. Aos amigos que muitas vezes me acompanharam em viagens de campo, pela dedicação, amizade, companheirismo, risadas e longas conversas: Daniela Petenon, Fabio Oliveira do Nascimento, Edson Yassuhiro, Carlos Eduardo “Lagosta” Amancio, Rafael Andrade, Danilo Bandini, Gláucia Marconato, Consolação e Artur Furegatti. Ao mateiro Sr. Mário Pramparo, grande conhecedor de plantas do cerrado, pela sua dedicação e grande ajuda na identificação das borboletas, potencializando minha visão; pela trilha sonora das grandes caminhadas e pelas ótimas conversas. Aos amigos queridos Marlene e Heverton Ribeiro, pelo carinho com que me acolheram no PEV, pelas grandes lições de vida, pelas conversas sobre conservação e pelo grande incentivo ao trabalho. Ao amigo Marco Antônio Batalha pela atenção, ajuda no campo, discussões metodológicas e críticas. A Aneliza Miranda pelas sugestões e discussões sobre distribuição espacial. Ao pesquisador Humberto Ribeiro da Rocha, do Departamento de Ciências Atmosféricas/IAG/USP, pelo fornecimento dos dados climáticos provenientes da estação meteorológica presente na área de estudo. Ao professor Flavio Antonio Maës dos Santos pelo empréstimo de equipamento para fazer as fotos de dossel e pelas sugestões na escolha da metodologia adequada para a análise espacial. Ao pesquisador Curtis J. Callaghan, pela atenção e ajuda na classificação das espécies de borboletas. Agradeço pelo apoio financeiro, à CAPES, pela bolsa de Mestrado, e à FAPESP, pela cobertura das despesas de viagens de campo, através do Projeto BIOTA, processo 98/051018. Agradeço à minha família

pelo carinho e preocupação durante as minhas idas a campo e pelo incentivo, mesmo quando não faziam idéia do que eu estava fazendo. Agradeço ao meu marido, Marco Aurelio Ribeiro de Mello, pelo amor, pela imensa paciência, pelos cuidados e mimos; seu apóio incondicional, sugestões e críticas foram muito importantes para a conclusão deste trabalho. Finalmente, agradeço a Deus, que me iluminou para que eu conseguisse escrever.

Resumo

Borboletas são bastante usadas como indicadores em programas conservacionistas devido a fácil e rápida amostragem, biologia e ecologia conhecidas, e sensibilidade a alterações ambientais. A subfamília Riodininae é diversificada e facilmente encontrada em ambiente neotropical. Ocorre em condições bastante particulares no tempo e no espaço, e devidamente estudada poderia ser um interessante grupo para monitoramento ambiental. O cerrado apresenta heterogeneidade de habitats, proporcionando uma grande variedade de microambientes para a distribuição desta subfamília. Neste trabalho, foi estudada a distribuição no tempo e no espaço de borboletas da subfamília Riodininae na Gleba Pé de Gigante do Parque Estadual de Vassununga, Estado de São Paulo. Durante um ano, foram realizados censos visuais ao longo de três trilhas longas de cerca de 1800 m, e uma trilha curta de 350 m, em amostragens quinzenais de três dias de duração. Registrou-se o número de indivíduos observados de cada espécie. Foram observados 1297 indivíduos, de 42 espécies, das quais seis contribuíram com 75% das observações. A comunidade adequou-se a uma distribuição de série logarítmica, com poucas espécies dominantes e um grande número de raras. Estas borboletas distribuíram-se em períodos de baixa e alta concentração de indivíduos observados, denominados, respectivamente, baixa e alta estação. Durante a alta estação observou-se um maior número de indivíduos concentrados principalmente de março a maio. A distribuição temporal sofreu ação direta de temperatura, umidade e chuvas proporcionando condições mais favoráveis para a ocorrência da subfamília, e indireta através da influência destes fatores na vegetação, que fornece alimento adequado às larvas destas borboletas no período pós-chuvas. As espécies mirmecófilas *Theope nycteis* e *Ematurgina axena* parecem estar sujeitas também a outros fatores, provavelmente relacionados à presença de formigas na área. A análise espacial mostrou heterogeneidade; cada trilha contribuiu com uma parcela da riqueza e diversidade total da área. Alguns pontos das trilhas com características peculiares mostraram alta concentração de indivíduos. Algumas espécies pareceram estar restritas a determinadas fisionomias vegetais: *Calephelis brasiliensis* ocorreu em áreas mais abertas de cerrado *sensu stricto*, enquanto *Mesosemia levis* e *M. melpia* foram encontradas predominantemente em áreas de cerradão. Fatores como abertura de dossel e estrutura da vegetação influenciaram a preferência por habitat. Uma investigação mais profunda dos processos que originam estas distribuições no tempo e no espaço pode fornecer o

conhecimento necessário a permitir a utilização de algumas espécies deste grupo em estudos ambientais.

Abstract

Butterflies are often used as bioindicators in conservation programs due to features such as rapid census, well known biology and ecology, and high sensitivity to environmental change. Species in the subfamily Riodininae are diversified and easily found at any neotropical site. They occur under very particular conditions in time and space; properly studied, they should be interesting indicators for conservation monitoring. The Brazilian savanna (cerrado) shows a high heterogeneity, providing a vast range of microhabitats in which this subfamily could be spread out. In this work, I studied the distribution of the subfamily Riodininae in time and space in a savanna remnant: Gleba Pé de Gigante, Parque Estadual de Vassununga, São Paulo State. For one year, I took fortnightly visual census counts along three long transects (1800m), and a short one (350m), during three days. I took note of the position, time, activity, and number of individuals for each species seen in the area. I observed 1297 individuals, in 42 species; six were responsible for 75% of the individuals present in the area. The community fits a log-series distribution, showing few abundant species and many rare ones. Depending on the number of individuals observed, these butterflies occur in low and high seasons, the latter presenting many more individuals especially from March to May. The distribution in time is influenced by temperature, humidity and rain, directly through favorable microclimatic conditions and indirectly through the influence of these climatic factors on the vegetation, which provides specialized nutrients to the larvae during the post-rainy period. The myrmecophilous species *Theope nycteis* and *Ematurgina axena* were also influenced by other factors related to the presence of ants in the area. The spatial analysis showed a heterogeneous distribution pattern; each transect contributed a part of the total richness and diversity of species in the area. There is a high concentration of individuals at a few specific points along transects with special characteristics. Some species were restricted to certain vegetation physiognomies: *Calephelis brasiliensis* occurred only in open savanna areas, while *Mesosemia levis* and *M. melpia* occurred mainly in more forested areas. Factors such as canopy openness and vegetation structure influenced the preferences for habitat. A closer investigation of the processes that originate these distributions in time and space should provide important knowledge for the use of some species of the group in environmental studies.

Índice

Introdução Geral	1
O cerrado	1
Conservação da Biodiversidade	2
O uso de borboletas na preservação de espécies	3
A subfamília Riodininae	4
Objetivos.....	10
Capítulo I: Caracterização da comunidade.....	11
Introdução.....	11
Área de Estudo - Histórico	11
Caracterização da Área.....	12
Métodos - Amostragem	16
Métodos - Análises	19
Resultados.....	20
Discussão.....	24
Capítulo II: Análise Temporal.....	27
Introdução.....	27
Métodos	29
Resultados.....	33
Discussão.....	43
Capítulo III: Análise Espacial.....	51
Introdução.....	51
Métodos	52
Resultados.....	57
Discussão.....	76
Conclusões Gerais	82
Referências Bibliográficas.....	84
Anexo I.....	93
Características Ambientais do Parque Estadual de Vassununga.....	93
Referências Bibliográficas.....	94

Lista de Figuras

Figura 1.1: Foto aérea da gleba Pé de Gigante	13
Figura 1.2: Fisionomias presentes na área.....	15
Figura 1.3: Representação de um padrão espacial de distribuição de organismo em um determinado local, cortado por uma transecção	16
Figura 1.4: Borboletas da subfamília Riodininae, tribo Symmachiini	21
Figura 1.5: Distribuição de espécies e indivíduos em tribos	23
Figura 1.6: Abundância acumulada de espécies.....	23
Figura 1.7: Distribuição de abundância de espécies.....	23
Figura 1.8: Distribuição de abundância de espécies de acordo com o método de Pielou (1975) para série logarítmica.....	24
Figura 1.9: Curva média de acúmulo de espécies, com respectivos desvios-padrão em relação à curva de espécies observadas	24
Figura 2.1: Gráfico circular do número de indivíduos observados durante os meses de estudo.....	34
Figura 2.2: Relação entre o número de indivíduos observados e a riqueza de espécies, ao longo do ano	34
Figura 2.3: Número de observações das espécies mais abundantes de tribos mirmecófilas	35
Figura 2.4: Número de observações das espécies mais abundantes de tribos não mirmecófilas: gênero <i>Phaenochitonia</i>	35
Figura 2.5: Número de observações das espécies mais abundantes de tribos não mirmecófilas: gêneros <i>Pirascca</i> e <i>Calephelis</i>	36
Figura 2.6: Número de observações de indivíduos longo do tempo, umidade relativa do ar média mensal e diagrama ombrotérmico.....	38
Figura 2.7: Gráficos de dispersão de pontos entre número médio de indivíduos e vento, temperatura e umidade relativa do ar.....	39
Figura 2.8: Riqueza de espécies e número de indivíduos observados ao longo do tempo	40
Figura 2.9: Índice de diversidade e índice de uniformidade ao longo do tempo.....	40
Figura 2.10: Curva de rarefação de espécies da comunidade de Riodininae	42

Figura 3.1: Comparação entre os métodos PQV e tQV.....	56
Figura 3.2: Indivíduos distribuídos ao acaso, distribuição uniforme e indivíduos agregados em manchas	56
Figura 3.3: Índices de riqueza, diversidade e uniformidade.....	57
Figura 3.4: Riqueza de espécies nas trilhas em relação à curva de rarefação	59
Figura 3.5: Distribuição da comunidade de Riodininae em relação ao percentual de abertura do dossel	60
Figura 3.6: Distribuição do número médio de indivíduos por unidade amostral das seis espécies dominantes em relação ao percentual de abertura do dossel.....	61
Figura 3.7: Percentual de abertura de dossel nas trilhas.....	62
Figura 3.8: Análise espacial da trilha 1	64
Figura 3.9: Análise espacial da trilha 2	65
Figura 3.10: Análise espacial da trilha 3	66
Figura 3.11: Análise espacial da espécie <i>Phaenochitonia fuliginea</i>	69
Figura 3.12: Análise espacial da espécie <i>Theope nycteis</i>	70
Figura 3.13: Análise espacial da espécie <i>Calephelis brasiliensis</i>	71
Figura 3.14: Análise espacial da espécie <i>Pirascca sagaris</i>	72
Figura 3.15: Análise espacial da espécie <i>Phaenochitonia cingulus</i>	73
Figura 3.16: Análise espacial da espécie <i>Ematurgina axena</i>	74
Figura 3.17: Local de pouso utilizado por Riodininae	75

Lista de Tabelas

Tabela I.1. Número de espécies de Riodininae em diferentes regiões biogeográficas.....	5
Tabela I.2. Número de espécies de Riodininae em sítios neotropicais.....	5
Tabela I.3. Número de espécies de Riodininae em diferentes sítios no Brasil.....	5
Tabela I.4. Famílias de plantas hospedeiras dos gêneros de Riodininae estudados neste trabalho	8
Tabela 1.1. Lista das espécies e número de indivíduos observados, classificados por tribo.....	21
Tabela 1.2. Índices de estimativa de riqueza calculados para a gleba Pé de Gigante	23
Tabela 2.1: Coeficiente de agregação e desvio-padrão circular para a subfamília Riodininae e as seis espécies mais abundantes.....	34
Tabela 2.2: Índice de Sørensen de similaridade e índice de Morisita de dissimilaridade entre os meses	42
Tabela 2.3: Similaridade média entre os meses, calculada pelo índice de Morisita.....	42
Tabela 3.1: Resultado de teste qui-quadrado para a hipótese H_0 : Número de indivíduos observados é proporcional ao tamanho da trilha	57
Tabela 3.2: Lista das 42 espécies de Riodininae e número de observações por trilha registradas na gleba Pé de Gigante	58

Introdução Geral

O Cerrado

O Brasil apresenta uma grande diversidade de clima, fisiografia, solo, vegetação e fauna. O Domínio do Cerrado é a segunda maior formação vegetal do país, após a Floresta Amazônica. Abrange cerca de 25% do território nacional, uma área entre 1,8 e 2 milhões de km², concentrada principalmente no Planalto Central Brasileiro (Coutinho, 1990; Ribeiro & Walter, 1998).

A vegetação deste Domínio corresponde ao bioma do Cerrado *sensu lato*. As fisionomias distribuem-se em um gradiente que inclui desde formas campestres bem abertas até formas florestais relativamente densas, além de uma infinidade de formas intermediárias, formando um mosaico de composição e florística variáveis. Também são encontradas formações vegetais associadas ao bioma da Mata Atlântica como manchas de floresta em solos mais ricos, veredas, matas ciliares e de galeria. A diversidade de fisionomias do Cerrado é determinada pelas características do solo, estrutura geológica, regimes de queimadas e ação humana, entre outros fatores (Coutinho, 1978, 1990).

A grande complexidade de habitats e paisagens no Cerrado propicia a existência de uma fauna diversa e abundante, distribuída de acordo com os recursos ecológicos disponíveis, topografia, solo e microclima (Alho, 1981). Segundo Dias (1982), na região de cerrado, devido a sua grande heterogeneidade, podem ocorrer até 5% da fauna mundial, cerca de um terço da fauna brasileira. Esta fauna ainda é pouco conhecida; no entanto, o Filo Arthropoda e a Classe Insecta mostram riqueza de espécies e endemismo nesta região (Coutinho, 1990; Brown Jr. & Gifford, 2002).

A crescente ocupação humana vem alterando a paisagem natural ao longo do tempo, formando um mosaico de áreas em diversos estágios de ocupação e perturbação, podendo causar perda da diversidade de espécies e variabilidade genética (Brown Jr. & Gifford, 2002). Segundo Coutinho (2000), cerca de 45% da área do Domínio do Cerrado foi convertida em pastagens cultivadas e lavouras diversas. Apenas 1,2 % está em área protegida (Scariot & Sevilha, 2003). No Estado de São Paulo, nos últimos 20 anos, mais de 95% da área de campos e campos cerrados foi destruída para a formação de pastagens e agricultura (Martins, 2001).

Neste cenário de taxas crescentes de conversão de ambientes naturais em antrópicos, perde-se muito da diversidade específica destas áreas, sem conhecimento. Embora possa ocorrer

um aumento da diversidade em ambientes heterogêneos, em regimes de perturbação natural, ações antrópicas podem ocasionar erosão gênica e diminuição da diversidade de espécies, podendo causar grandes perdas em populações, comunidades e ecossistemas. Em borboletas, por exemplo, a conversão antrópica acima de 30% pode representar perda irreversível de diversos componentes da comunidade (Brown Jr., 1991, 1997).

Conservação da Biodiversidade

Para a conservação da biodiversidade é necessário conhecimento e compreensão da interdependência entre todos os seres vivos e suas relações com o meio físico (Machado, 1997). Neste contexto, atividades de inventário e monitoramento cumprem um importante papel no planejamento científico da conservação. Durante o inventário é realizado o levantamento de populações, espécies, guildas, comunidades e ecossistemas de determinada região. Esta constitui a primeira etapa de um programa de conservação, incluindo a escolha adequada de grupos indicadores para o monitoramento, que irá avaliar as mudanças na estrutura e composição do ecossistema em decorrência de perturbações naturais ou antrópicas (Kremen *et al.*, 1993, 1994).

Para programas de inventário, o uso de grupos com alta diversidade de espécies e alto grau de endemismo, bem como a inclusão de organismos que representem táxons superiores, contribuem para a redução do tempo e do custo da análise (Kremen *et al.*, 1994; New, 1997). Segundo Brown Jr. (1991) locais com concentração de espécies raras de borboletas geralmente incluem espécies raras de outros insetos, sapos, aves, mamíferos e plantas, indicando habitats de maior riqueza, podendo conter também concentrações de espécies ameaçadas de muitos grupos. Rápidos inventários de espécies selecionadas são indicados para a avaliação do total da fauna e da importância de um determinado bioma ou paisagem.

Um grupo indicador adequado deve incluir organismos de ciclo curto e de baixa resiliência para responder rapidamente a perturbações no sistema, possibilitando a aplicação imediata de medidas mitigadoras. Outras características desejáveis do grupo indicador são diversidade, fácil e rápida amostragem e observação no campo e conhecimento da sistemática e ecologia do grupo. As espécies devem ser abundantes e representativos do habitat, ou seja, encontrados em grande quantidade em ambientes com determinadas características (Brown Jr., 1991; Kremen *et al.*, 1993; New, 1997).

Rapidez do inventário, facilidade no manejo, baixo custo e resultados confiáveis tornam os insetos mais vantajosos que vertebrados como grupo indicador. A pesquisa destes animais proporciona resultados rápidos, limpos e úteis, que associados ao estudo de outros animais, plantas e fatores abióticos do meio, compõem uma sólida base de dados para esforços conservacionistas (Brown Jr., 1991, 1997; Kremen *at al.*, 1993).

Pesquisa e educação ocupam papéis centrais para a preservação da paisagem natural (Landim, 1997). Somente através de uma base científica adequada pode-se argumentar a favor da preservação e conservação de áreas relevantes à manutenção da diversidade, endemismo e patrimônio genético. O prévio conhecimento e inventário da área são necessários para a obtenção de indicadores adequados. O estudo de interações e especializações é essencial para formar uma linha-base de conhecimento da diversidade e variação de espécies (Brown Jr., 1997).

O Uso de Borboletas na Preservação de Espécies

Os Lepidoptera podem ajudar a monitorar fragmentos naturais remanescentes e detectar efeitos ambientais a longo prazo, através da observação de mudanças na composição e diversidade da comunidade em consequência de mudanças na cobertura, estrutura e composição da vegetação. As borboletas apresentam grande apelo popular, sendo relacionadas à harmonia, beleza, transformação e renovação. Esta imagem faz incluir as borboletas nas listas de espécies ameaçadas, com muita informação disponível sobre sua distribuição e ecologia, estratégias de manejo e conservação de seus habitats, tornando-as um grupo interessante para fins conservacionistas (Brown Jr., 1991; New, 1997). A amostragem das espécies de borboletas mais conhecidas pode ajudar na preservação, atuando como indicadores de muitos habitats e sistemas em desaparecimento. Ao preservar tais áreas, elementos menos conhecidos da mesma fauna poderão ser salvos e protegidos (New, 1997).

Borboletas percebem o ambiente como uma série de manchas descontínuas, conforme o padrão de distribuição de seus recursos essenciais (Brown Jr. & Hutchings, 1997). Neste contexto, o mosaico de fisionomias presente no Cerrado torna-se um excelente cenário para estudar a percepção das borboletas em relação a diferentes microambientes.

A heterogeneidade do ambiente tem grande influência na diversidade de insetos herbívoros. Geralmente, a diversidade de borboletas está positivamente relacionada à conectividade do ambiente e da paisagem, heterogeneidade do habitat e perturbação. Assim, um

pequeno número de fatores ambientais pode explicar a riqueza e a proporção de diferentes grupos de borboletas, tornando-as um interessante grupo indicador (Brown Jr., 1997).

A Subfamília Riodininae

As borboletas Riodininae são encontradas em diversas regiões biogeográficas, mas têm maior ocorrência nos Neotrópicos (DeVries, 1997; Tabela I.1), que contém 95% da sua diversidade (Hall, 2002c). Apesar do grande número de espécies registradas nos Neotrópicos, cada região contribui com um pequeno número de espécies (Tabela I.2).

No Brasil (Tabela I.3) a região mais rica em número de espécies de Riodininae é a Floresta Amazônica, com registros locais variando de 180 a 320 espécies. A Mata Atlântica contém um menor número de espécies. Em localidades como Linhares (ES) e Itatiaia (RJ) foram registradas mais de 100 espécies do grupo; no entanto, esta riqueza cai bastante no Estado de São Paulo, onde foram observadas menos de 60 espécies nas localidades de Campinas e Serra do Japi. O cerrado da região do Estado de São Paulo, representado pela região de Itirapina também contém menos espécies que o cerrado da região centro-oeste do Brasil, representado pelas localidades de Brasília e Chapada dos Guimarães.

Essas borboletas são geralmente restritas a microambientes próprios a cada espécie, podendo apresentar faunas diversas em ambientes próximos (DeVries, 1997). Algumas espécies, como as do gênero *Panaropsis*, habitam florestas úmidas (Hall, 2002a); outras preferem ambientes mais áridos, como é o caso do gênero *Seco*, restrito a habitats xéricos na América do Sul (Hall & Harvey, 2002) e os gêneros *Audre* e *Calephelis*, típicos de áreas abertas (Callaghan, 1985a).

Apesar da grande variedade de espécies, poucas são abundantes localmente (Holland, 1942; Klots, 1951; Callaghan, 1978), como *Chalodeta theodora* e *Nymphidium omois* (Hall, 2002b; Callaghan, 1988). A maioria das espécies é incomum ou rara (Callaghan, 1978), como *Menander felsina* e as espécies dos gêneros *Panaropsis*, *Chalodeta* e *Seco* (Hall, 2002a; Hall, 2002b; Hall & Harvey, 2002).

Além disso, parece haver estratificação vertical no grupo, pois algumas espécies passam grande parte da sua vida adulta nas copas das árvores, visitando flores ou em poleiros, descendo ocasionalmente para áreas de clareiras e raramente avistadas (DeVries, 1997).

Tabela I.1: Número de espécies de Riodininae encontradas em diferentes regiões biogeográficas, extraído de DeVries (1997), p.102.

Regiões	Número de Espécies
Austrália	21
Ásia	32
Paleártico	10
África	14
América do Norte	20
Neotrópicos	1200

Tabela I.2: Número de espécies de Riodininae encontrados em sítios Neotropicais, extraído de DeVries (1997), p.109.

Sítios	Número de Espécies
Estación Los Tuxlas, México	16
Tikal, Guatemala	48
La Selva, Costa Rica	81
Barro Colorado, Panamá	58
Jatun Sacha, Equador	167
Garza Cocha, Equador	144
Pakitza, Peru	248
Tambopata, Peru	237

Tabela I.3: Número de espécies de Riodininae encontrados em diferentes sítios no Brasil. Fonte: ¹ Brown Jr. (1996), p. 232; ² Brown Jr. & Freitas (2000), pp. 938 e 939; ³ K.S. Brown Jr. (comunicação pessoal), os registros de Itirapina incluem a Estação Experimental e a Estação Ecológica, bem como as áreas de Graúna e Campo Alegre, localizadas nas proximidades.

Sítios	Número de Espécies	Lat (°S)
Manaus, Amazonas ¹	180	3
Alto Juruá, Amazonas ¹	253	9
Cacaulândia, Rondônia ¹	320	10
Chapada dos Guimarães, Mato Grosso ²	152	14
Brasília, Distrito Federal ¹	138	16
Linhares, Espírito Santo ¹	105	19
Santa Teresa, Espírito Santo ²	86	20
Itirapina, São Paulo ³	62	22
Campinas, São Paulo ²	42	23
Serra do Japi, São Paulo ²	54	23
Rio de Janeiro, Rio de Janeiro ²	80	23
Itatiaia, Rio de Janeiro ¹	119	23
Joinville, Santa Catarina ²	85	26

A distribuição espacial do grupo parece ser influenciada pela cobertura vegetal e a estrutura da vegetação. As borboletas Riodininae muitas vezes são encontradas em “manchas de sol”, com estratificação vertical da vegetação, formando “arenas” (Callaghan, 1982). Grande parte das espécies pousa de asas abertas, frequentemente sob folhas (DeVries, 1997). Os adultos podem formar territórios de machos em topos de morro e regiões de clareiras (Brown, 1972) ou colônias mistas em áreas abertas, como trilhas e pequenas clareiras, onde podem ser encontrados em “banhos de sol” (Callaghan, 1978).

Em uma área de restinga no Rio de Janeiro, Callaghan (1978) observou colônias de *Menander felsina* próximas da planta hospedeira, bem como agrupamentos de machos que defendiam e patrulhavam seu território nas bordas das trilhas e clareiras.

O comportamento de formação de grupos de machos parece ser comum em Riodininae. Hall (2002a) observou no Equador machos do gênero *Panaropsis* sozinhos ou em pequenos grupos empoleirados em topos de morro, entre 10 e 15 m de altura, em folhas ensolaradas. Hall (2002b) encontrou machos do gênero *Chalodeta* em pequenos grupos em topos de morro, ao longo de rios ou trilhas sombreadas, geralmente nas primeiras horas da manhã ou no fim da tarde. Hall & Harvey (2002) observaram machos do gênero *Seco* empoleirados em pequenos grupos ao longo de rios ou em trilhas sombreadas. Machos de *Nymphidium* empoleiram-se em bordas de clareiras em florestas secundárias ou perturbadas durante à tarde (Callaghan, 1988). Machos do gênero *Dodona* empoleiram-se em grupos à espera de fêmeas em locais e horários determinados (Callaghan, 1997).

A localização das plantas hospedeiras também pode influenciar na distribuição das populações de Riodininae. As fêmeas de *Menander felsina* são extremamente vágas na procura de plantas hospedeiras e há uma baixa frequência de oviposição, podendo dar origem a pequenas populações locais (Callaghan, 1978). Nesse mesmo trabalho, o autor sugere que outras espécies do grupo se comportam de forma semelhante.

A distribuição temporal dos Riodininae é pouco conhecida. Uma maneira de melhorar esse conhecimento seria através do estudo do ciclo de vida destas borboletas, porém esta informação ainda não está disponível para a maioria das espécies (DeVries, 1997). No entanto, é possível estimar o ciclo de vida em cerca de três meses, através de alguns relatos (Callaghan, 1977, 1978, 1986, 1997). O desenvolvimento de *Synargis brennus*, da oviposição até pupa, demora 52 dias; o de *Menander felsina*, 63 dias; o de *Dodona egeon*, 44 dias; e o de *D.*

eugenes, 52 dias. Adultos de *Menander felsina* têm longevidade diferenciada entre os sexos, sendo quatro semanas para machos e cinco para fêmeas.

Muitas espécies só podem ser encontradas durante determinado período do ano, o que é um fenômeno ainda pouco entendido (Callaghan, 1985a). Não se sabe se mecanismos como diapausa e deslocamento para refúgios, presentes em outras borboletas (Delinger, 1986; Jones & Rienks, 1987), são utilizados por Riodininae em determinados períodos do ano. O que a maioria dos pesquisadores relata são dados de presença e ausência destas espécies ao longo do ano.

Em uma área de restinga no estado do Rio de Janeiro, Callaghan (1978) estudou por 15 semanas a espécie *Menander felsina*, observando uma população pequena e constante, com cerca de 19 indivíduos. No entanto, relata que em visitas posteriores nas mesmas condições não encontrou a população. Em outro estudo, no Nepal, Callaghan (1997) observou picos de ocorrência das populações ao longo do ano no gênero *Dodona*, no qual os adultos são mais comuns antes do começo das chuvas.

Alterações meteorológicas podem influenciar a ocorrência do grupo, afetando o microclima. Estudos com outros grupos de borboletas revelam limites superiores e inferiores de temperatura para a sua ocorrência e faixas ótimas de atividade. O vento e a umidade relativa do ar podem agir em conjunto com a temperatura, alterando estas faixas de ocorrência (Clench, 1966; Zalucki, 1982; Malcolm *et al.*, 1987). Como outros grupos de borboletas, os Riodininae apresentam comportamento termorregulatório (Callaghan, 1978) e parecem preferir temperaturas acima de 24°C (Callaghan, 1985a).

O clima também pode afetar indiretamente a ocorrência de Riodininae, através da sua influência na vegetação por meio de chuvas e períodos de estiagem. Larvas alimentam-se de folhas tenras e novas (DeVries, 1997) e devem sofrer com a falta de alimento adequado durante a estiagem.

A diversidade da flora é um fator de favorece a concentração de Riodininae (Brown, 1972). Este grupo apresenta a maior diversidade de plantas hospedeiras entre as borboletas (Tabela I.4). Há espécies monófagas e polífagas, sendo que algumas podem ter diferentes dietas dependendo da sua localização geográfica, sendo monófagas em uma localidade e polífagas em outra. No entanto, os registros de plantas hospedeiras ainda são desconhecidos para três quartos das espécies e restritos a uma única região geográfica e/ou registros únicos de criação em

cativeiro. Espécies mirmecófilas podem ser monófagas ou polífagas, mas quase invariavelmente alimentam-se também de nectários extra-florais (DeVries, 1997).

Tabela I.4: Famílias de plantas hospedeiras, segundo DeVries (1997), pp. 257-259, dos gêneros de Riodininae estudados neste trabalho, classificados por tribo.

Helicopini	
<i>Anteros</i>	Melastomataceae, Vochysiaceae
<i>Sarota</i>	Lejeuneaceae
Incertae sedis	
<i>Cremna</i>	Orchidaceae
<i>Napaea</i>	Bromeliaceae
<i>Emesis</i>	Sterculiaceae, Nyctaginaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Ranunculaceae, Olacaceae, Fabaceae, Myrtaceae
Mesosemiini	
<i>Mesosemia</i>	Rubiaceae
<i>Perophthalma</i>	Rubiaceae
Nymphidiini	
<i>Adelotypa</i>	Fabaceae
<i>Ematurgina</i>	?
<i>Mycastor</i>	?
<i>Synargis</i>	Fabaceae, Lecythidaceae, Sapindaceae, Polygalaceae, Bignoniaceae, Dilleniaceae, Euphorbiaceae, Sterculiaceae, Loranthaceae
<i>Theope</i>	Euphorbiaceae, Bombacaceae, Cecropiaceae, Convolvulaceae, Lecythidaceae, Fabaceae, Sterculiaceae
Riodinini	
<i>Calephelis</i>	Asteraceae
<i>Lasaia</i>	Fabaceae
<i>Lemonias</i>	Euphorbiaceae
<i>Melanis</i>	Fabaceae
<i>Parcelia</i>	?
<i>Pheles</i>	Malpighiaceae
Symmachiini	
<i>Mesene</i>	Fabaceae, Sapindaceae, Violaceae
<i>Panaropsis</i>	?
<i>Phaenochitonia</i>	?
<i>Pirascia</i>	Melastomataceae
<i>Stichelia</i>	Melastomataceae ?
<i>Symmachia</i>	Melastomataceae, Ulmaceae

Algumas espécies apresentam associações mutualísticas com formigas durante a fase larval (DeVries, 1997). *Synargis brennus*, uma espécie mirmecófila de restinga, alimenta-se de *Dalbergia ecastophylla*, que tem nectários atrativos a formigas dos gêneros *Camponotus* e *Azteca*, sendo cuidada por formigas, que protegem a larva a partir do segundo estágio. As larvas atraem as formigas através de papilas vibratórias e produzem uma secreção adocicada que é consumida por elas (Callaghan, 1986). *Menander felsina*, também de restinga, alimenta-se de *Norantea brasiliensis* e apresenta, a partir do terceiro estágio, interações com formigas *Camponotus crassus* que visitam a planta e se alimentam das secreções produzidas pela larva

(Callaghan, 1977). A mirmecofilia dentro do grupo ocorre principalmente em espécies da tribo Nymphidiini, sendo encontrada em cerca de 30% das espécies da subfamília (DeVries, 1997).

Possivelmente espécies mirmecófilas estão sujeitas a fatores limitantes um pouco diferentes das outras espécies (Pierce, 1988), o que pode influenciar na sua distribuição no tempo e no espaço.

A alimentação de borboletas adultas também pode ser diferente de acordo com a região geográfica em que estão localizadas (DeVries, 1997). Em regiões temperadas borboletas geralmente se alimentam de néctar, mas nos trópicos foi observada uma maior variedade de substratos (Hall & Willmott, 2000). Adultos de Riodininae alimentam-se de bactérias e algas, encontradas na terra ou em folhas molhadas, e também de fezes, pólen, carniça ou néctar (Callaghan, 1997; Hall & Willmott, 2000). A quantidade de nutrientes da planta hospedeira pode determinar a escolha do alimento na fase adulta (Hall & Willmott, 2000).

Faltam informações básicas sobre a biologia e a ecologia para a maioria das espécies do grupo (Brown Jr., 1993; DeVries, 1997). A subfamília ainda é pouco representada em estudos ecológicos, não havendo ainda descrições da ecologia das comunidades de Riodininae no Brasil.

A história natural destas borboletas Neotropicais inclui características muito particulares (DeVries, 1997). Uma melhor compreensão destas comunidades é necessária para a sua conservação. Isto exige estudos que avaliem simultaneamente padrões temporais e espaciais de diversidade de espécies (DeVries & Walla, 2001). Existindo o conhecimento adequado destas borboletas, algumas espécies poderiam ser utilizadas para monitoramento ambiental (Brown Jr., 1993).

A distribuição espacial de determinada espécie ou grupo geralmente varia, dependendo do período em que foi feito o estudo. A diversidade e a abundância em uma mesma área variam sazonalmente (DeVries e Walla, 2001). A amostragem do grupo deve ser feita intensivamente ao longo de todo o ano (Callaghan, 1985), uma vez que o número de organismos e os limites de ocorrência de uma comunidade podem se alterar com o tempo (Gilbert, 1988). As análises temporais (veja Capítulo II: Análise Temporal) e espaciais (veja Capítulo III: Análise Espacial) estão interligadas, mas foram tratadas em capítulos diferentes neste estudo para facilitar a compreensão.

Objetivos

Este trabalho teve por objetivo ampliar o conhecimento sobre a ecologia de comunidades da subfamília Riodininae a fim de possibilitar, em conjunto com estudos futuros, o seu uso como indicador ambiental. Para tanto procurei caracterizar uma comunidade de Riodininae, em um sítio de cerrado na gleba Pé de Gigante (Parque Estadual de Vassununga), Estado de São Paulo, verificando sua distribuição, diversidade e abundância no tempo (ao longo dos meses) e no espaço (diferentes trilhas), bem como analisar a influência da cobertura de dossel e de fatores climáticos (vento, temperatura) na ocorrência do grupo. As principais questões abordadas foram:

- ❖ Qual a estrutura da comunidade de Riodininae?
- ❖ Como se modificam a composição de espécies e a abundância do grupo ao longo do ano?
Provavelmente existem períodos de ocorrência e ausência de espécies, conforme foi observado em outros estudos com Riodininae (Callaghan, 1978, 1997). Cada espécie possivelmente contribui com um pequeno número de indivíduos (Callaghan, 1978).
- ❖ Qual a relação entre temperatura, umidade relativa, chuva e vento e os padrões de distribuição temporal observados?
A temperatura, em conjunto com outros fatores microclimáticos limita a ocorrência de borboletas (Clench, 1966; Zalucki, 1982; Malcolm *et al.*, 1987) e deve exercer um efeito semelhante neste grupo de borboletas, observado anteriormente por Callaghan (1985a).
- ❖ As trilhas são similares em composição e abundância de espécies?
Trilhas com características distintas em um mesmo macro-ambiente podem gerar listas de espécies distintas, bem como diferenças nas abundâncias de espécies encontradas (DeVries, 1997).
- ❖ Os indivíduos estão igualmente distribuídos ao longo das trilhas?
Provavelmente existem pontos das trilhas como clareiras, com razoável estratificação vertical da vegetação que podem atrair colônias ou grupos de machos (Callaghan, 1978).
- ❖ Qual a influência da abertura do dossel na distribuição dos indivíduos ao longo das trilhas?
Algumas espécies preferem ambientes mais ensolarados, outras porções mais sombreadas (Callaghan, 1985a; Hall, 2002a; Hall & Harvey, 2002). Provavelmente as espécies presentes do Pé de Gigante apresentam diferenças quanto à preferência por microhabitat.

Capítulo I: Caracterização da comunidade

Introdução

A distribuição de abundância das espécies é a descrição mais completa que se pode ter da diversidade de uma comunidade (Pielou, 1975; Magurran, 1988). Modelos de espécie-abundância são ferramentas úteis para detectar padrões ou tendências, gerar hipóteses testáveis sobre a organização das comunidades (Ludwig & Reynolds, 1988) e facilitar a comparação entre elas (Pielou, 1975). No entanto, a escolha de determinado modelo deve obedecer a critérios específicos; não se deve simplesmente testar o ajuste aos dados de todo e qualquer modelo disponível na literatura (Magurran, 1988), pois, segundo Tokeshi (1993), enquanto um conceito sem metodologia pode levar a uma análise espúria, o emprego de uma metodologia sem conceito pode gerar uma análise irrelevante, falsa e enganadora.

Tokeshi (1993) descreveu os modelos de espécie-abundância, classificando-os em duas categorias: os estatísticos, que simplesmente descrevem matematicamente os padrões de abundância, e os biológicos, que se propõem a explicar os processos ecológicos que originariam tais padrões. O ajuste a estas duas categorias de modelos obedece a pressupostos distintos: os modelos biológicos requerem um grande número de repetições ($n > 10$), pois um único conjunto de abundância observada da comunidade provavelmente não coincide com o esperado teórico de um modelo estocástico. Além disso, é necessária uma baixa variação no total de espécies encontradas nestas repetições, de forma que as espécies comuns representem 95% da amostra, a fim de gerar o esperado teórico comparável. Os modelos estatísticos, por outro lado, apresentam a vantagem de poderem ser testados com um conjunto único de dados (Pielou, 1975; Tokeshi, 1993). A comunidade deste estudo apresentou grande variação no número de espécies ao longo do ano, adequando-se apenas aos pressupostos dos modelos estatísticos, em relação aos quais foram testados diversos dos seus parâmetros e resultados.

Área de Estudo - Histórico

O Parque Estadual de Vassununga (PEV), localizado no município de Santa Rita do Passa Quatro, região nordeste do Estado de São Paulo, é uma unidade de conservação de proteção integral, criada em 26 de outubro de 1970 pelo Decreto Estadual n.º 52.546, sob a responsabilidade do Instituto Florestal do Estado de São Paulo. A motivação maior, conforme

consta no referido documento de criação da unidade, foi “preservar as maiores e mais belas florestas de jequitibás vermelhos ainda existentes” e, “a alta conveniência de conservar também amostras representativas de outros tipos de vegetação, como a floresta de várzea e a savana xeromorfa, existentes na mesma área”. Suas origens, no entanto, remontam ao final da década de 60, quando a Usina Açucareira Vassununga entrou em processo de falência, tendo que transferir suas terras ao Estado para o pagamento de dívidas. Inicialmente, cinco glebas de terras foram destinadas ao Estado: Capão da Várzea, com vegetação ripária, Capetinga, Praxedes e Maravilha, com floresta estacional e exemplares enormes de jequitibás; e Pé de Gigante contendo vegetação de cerrado (Bertoni *et al.*, 1997).

O Estado receberia ainda mais uma porção de terras de cerrado, de cerca de 1.000 ha, que seria concedida ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para pesquisas ecológicas e constituiria a Estação Ecológica de Mangaíba (Pivello *et al.*, 1998). Estas terras nunca foram incorporadas devido a imprecisões na demarcação, mas o acordo gerou, a partir de 1971, uma longa disputa judicial entre a Universidade de São Paulo e o Instituto Florestal, quando o PEV recebeu outra gleba de floresta estacional (Decreto 52.720, de 12/03/71), a Capetinga Leste, e excluiu a gleba Pé de Gigante. Cumprindo o acordo estabelecido entre Estado e USP, esta gleba de cerrado viria a constituir a Estação Ecológica de Mangaíba.

Em 1990, o Decreto Federal 99.275, de 06/06/1990, transformou a gleba Pé de Gigante em Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE), uma categoria provisória de unidade de conservação que tem por objetivo a preservação dos recursos naturais até a definição dos objetivos para a área.

Finalmente, em 3 de julho de 1997, foi assinada uma resolução conjunta entre a Universidade de São Paulo e a Secretaria do Meio Ambiente, através do Instituto Florestal (SMA/USP 1/96), que reincorporou a gleba Pé de Gigante ao PEV.

As características do PEV estão descritas mais detalhadamente no Anexo I, através de texto de autoria do engenheiro florestal Heverton José Ribeiro, diretor do parque.

Caracterização da Área

A descrição a seguir é válida para todo o estudo, mas será descrita apenas neste capítulo.

A gleba Pé de Gigante localiza-se no município de Santa Rita do Passa Quatro, Estado de São Paulo (21°36'31" - 21°39'00"S e 47°36'40" - 47°39'13"W), às margens da rodovia

Anhangüera (SP-330), entre os quilômetros 254 e 258. Apresenta uma área de 1.212,92 ha, com altitudes variando de 590 a 740 metros (Mesquita Jr., 1988).

O município localiza-se na borda leste da Bacia do Paraná, sobre a formação Santa Rita do Passa Quatro, constituída principalmente por areias finas, provenientes de depósitos aluvionares do terciário (Almeida *et al.*, 1981). Quanto à geomorfologia (Massoli, 1981), predominam as Cuestas Basálticas, constituídas de arenitos e basaltos. Os basaltos originam em geral solos férteis, enquanto os arenitos formam solos moderados a pobres sujeitos a erosão e ao aparecimento de voçorocas. Uma imensa voçoroca em formato de pegada humana, em decorrência da ação erosiva do Córrego Paulicéia deu origem ao nome “Pé de Gigante” (Figura 1.1).

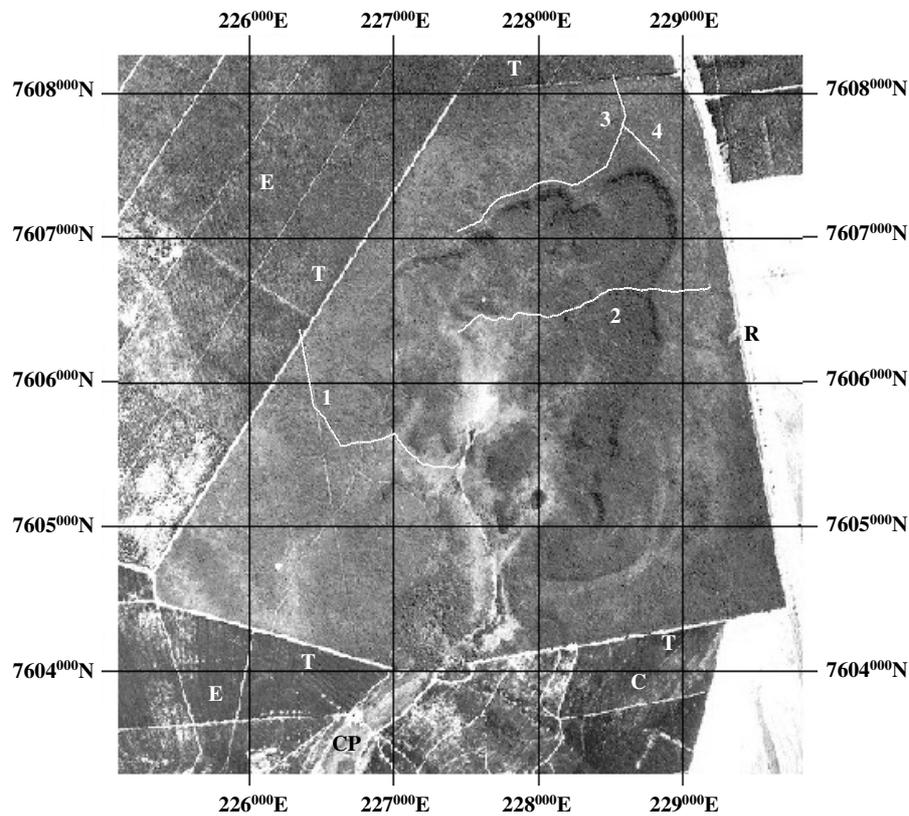


Figura 1.1: Foto aérea da gleba Pé de Gigante, com coordenadas em UPS 23K (E) e UTM (N). Cada quadrante representa 1 Km². As áreas mais escuras apresentam maior cobertura vegetal que as áreas mais claras. Os números 1, 2, 3 e 4 correspondem às trilhas percorridas durante este estudo. E. Cultivo de Eucalipto; C. Cultivo de cana-de-açúcar; CP. Córrego Paulicéia; T. Estrada de terra; R. Rodovia Anhangüera.

Predomina na região o latossolo vermelho escuro em associação ao latossolo vermelho-amarelo e às areias quartzosas. São solos de baixa fertilidade, ácidos, com baixos teores de carbono, baixa soma de bases e baixa capacidade de troca de cátions. No entanto, apresentam boas características físicas para o desenvolvimento radicular de plantas: são profundos, homogêneos, porosos e bem drenados. Menos comuns, ocorrem manchas de latossolo roxo, de textura mais argilosa e mais fértil, proveniente de derrames basálticos (Domingues *et al*, 1987; Oliveira *et al*, 1982).

O clima regional apresenta um período de estiagem bem marcada (maio a setembro) e chuvas no verão associadas a um aumento na temperatura, correspondendo ao clima Cwa na classificação de Köppen (1948).

A vegetação local apresenta-se em complexo mosaico de fisionomias de cerrado *sensu lato* incluindo campo sujo de encosta, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão, além de uma floresta estacional semidecidual, floresta ripária e campo úmido. Segue uma breve descrição das fisionomias abrangidas por este estudo (Batalha, 1997; Mesquita Jr., 1998):

- ❖ Campo úmido: ocorre na planície de inundação do Córrego Paulicéia, apresentando espécies típicas de solos úmidos ou periodicamente inundados, com grande concentração de espécies invasoras em manchas. Há predominância de gramíneas e ciperáceas de até 1 m de altura. Durante a estiagem toda a vegetação seca, rebrotando após as primeiras chuvas (Figura 1.2a).
- ❖ Campo cerrado: predomina o estrato herbáceo-subarbustivo de até 2 m de altura com árvores esparsas de 7 a 10 m. Grande parte das espécies perde suas folhas durante a estiagem.
- ❖ Cerrado *sensu stricto*: fisionomia predominante na área, composta por estrato herbáceo-subarbustivo contínuo e por arbustos e arvoretas de até 5 m de altura com grande adensamento. Algumas árvores emergentes de 7 a 10 m também são observadas. A maior parte das espécies é decídua (Figura 1.2b).
- ❖ Cerradão: predominam árvores de cerca de 10 m de altura, sem formação de um dossel contínuo, mas com uma camada contínua de serrapilheira. Os estratos inferiores são sombreados e apresentam microclima mais ameno. O componente herbáceo é pouco desenvolvido, constituído principalmente por plântulas do estrato arbóreo (Figura 1.2c).



Figura 1.2: Fisionomias presentes na área. **a.** Campo cerrado, **b.** Cerrado *sensu stricto*, **c.** Cerradão.

Apesar da crescente pressão agrícola no entorno do fragmento, onde são encontradas monoculturas de eucalipto, cana-de-açúcar e cítricos, foram avistados durante este estudo na área e nas proximidades mamíferos de médio porte como tamanduá-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*), lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*), jaritataca (*Conepatus semistriatus*), sauá (*Callicebus* sp.), capivara (*Hydrochaerus hydrochaeris*) e veado (*Mazama* sp.).

Métodos - Amostragem

Segundo Callaghan (1985a) a amostragem de Riodininae (Lepidoptera: Lycaenidae) deve ser feita extensa e intensivamente ao longo do ano todo, uma vez que há muitas espécies raramente encontradas e restritas a determinados períodos do ano.

Com exceção dos gêneros *Rhetus*, *Siseme*, *Ancyluris*, *Caria*, *Barbicornis*, *Notheme* e *Lasiaia*, os Riodininae não são atraídos para iscas ou armadilhas de qualquer tipo (DeVries, 1997; Callaghan, 1985a). Quando perturbados, fogem em vôo rápido, mas geralmente retornam para um ponto próximo do local de origem. Após alguns minutos, alguns indivíduos retornam ao próprio local de origem (Callaghan, 1978). Estas características favorecem o uso de censos visuais ou capturas com rede para a amostragem do grupo.

O método de amostragem descrito a seguir foi usado nas análises de todos os capítulos deste estudo, mas não será apresentado novamente.

As borboletas foram amostradas através de censos visuais realizados a pé, ao longo de quatro transecções, utilizando o método proposto por Pollard (1977) com algumas modificações. Estas transecções foram denominadas trilhas 1, 2, 3 e 4, nomenclatura utilizada nas análises deste estudo. As três primeiras trilhas são longas apresentando 1.830 (trilha 1), 1.900 (trilha 2) e 1.860m (trilha 3), enquanto a trilha 4 é menor, com 350m (Figura 1.1). A possibilidade de interpretação de um padrão de distribuição espacial através de uma transecção está representada na figura 1.3.

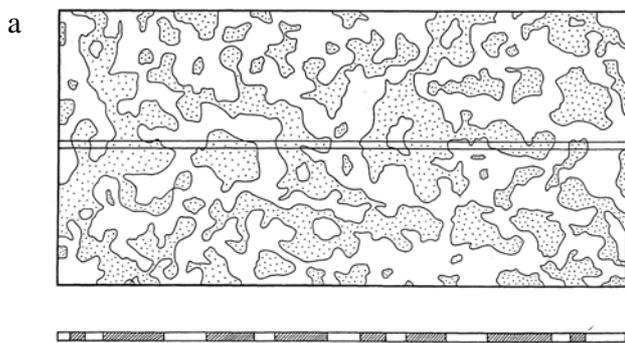


Figura 1.3: **a.** Padrão espacial de distribuição de um organismo (área sombreada) em um determinado local, cortado por uma transecção. **b.** A mesma transecção com manchas de alta densidade de organismos e intervalos entre estas. Fonte: Dale (1999), p. 2.

Cada trilha foi marcada em intervalos de 10m, referidos posteriormente na análise como unidades amostrais. As marcações foram feitas com tinta látex azul em placas de 5 x 4 cm, confeccionadas com caixas Tetrapak[®], utilizando a parte metálica do material para o registro. Estas placas foram furadas com furador para papelão (furo único) e fixadas em árvores, previamente marcadas com fita zebra de amarelo e preto. A placa foi fixada na fita com um pequeno arame revestido de plástico (fecho de pão). A marcação foi colocada nas árvores laterais da trilha, assistematicamente de ambos os lados, a cerca de 1,40 m de altura, permitindo visão ideal para a observadora.

Foram realizados 78 dias de amostragem divididos em censos de três dias, feitos em intervalos quinzenais durante 12 meses, entre setembro de 2002 e agosto de 2003. Cada amostragem durou de quatro a oito horas diárias, com início entre 0800 e 1000 horas e término entre 1400 e 1800 horas. Embora a velocidade da amostragem tenha sido padronizada, o tempo de percurso variou em função dos indivíduos observados, uma vez que foi necessária a parada para a anotação de cada indivíduo observado. Cada trilha foi percorrida a pé, por quatro vezes, em diversos horários ao longo do dia, sendo a amostragem da trilha curta (trilha 4) dividida em dois dias e das trilhas longas (trilhas 1, 2 e 3) realizada em um único dia. No primeiro dia do censo foi geralmente amostrada a trilha 1, no segundo as trilhas 2 e 4 e no terceiro dia as trilhas 3 e 4, com exceção de um único censo de amostragem em que a ordem teve que ser alterada por problemas logísticos. Esta metodologia foi adotada para que os quatro percursos fossem realizados no início e final da manhã e início e final da tarde. Uma vez que as trilhas localizavam-se distantes uma das outras foi necessário dividir o percurso da trilha 4 em dois dias de amostragem. Este procedimento, no entanto, não influenciou demasiadamente nos resultados, uma vez que os censos foram realizados em dias consecutivos, com condições climáticas bastante semelhantes.

Ao longo da amostragem a vegetação foi constantemente tocada com a ponta da rede entomológica para que indivíduos em repouso não observados voassem e fossem registrados, conforme foi sugerido por Moore (1975).

As amostragens foram realizadas preferencialmente em dias ensolarados e quentes (Pollard, 1977; Walpole & Sheldon, 1999), sendo suspensas sob chuva forte. Em dias chuvosos, as amostragens foram consideradas válidas quando pelo menos dois percursos foram realizados por trilha; caso contrário, tiveram que ser refeitas em outro dia, com melhores condições

meteorológicas. Somente um dos censos teve que ser suspenso no segundo dia e adiado por uma semana devido a fortes chuvas que impediram o prosseguimento da amostragem.

Foi registrado o número de indivíduos observados por espécie em cada unidade amostral da trilha. Como não houve marcação de indivíduos é possível que um mesmo indivíduo tenha sido contado mais de uma vez, durante um dia de amostragem, porém não no mesmo percurso da trilha. Para cada indivíduo observou-se o substrato escolhido para pouso, a posição em relação ao substrato, a altura do pouso ou vôo e qualquer particularidade em relação ao comportamento como confronto ou cópula.

Os indivíduos foram identificados até o nível de espécie ou gênero. As identificações foram feitas visualmente no campo na maior parte das vezes, conforme propõe Pollard (1977). Quando não foi possível uma identificação visual, o animal foi coletado com o auxílio de rede entomológica, acondicionado em um pequeno envelope, congelado e levado ao laboratório para identificação. Estes animais foram preparados e depositados no Museu de História Natural da Unicamp, constituindo uma coleção de referência para este trabalho. O método de Pollard (1977) permite maior acúmulo de espécies e indivíduos, no entanto nem sempre é possível identificar as espécies observadas (Walpole & Sheldon, 1999), de forma que para este estudo foi preferível a utilização de um método híbrido, no qual havia coleta dos indivíduos não identificados no campo.

Para relacionar a abertura da copa com a ocorrência de indivíduos foram feitas fotografias com lente “olho de peixe” (8 mm) do dossel a cada 10 m, ao longo das trilhas. O percentual de abertura de copa foi calculado com o auxílio do programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999). O percentual de abertura de copa em cada unidade amostral foi calculado pela a média aritmética dos percentuais dos seus limites superior e inferior. Por exemplo, a abertura de copa da unidade amostral localizada entre 10 e 20 m da trilha 1, é a média aritmética dos percentuais de abertura de copa destes dois pontos da trilha.

A observação de borboletas através de transecções pode ajudar a detectar diferenças espaciais através da comparação de composição de espécies encontradas em cada porção da trilha (Pollard, 1975; Walpole & Sheldon, 1999). Estes dados puderam ser relacionados com os dados de abertura da copa. Este método também proporciona a comparação entre mudanças sazonais na composição de espécies, sobretudo quando é praticado a uma frequência mensal ou inferior (Natuhara *et al.*, 1998).

Para verificar em quais condições meteorológicas havia maior ocorrência de Riodininae, utilizei os dados de velocidade de vento, temperatura e umidade relativa do ar, provenientes de uma estação meteorológica do Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas (IAG) da USP, localizada na trilha 3. Esta estação realiza medições sistemáticas de dados climáticos a cada trinta minutos. Foram usados os dados referentes às datas e horários dos censos realizados.

Métodos - Análises

Previamente à escolha do modelo estatístico foi elaborado um gráfico de abundâncias das espécies em escala logarítmica na base 10 (*Whittaker-plot*). Por comparação visual, a distribuição gerada pareceu adequar-se tanto ao modelo de espécie-abundância de série logarítmica, quanto ao log normal.

Foi testado o ajuste (*goodness of fit*) da distribuição de abundância a ambos os modelos, de acordo com o método de Pielou (1975) utilizando o teste Kolmogorov-Smirnov de uma amostra, que é mais poderoso que o teste qui-quadrado (χ^2) para comparar pequenas amostras e frequências esperadas (Siegel, 1956; Zar, 1996). Uma vez que a escolha do método de construção de classes (oitavas) afeta os parâmetros estimados e o poder do teste de ajuste (Hughes, 1986; Colwell & Coddington, 1995), foi escolhido o método proposto por Williams (1964) com distribuição nas classes de abundância em log na base 3, no qual cada classe é um aumento geométrico do intervalo anterior e as fronteiras entre classes são igualmente espaçadas na escala logarítmica ($3^{n/2}$, sendo n = número de oitavas). Este método tem as vantagens de manter a independência das classes, sem a divisão de valores integrais e de não superestimar espécies raras (Lobo & Favila, 1999).

Para calcular a taxa de acúmulo de espécies, foi elaborada uma curva média de acúmulo de espécies (curva do coletor), com respectivo desvio padrão das amostras, utilizando o programa EstimateS 7.0 (Colwell, 2004), em 500 aleatorizações de 24 amostras quinzenais, sem reposição. Este processo permite a remoção do efeito da ordem da amostragem e garante que todas as amostras mantenham-se presentes em cada aleatorização, gerando uma curva de acumulação média com um número total de espécies igual ao observado. O formato desta curva permite avaliar o grau de amostragem da comunidade (Longino, 2000). Em comunidades completamente amostradas a curva atinge uma assíntota, indicando que novas amostragens contribuem com poucas ou nenhuma espécie nova em relação ao grupo. Essa curva foi comparada à curva

observada na ordem da amostragem para verificar a existência de diferenças entre amostras no tempo.

Foi estimado o número de espécies presentes na comunidade Pé de Gigante através dos índices de riqueza de espécies Chao 1, Chao 2 e Jacknife 1, com o auxílio do programa EstimateS 7.0 (Colwell, 2004).

Resultados

Foram feitas 1.297 observações de indivíduos, representantes de 42 espécies (Figura 1.4), distribuídos em seis tribos de Riodininae (Tabela 1.1). Symmachiini compreendeu 19% das espécies (Figura 1.5a e b) e representou a maior parte dos indivíduos observados (46%). Nymphidiini, única tribo presente na área de estudo com registros de espécies mirmeecófilas (DeVries, 1997), conteve o maior número de espécies (24%) e pouco menos de um terço das observações de indivíduos presentes na área (28%). *Theope nycteis*, desta tribo, contribuiu com 16% das observações de indivíduos, a maioria em um único mês. Riodinini apresentou proporções semelhantes em espécies (17%) e número de indivíduos (14%). As demais tribos (Helicopini, Mesosemiini e *Incertae sedis*) apesar de contribuírem com 40% das espécies encontradas, representaram somente 12% dos indivíduos observados.

O número de espécies encontrado na área (42) foi inferior ao estimado pelos índices Chao 1, Chao 2 e Jacknife 1 (Tabela 1.2). De acordo com estas estimativas da riqueza, existem mais espécies na área do que foram amostradas. O limite inferior de Chao 1 (entre 47 e 80 espécies) está mais próximo do observado na área, Chao 2 apresenta a maior amplitude dos índices (entre 53 e 127 espécies) e Jacknife 1 a menor amplitude (entre 52 e 63 espécies). Em amostragem fora do escopo deste estudo pude observar um indivíduo de *Lyropteryx apollonia*, o que acrescentaria mais um registro para a área, ainda permanecendo com um número de espécies inferior em relação ao esperado estimado pelos índices.

Entre as espécies observadas, 14% apresentaram mais de 50 indivíduos (dominantes), 26% de 11 a 50 indivíduos (comuns), 19% de 3 a 10 indivíduos (escassas) e 40% 1 e 2 indivíduos (raras). As seis espécies dominantes representaram 75% das ocorrências de indivíduos observados (Figura 1.6) e serão abordadas mais detalhadamente.

Tabela 1.1. Lista das 42 espécies de Riodiniinae e número de indivíduos observados, classificados por tribo. As letras entre parênteses indicam as espécies observadas alimentando-se de flores (f), suor (s) e no chão (c).

Helicopini	34	Incertae sedis	51	Mesosemiini	67
<i>Anteros formosus</i>	17	<i>Cremna thasus</i>	3	<i>Mesosemia bella</i>	1
<i>Anteros lectabilis</i>	13	<i>Emesis diogenia</i> (f,s)	34	<i>Mesosemia levis</i>	44
<i>Sarota chrysus</i>	4	<i>Emesis fatimella</i>	2	<i>Mesosemia melpia</i> (c)	19
		<i>Emesis lucinda</i>	1	<i>Mesosemia rhodia</i>	1
		<i>Emesis mandana</i> (s)	2	<i>Mesosemia</i> sp.	1
		<i>Emesis russula</i>	1	<i>Perophtalma tullius</i>	1
		<i>Emesis</i> sp.	7		
		<i>Napaea eucharila</i>	1		
Nymphidiini	363	Riodinini	182	Symmachiini	600
<i>Adelotypa sejuncta</i>	5	<i>Calephelis brasiliensis</i> (c,f)	168	<i>Mesene epalia</i> (c)	33
<i>Adelotypa violacea</i> (f)	22	<i>Lasaia agesilas</i> (f)	3	<i>Mesene phareus</i>	13
<i>Adelotypa zerna</i>	2	<i>Lemonias theodora</i>	1	<i>Panaropsis inaria</i> (f,s)	21
<i>Ematurgina axena</i> (f)	84	<i>Melanis</i> sp.	1	<i>Phaenochitonía cingulus</i>	113
<i>Mycastor leucarpis</i>	1	<i>Parcella amarynthina</i>	3	<i>Phaenochitonía fuliginea</i> (c,f)	240
<i>Synargis calyce</i>	40	<i>Pheles atricolor</i>	2	<i>Pirascça sagaris</i> (f)	161
<i>Synargis paulistina</i>	1	<i>Pheles strigosa</i>	4	<i>Stichelia bocchoris</i> (f)	12
<i>Synargis regulus</i>	1			<i>Symmachia phaedra</i> (f)	7
<i>Theope lycaenina</i>	1				
<i>Theope nycteis</i> (f)	206				



Figura 1.4: Borboletas da subfamília Riodiniinae, tribo Symmachiini. **a.** *Mesene epalia*, **b.** *Pirascça sagaris* (fêmea), **c.** *Phaenochitonía cingulus*, **d.** *Symmachia phaedra*.

A curva de distribuição de abundância de espécies (Figura 1.7) salientou esta grande desigualdade entre as abundâncias, com um pequeno número de espécies dominantes, uma cauda de espécies raras (13 com uma única ocorrência) e cerca de metade das espécies com abundâncias intermediárias. Este tipo de distribuição poderia ser descrito tanto pelos modelos estatísticos de série logarítmica quanto pelo log normal, que descrevem agrupamentos médios (Tokeshi, 1993), com um grande número de espécies de abundância intermediária (Magurran, 1988). Não houve ajuste da distribuição de abundância ao modelo log normal ($K-S d_{\max 0.05, 6, 42} = 9,748$; $0,02 > p > 0,01$), apenas ao modelo de série logarítmica ($K-S d_{\max 0.05, 6, 42} = 4,900$; $p > 0,05$; Figura 1.8), que apresenta maior número de espécies raras em relação ao modelo log normal.

Na série logarítmica, o número de espécies cresce indefinidamente com o tamanho da amostra, não havendo limite superior na curva do coletor (Pielou, 1975). A curva média de acumulação de espécies (Figura 1.9) adequou-se a este modelo, não atingindo nem sugerindo ainda uma assíntota da curva e corroborando a hipótese da presença de espécies ainda não amostradas presentes na área.

A curva média de acúmulo de espécies e a curva das espécies observadas apresentam inclinações diferentes (Figura 1.9). A curva média apresenta uma desaceleração mais suave, enquanto a curva das espécies observadas na seqüência de amostragem apresenta uma estagnação abrupta e uma nova fase de crescimento, no intervalo entre as amostras 9 a 17. Esse intervalo corresponde aos meses de janeiro a maio de 2003; em janeiro (auge da estação chuvosa) não foram observadas novas espécies, em fevereiro apenas uma; em março duas, em abril três e em maio (início da estação seca) 6. Isto parece indicar um padrão de distribuição temporal na subfamília, questão que é discutida no capítulo II.

Através da curva das espécies observadas na seqüência amostrada (Figura 1.9) pode-se observar que a maioria das amostras (54%) contribuiu com um pequeno número adicional de espécies (1 a 3). Após as duas amostras iniciais, apenas a amostra 17 mostrou incremento maior (5 espécies). Um terço das amostras não contribuiu espécie adicional.

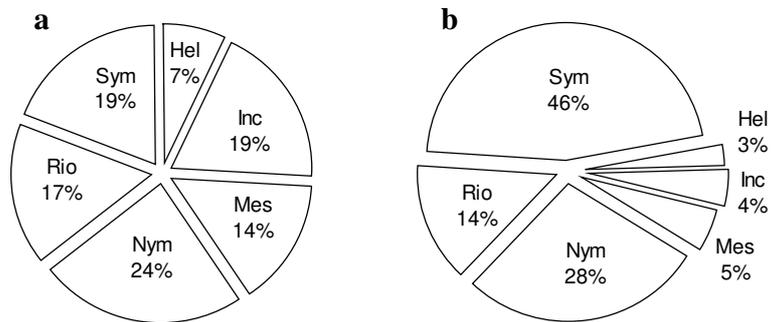


Figura 1.5: **a.** Distribuição de espécies em tribos. **b.** Distribuição das observações de indivíduos em tribos. (**Hel**) Helicopini, (**Inc**) *Incertae sedis*, (**Mes**) Mesosemiini, (**Nym**) Nymphidiini, (**Rio**) Riodinini, (**Sym**) Symmachiini.

Tabela 1.2: Índices de Estimativa de Riqueza \pm desvio padrão calculados para a Gleba Pé de Gigante

Chao 1	63,13	\pm	16,43
Chao 2	90,17	\pm	36,98
Jacknife 1	57,58	\pm	5,66

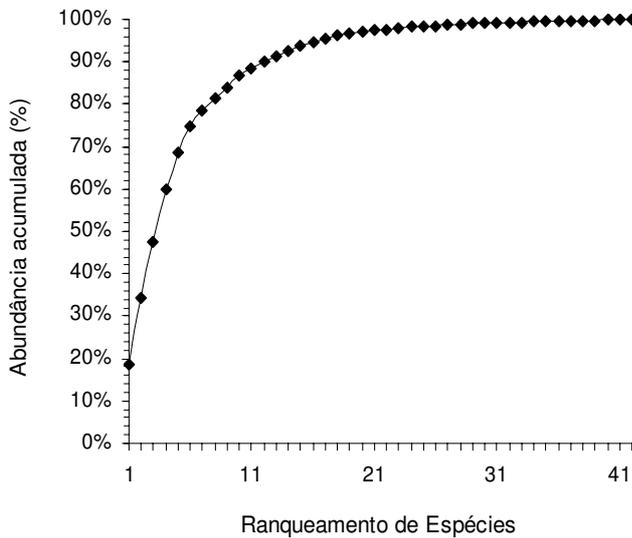


Figura 1.6: Abundância acumulada de espécies.

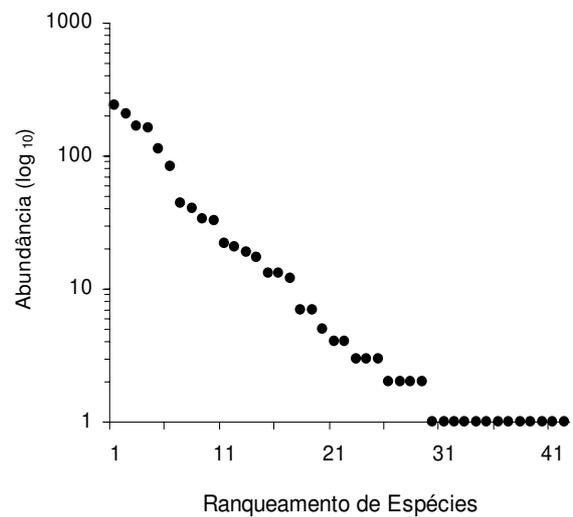


Figura 1.7: Distribuição de abundância de espécies.

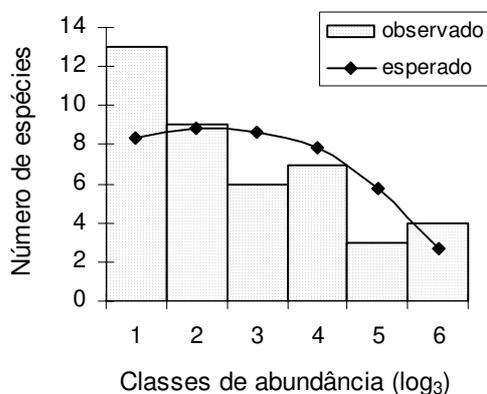


Figura 1.8: Distribuição de abundância de espécies de acordo com o método de Pielou (1975) para série logarítmica.

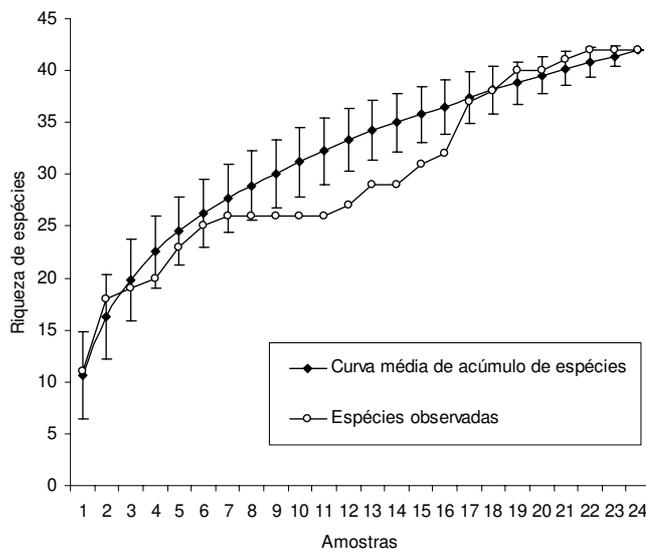


Figura 1.9: Curva média de acúmulo de espécies, com respectivos desvios-padrão em relação à curva de espécies observadas.

Discussão

A comunidade de Riodininae parece ser descrita pelo modelo de série logarítmica com pequeno número de espécies abundantes e uma grande proporção de raras. O padrão encontrado condiz com o observado em ambientes não saturados, onde a chegada de novas espécies ocorre em intervalos irregulares (Magurran, 1988). Neste modelo, não há limite superior na curva do coletor, pois o número de espécies cresce com o tamanho da amostra sem atingir a assíntota (Pielou, 1975).

DeVries *et al.*,(1997) e DeVries & Walla (1999, 2001) em estudos com borboletas frugívoras no Equador verificaram que estas comunidades se ajustam tanto ao modelo de série logarítmica quanto ao log normal. No entanto, a subfamília Riodininae parece apresentar uma maior proporção de espécies raras que esse grupo de borboletas, o que pode explicar seu ajuste apenas ao modelo de série logarítmica.

Conforme indicam a distribuição de abundâncias, a curva de acúmulo de espécies e os índices de estimativa de riqueza a lista de espécies de Riodininae presentes na gleba Pé de Gigante parece ainda estar bastante incompleta, uma vez que 31% das espécies (13) foram vistas apenas uma vez. Segundo DeVries (1997), a obtenção de um inventário completo em Riodininae

é mais difícil que em outros grupos de borboletas, pois ambientes adjacentes podem conter faunas diversas e seria humanamente impossível esquadrihar cada metro quadrado de uma dada área. Além disso, uma área arbitrariamente selecionada pode não conter grande parte das espécies presentes na comunidade daquela região; com baixa densidade de muitas espécies e de alto risco de não inclusão no inventário (Gilbert, 1988; Shapiro *et al.*, 2003).

Callaghan (1978), estudando *Menander felsina*, verificou a baixa frequência de populações desta espécie. Uma espécie amostrada em determinado período e local, muitas vezes não foi encontrada em visitas posteriores sob condições semelhantes. Com base neste estudo, propõe que outras espécies de Riodininae podem se estabelecer em pequenas populações locais.

De acordo com DeVries (1997) e Callaghan (1978), uma listagem mais completa poderia ser obtida, tanto pela inclusão de novas fisionomias do Pé de Gigante (o que foge aos objetivos deste estudo), quanto pela realização de novas amostragens nas mesmas trilhas. A probabilidade do encontro de outras espécies em novas amostragens pôde ser verificada em visita posterior à área, em que foi registrada uma nova espécie para a gleba (*Lyropteryx apollonia*).

A estratificação vertical verificada no grupo pode explicar a raridade de algumas espécies. Espécies como *Euselasia gyda*, *Ancyluris jurgensenii*, *Sarota gamelia* e *Synargis palaeste* permanecem na copa das árvores durante grande parte da sua vida adulta (DeVries, 1997). Com tal comportamento, dificilmente espécies de copa seriam avistadas e registradas neste estudo, embora pudessem estar presentes na área com razoável abundância. Apesar da altura do dossel no cerrado ser baixa, atingindo no máximo cerca de 10 m de altura (Batalha, 1997), esta hipótese não pode ser desconsiderada.

Outro fator que deve ser levado em consideração é a localização da área de estudo em uma região de cerrado. As borboletas deste grupo apresentam maior diversidade de espécies e abundância em áreas mais úmidas, como a floresta amazônica (veja Introdução, Tabela I.3, p. 5); áreas secas funcionam como barreiras para a dispersão de Riodininae, mais do que para outros grupos de borboletas. Apenas poucos gêneros são característicos de regiões abertas como o cerrado, entre estes estão: *Calephelis*, *Ematurgina*, *Thisbe*, *Audre* e *Emesis* (Callaghan, 1985; Brown Jr., 1993). Neste sentido, seria esperado um baixo número de espécies para o grupo, conforme obtido neste estudo, ao ser comparado com o grande número de espécies observadas em regiões florestais úmidas, como a Amazônia, onde podem ser observadas em um único dia de amostragem mais de cem espécies (K.S. Brown Jr, comunicação pessoal); Cacaúlândia e Alto

Juruá são bons exemplos de locais favoráveis à ocorrência do grupo, com registros de 320 e 253 espécies Riodininae, respectivamente (veja Introdução, Tabela I.3, p. 5).

Por outro lado, o cerrado não constitui um bioma pobre; há a presença de espécies endêmicas, mais adaptadas a áreas abertas e grande variedade de espécies que invadem a região nas porções mais úmidas, como as matas ciliares incrustadas no cerrado (Brown Jr. & Gifford, 2002). O cerrado do centro-oeste do Brasil apresenta razoável riqueza de espécies, representado pela região da Chapada dos Guimarães (152) e Brasília (138), enquanto em Itirapina, região de cerrado do Estado de São Paulo, há 62 espécies de Riodininae registradas (veja Introdução, Tabela I.3, p. 5). Estes números de espécies registrados para o cerrado são mais semelhantes aos valores estimados para o Pé de Gigante, através dos índices Chao e Jackknife.

No entanto diferentes áreas de cerrado podem conter faunas distintas. Alonso & Brown (2003) compararam as faunas de Riodininae presentes em Itirapina e Pé de Gigante através do índice de Sørensen, observando baixa semelhança entre as áreas (0,29). Esses autores atribuem esta baixa similaridade às diferenças nos solos, refletidas nas fisionomias e nas estruturas da vegetação encontradas nas áreas de Pé de Gigante e Itirapina, bem como pela provável diferença na composição da comunidade de formigas das áreas, que apresenta estreitas relações com a subfamília objeto deste estudo.

As espécies mirmecófilas dependem de associações complexas, envolvendo formigas, larvas de borboletas e plantas sob a influência de fatores físicos e biológicos (DeVries, 1997). Há registros de um alto grau de endemismo de borboletas mirmecófilas no cerrado, atingindo 40% em Riodininae (Brown Jr. & Gifford, 2002). Isto provavelmente está relacionado às específicas e intensas interações entre plantas, formigas e insetos herbívoros no cerrado (Oliveira *et al.*, 2002). No entanto, a proporção de espécies pertencentes a tribos mirmecófilas na gleba Pé de Gigante (24%) foi um pouco menor do que os cerca de 30% encontrados em outras áreas, como Cacaúlândia, Rondônia; Tambopata, Peru; La Selva, Costa Rica; e Jatun Sacha, Equador (DeVries, 1997).

Capítulo II: Análise Temporal

Introdução

Segundo Wolda (1988), a “fenologia” de um evento é a distribuição temporal do mesmo, que será “sazonal” se for previsivelmente recorrente no mesmo período durante o ano.

A fenologia, uma das mais velhas ciências da agricultura, se destina ao estudo do tempo de ocorrência de eventos biológicos. Nos dias de hoje, procura entender, modelar e prever os efeitos das estações e do tempo nos ciclos de vida de organismos (Shapiro *et al.*, 2003). Embora haja uma vasta literatura sobre as espécies consideradas “pragas” para agricultura, estudos sobre a fenologia de insetos são ainda esparsos e, entre estes, os de borboletas são insuficientes. A maior parte dos estudos foi feita em regiões temperadas, principalmente na Europa e nos Estados Unidos. Dos estudos em regiões tropicais, a maioria foi realizada no Brasil, Costa Rica ou Panamá. Grande parte dos dados provém de centros de pesquisa em entomologia (Wolda, 1988; Shapiro *et al.*, 2003). Muitos estudos lidam com insetos em geral, ou ao menos mais de uma ordem de insetos; dentre aqueles que cobrem apenas uma ordem, 42% versam sobre Lepidoptera ou Diptera (Wolda, 1988), e são baseados em contagem de espécies, não de indivíduos (Libert, 1994; Shapiro *et al.*, 2003). Há muito poucos estudos sobre insetos em regiões de cerrado (Pinheiro *et al.*, 2002).

O período de ocorrência de diferentes espécies de borboletas varia muito ao longo do ano; algumas são mais abundantes na estação seca, outras, na estação úmida e outras ainda parecem não apresentar qualquer padrão sazonal de ocorrência (Braby, 1995a).

Libert (1994) em Camarões, em uma área de clima e disponibilidade de recursos constante durante o ano, verificou pouca variação sazonal; das 176 espécies de borboletas mais abundantes, apenas 23% apresentaram um claro padrão de distribuição sazonal. Pinheiro *et al.* (2002), em uma área de cerrado no Brasil central, observaram uma diminuição de abundância de Lepidoptera durante o mês de maior precipitação. DeVries *et al.* (1997, 1999) e DeVries & Walla (2001), estudando comunidades de borboletas frugívoras no Equador, verificaram menor riqueza e abundância durante os meses de seca, que aumentou nos meses mais úmidos. Vasconcelos-Neto (1980) observou variações cíclicas em populações de Ithominae no Estado de São Paulo, associadas às estações seca e chuvosa; detectou um crescimento populacional de Ithominae na estação úmida interrompido na estação seca, período em que as espécies procuraram refúgio em

locais mais úmidos. Kemp (2001) verificou variação no padrão de ocorrência de *Hypolimnas bolina* (Nymphalidae) na Austrália, alternando períodos de alta abundância de indivíduos durante as chuvas e baixa abundância na seca, com deslocamento de indivíduos nesta estação para abrigos mais sombreados. Spitzel *et al.* (1993) detectaram, no Vietnã, mudanças na densidade e na composição de espécies de borboletas intra e inter-anos, que pareciam estar ligadas a variações no ciclo de chuvas e na fenologia das plantas hospedeiras.

Segundo Gilbert (1988), a influência do clima no crescimento de plantas hospedeiras pode explicar em parte os padrões de distribuição temporal de borboletas. Pollard (1988) mostrou flutuações populacionais anuais de Satyrinae na Inglaterra, provavelmente influenciadas direta e indiretamente pelas condições climáticas. Ehrlich & Gilbert (1973) e Ehrlich (1988) apontaram a distribuição de recursos alimentares para adultos e larvas entre os fatores que mais influenciam a distribuição das borboletas e conseqüentemente a sua estrutura populacional. O padrão de distribuição de recursos alimentares, provavelmente o maior fator de controle da estrutura de populações de borboletas não migratórias, está sob influência do clima regional.

A diminuição de insetos adultos em determinada área pode estar relacionada a uma série de outros fatores além de escassez de alimento, tais como presença de predadores, umidade do solo, aumento na insolação direta, velocidade do vento e flutuações de temperatura e umidade. Há uma tendência à diminuição de formas jovens de insetos nos trópicos durante a seca devido à redução de folhas novas, que por sua vez dependem do regime de chuvas (Janzen & Schoener, 1968; Wolda 1978; Braby, 1995a). Durante a seca há baixa produção de novas folhas e queda de folhas velhas. Além disso, folhas velhas são mais duras e cheias de compostos tóxicos não constituindo alimento adequado às larvas. Com as primeiras chuvas, inicia-se nova produção de folhas nas regiões tropicais havendo maior quantidade de recurso disponível (Wolda, 1978; Delinger, 1986).

Nos trópicos, a variação relacionada a sazonalidade é surpreendente, pouco conhecida e menos ainda entendida (Wolda, 1988, 1992). São necessários estudos de longa duração que possam ajudar no entendimento de padrões temporais dos insetos tropicais e, assim, da evolução da estrutura da comunidade. Estudos pontuais não refletem o padrão regional de uma comunidade ou população, pois embora haja pouca variação na temperatura em regiões tropicais, o regime de chuvas pode ser extremamente variável, alterando a duração e a intensidade das estações seca e úmida e provocando variações populacionais (Delinger, 1986; Braby, 1995a, b). A grande

quantidade de informação disponível em forma de inventários de curta duração, embora importante, não permite muita comparação espaço-temporal nem a detecção de padrões e tendências gerais. Estes estudos teriam muito mais validade se testados contra estudos mais extensos, iguais ou superiores a um ano. Esta abordagem pode ser encontrada nos trabalhos de Wolda (1992), de DeVries *et al.* (1997, 1999) e DeVries e Walla (2001).

Neste capítulo foi estudada a fenologia de uma comunidade de borboletas da subfamília Riodininae, durante um ano de coleta de dados, em área de cerrado com clima sazonal, com o objetivo de analisar o padrão de distribuição de indivíduos no tempo e ver se a composição de espécies varia no tempo. Também foi estudada a relação entre temperatura, umidade, chuva e vento e os padrões observados.

Métodos

A fim de facilitar a interpretação dos dados para as análises deste capítulo, as 24 amostras quinzenais foram agrupadas aos pares, de acordo com os meses de estudo, totalizando doze amostras mensais, salvo explicitação contrária.

Para testar a existência de sazonalidade na distribuição temporal de indivíduos das espécies mais abundantes, bem como para o total de Riodininae, foi realizada uma análise circular. Esta análise identifica os períodos do ciclo anual que apresentam picos de abundância e permite quantificar sua concentração e certos parâmetros biologicamente interessantes, tais como a medida de concentração r (que pode variar de 0 a 1) e s_0 , o desvio-padrão circular (Zar, 1996) nos períodos mensais, bimestrais, trimestrais e semestrais.

Para testar a uniformidade da distribuição das observações de borboletas durante os meses de estudo foi testado o ajuste (*goodness of fit*) em análise circular, através de um teste de χ^2 (Zar, 1996). A vantagem do uso do teste de χ^2 neste tipo de análise é que não é influenciado pela seqüência de categorias que ocorre na distribuição de dados. Outros testes como Kolmogorov-Smirnov podem apresentar resultados distintos em função do ponto inicial da distribuição, havendo a necessidade de uma adaptação para a sua correta utilização (Zar, 1996). Neste estudo, o ponto inicial da análise circular corresponde ao primeiro mês de observações, setembro de 2002.

A distribuição temporal das seis espécies mais abundantes, com mais de 50 observações, foi testada similarmente. No entanto, para facilitar a comparação visual entre as espécies, estas

foram representadas em gráficos lineares, separadas em duas categorias: espécies de tribos mirmecófilas e espécies de tribos não mirmecófilas.

Uma vez que as espécies do gênero *Phaenochitonina* apresentaram distribuições ao longo do ano muito semelhantes; *a posteriori*, fiz um teste de correlação de Pearson para verificar se havia relação entre a distribuição temporal das duas espécies, usando o programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003).

Para verificar se o número de indivíduos observados em cada amostra influenciava a riqueza de espécies de borboletas foi feita uma análise de regressão (Zar, 1996) utilizando o programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003), em 24 observações quinzenais de três dias.

Para verificar em quais condições climáticas foi encontrada maior quantidade de indivíduos de borboletas da subfamília Riodininae, fiz uma análise preliminar comparando gráficos de número de observações mensais, umidade relativa do ar e diagrama ombrotérmico (Thornthwaite & Mather, 1955), que permite verificar em quais meses há déficit hídrico real durante o período de estudo.

Em seguida, fiz análises de regressão entre os dados meteorológicos de velocidade de vento, temperatura e umidade relativa (variáveis independentes) e o número de observações mensais (variável dependente). Para tanto, agreguei cada uma das variáveis independentes em classes, de forma que as observações realizadas entre as temperaturas de 21,0 a 21,9°C, por exemplo, fizessem parte da faixa de temperatura de 21°C. Segui o mesmo procedimento para os dados de umidade relativa e vento. Os dados de umidade relativa do ar foram transformados em $\arcsen\sqrt{x}$ para se adequarem a uma distribuição normal, pré-requisito à análise em questão (Zar, 1996). Para eliminar o efeito da distribuição da variável independente, utilizei o número médio de observações de indivíduos em cada classe da variável independente analisada. Por exemplo: se a faixa de temperatura 21°C se repetiu por 50 vezes no período de estudo e houve 20 observações de indivíduos nesta faixa de temperatura, o cálculo seria: $20/50 = 0,4$ observações a 21°C temperatura. O programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003) foi utilizado para a realização das análises de regressão entre o número médio de observações de indivíduos e as variáveis meteorológicas (vento, temperatura e umidade relativa).

Para analisar a relação entre a chuva e a comunidade de Riodininae, em termos de abundância e riqueza fiz análises de regressão, usando o programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.*,

2003), entre pluviosidade total mensal (variável independente) e números de espécies e de observações mensais deste grupo (variáveis dependentes).

A diversidade de espécies de uma comunidade agrega em si duas medidas, a riqueza de espécies e a uniformidade (Magurran, 1988; Ludwig & Reynolds, 1988). Há três maneiras de medir a diversidade de uma comunidade: através de modelos de abundância de espécies, de índices de riqueza de espécies e de índices baseados na abundância proporcional de espécies (Magurran, 1988). No capítulo I foram analisados modelos de abundância de espécies e neste capítulo são analisados índices de riqueza e abundância de espécies.

A riqueza de espécies foi obtida pela contagem das espécies presentes em cada um dos meses de estudo. Esta é uma medida bastante informativa e muito utilizada em estudos de biodiversidade (Magurran, 1988). No entanto, apresenta as desvantagens de depender do tamanho da amostra ou do tempo gasto na amostragem (Ludwig & Reynolds, 1988) e de subestimar as espécies presentes na comunidade (Krebs, 1998). Para eliminar o efeito de tamanhos desiguais de amostras foi calculada a curva de rarefação de espécies (Hurlbert, 1971) para a comunidade e analisado individualmente cada um dos meses em relação a esta curva. A uniformidade das amostras nos diferentes meses de estudo também pôde ser estudada através das curvas de rarefação (Ludwig & Reynolds, 1988). Nesta análise foi usado o programa Analytic Rarefaction 1.3 (Holland, 2003), que emprega a fórmula proposta por Hurlbert (1971) para a obtenção do número esperado de espécies e variância proposta por Heck e colaboradores (1975):

$$E(S) = \sum_{i=1}^s \left\{ 1 - \left[\frac{(N - N_i)/n}{N/n} \right] \right\}$$

onde: $E(S)$ = número esperado de espécies; n = tamanho da amostra; N = número de indivíduos amostrados; N_i = Número de indivíduos na i ésima espécie.

Adicionalmente, calculou-se a uniformidade mensal pelo índice de Hill modificado (Alatalo, 1981), através da fórmula:

$$E = \frac{(1/\lambda) - 1}{e^{H'} - 1}, \text{ onde } E = \text{uniformidade e } H' = -\sum_{i=1}^{S^*} (p_i \ln p_i) \text{ (diversidade de Shannon-Wiener).}$$

Este índice é relativamente insensível ao número de espécies presentes na amostra, à ocorrência de espécies raras e ao tamanho da amostra (Ludwig & Reynolds, 1988).

A diversidade foi calculada pelo recíproco de Simpson (Ludwig & Reynolds, 1988), através da fórmula:

$$1/\lambda = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2}, \text{ onde } 1/\lambda = \text{recíproco de Simpson e } p_i = \text{proporção da espécie } i \text{ na comunidade.}$$

Este índice varia de 0 a s (número de espécies na amostra) e dá maior peso às espécies comuns presentes na amostra. Pode ser interpretado como o número de espécies abundantes necessárias para gerar a heterogeneidade observada (Ludwig & Reynolds, 1988; Krebs, 1998).

Assim como ocorre com os índices de diversidade, há muitas medidas de similaridade presentes na literatura e muita divergência a respeito de qual a melhor medida a ser utilizada (Krebs, 1998). A semelhança entre os meses foi analisada através de um índice de similaridade binário (baseado em presença e ausência) e outro quantitativo (baseado em dados de abundância de espécies).

Como medida de similaridade baseada em dados binários foi utilizado o índice de Sørensen (1948). Este índice dá maior peso a espécies comuns, ou seja, encontradas em duas áreas, e é calculado através da fórmula:

$$S_s = \frac{2a}{2a+b+c}, \text{ onde } S_s = \text{coeficiente de similaridade de Sørensen, } a = \text{espécies presentes simultaneamente nas amostras A e B, } b = \text{espécies presentes exclusivamente na amostra B, } c = \text{espécies presentes exclusivamente na amostra A.}$$

A similaridade baseada em dados quantitativos foi medida através do índice de Similaridade de Morisita (1959). Uma grande vantagem deste índice é sua relativa independência em relação ao tamanho da amostra, exceto para amostras muito pequenas (Krebs, 1998). Varia de 0 (nenhuma similaridade) a 1 (total similaridade), sendo calculado pela fórmula:

$$C = \frac{2 \sum_i^n X_{ij} X_{ik}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_j N_k}$$

onde: C = índice de similaridade de Morisita, X_{ij} = número de indivíduos da espécie i na amostra j, X_{ik} = número de indivíduos da espécie i na amostra k, N_j = número total de indivíduos presentes na amostra j, N_k = número total de indivíduos presentes na amostra k,

$$\lambda_1 = \sum_i^n \frac{X_{ij}(X_{ij}-1)}{N_j(N_j-1)} \text{ e } \lambda_2 = \sum_i^n \frac{X_{ik}(X_{ik}-1)}{N_k(N_k-1)}$$

A posteriori, para analisar a variação da similaridade ao longo do tempo, calculei a média das diagonais da tabela de Morisita (ver Tabela 2.2), de forma que a média da primeira diagonal corresponde à similaridade de meses consecutivos; a da segunda diagonal corresponde à similaridade de meses com intervalo de um mês; a da terceira diagonal corresponde à similaridade de meses com intervalo de dois meses e assim por diante.

Resultados

A subfamília Riodiniinae distribuiu-se de forma agregada em trimestres e semestres (Tabela 2.1). Dentre as espécies mais abundantes, as duas espécies mirmecófilas (*Theope nycteis* e *Ematurgina axena*) apresentaram distribuição agregada, inclusive no período mensal. *Calephelis brasiliensis* mostrou agrupamentos a partir de períodos bimestrais; *Pirascca sagaris* e *Phaenochitonia cingulus* a partir de períodos trimestrais; e *Phaenochitonia fuliginea* mostrou agrupamento apenas quando foi considerado o semestre.

A ocorrência de Riodiniinae não se deu uniformemente ao longo do ano ($\chi^2 = 684,554$; $p < 0,001$). Existiram dois períodos distintos: um de baixo número de observações de indivíduos, com duração de setembro de 2002 a fevereiro de 2003, denominado neste estudo “baixa estação” e outro de alto número de observações, com duração de março a agosto de 2003 denominado “alta estação” (Figura 2.1). Os meses de março, abril e maio concentraram 53% das observações, atingindo mais de 200 ocorrências mensais. Nos meses de junho, julho e agosto foram registrados cerca de 28% dos indivíduos, representando uma razoável queda em relação ao trimestre anterior. No semestre incluindo setembro de 2002 a fevereiro de 2003, foi registrado o menor número de observações, correspondendo apenas a 19% das ocorrências.

A relação entre o número de observações de indivíduos (variável independente) e a riqueza de espécies (variável dependente), foi descrita por uma curva geométrica ($y = 2,09x^{0,42}$; $R^2 = 0,689$; $p < 0,00001$), na qual o número de espécies aumenta com o número de indivíduos amostrados (Figura 2.2).

Tabela 2.1: Coeficiente de agregação e desvio-padrão circular para os indivíduos da subfamília Riodiniinae e as seis espécies mais abundantes. Os valores em negrito correspondem aos valores que mostraram agregação temporal.

Taxon	mensal		bimestral		trimestral		semestral	
	r	S ₀						
Riodiniinae	0,2511	95,2663	0,4063	76,9302	0,5139	66,1031	0,9834	10,6101
<i>Phaenochitonina fuliginea</i>	0,2209	99,5660	0,3152	87,0889	0,1396	113,6166	0,6728	50,9907
<i>Theope nycteis</i>	0,9263	22,4671	0,9923	7,2620	0,9918	7,2620	0,9918	7,2620
<i>Calephelis brasiliensis</i>	0,3384	84,3806	0,7244	46,0484	0,6068	57,2514	0,7762	40,8051
<i>Pirascuca sagaris</i>	0,1112	120,1361	0,4322	74,2342	0,6900	49,3585	0,8790	29,0993
<i>Phaenochitonina cingulus</i>	0,4391	73,5199	0,1030	122,163	0,5479	62,8417	0,9800	11,5171
<i>Ematurgina axena</i>	0,6603	52,2313	0,7638	42,0402	0,4534	72,1046	0,9167	23,8515

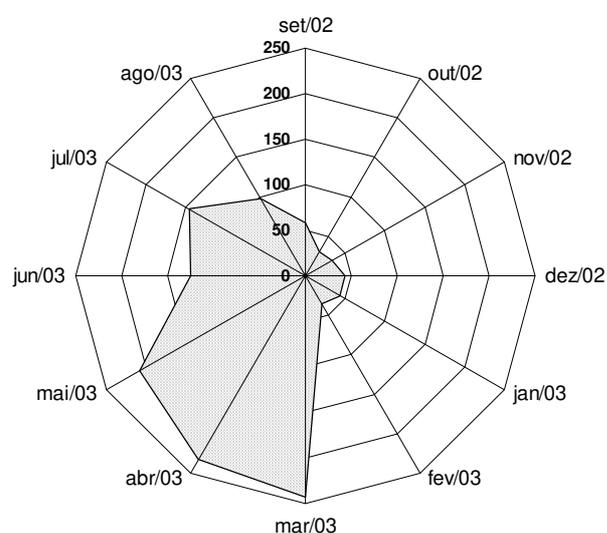


Figura 2.1: Gráfico circular do número de indivíduos de Riodiniinae observados durante os meses de estudo.

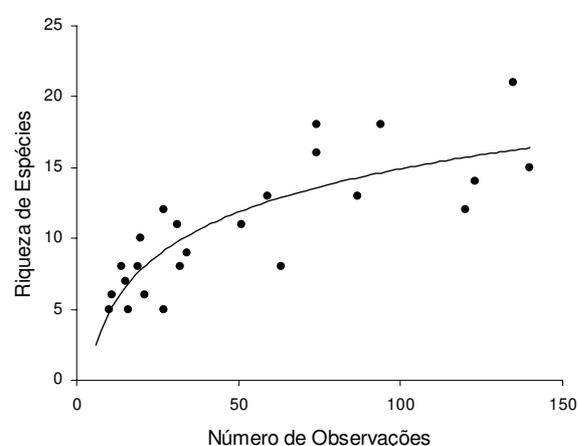


Figura 2.2: Relação entre o número de indivíduos observados e a riqueza de espécies, ao longo de 24 amostragens quinzenais.

As espécies dominantes também não se distribuíram uniformemente ao longo dos meses. As duas espécies de tribos mirmecófilas (Figura 2.3) mostraram distintos picos de abundância. *Theope nycteis* ($\chi^2 = 1379,98$; $p < 0,001$) teve um grande pico em março-abril enquanto *Ematurgina axena* ($\chi^2 = 200,86$; $p < 0,001$) apresentou dois picos, um em dezembro e outro em abril-maio.

As tribos de espécies não-mirmecófilas (Figuras 2.4 e 2.5) estiveram presentes na maioria das amostragens, com maior abundância de março a agosto, período de alta estação.

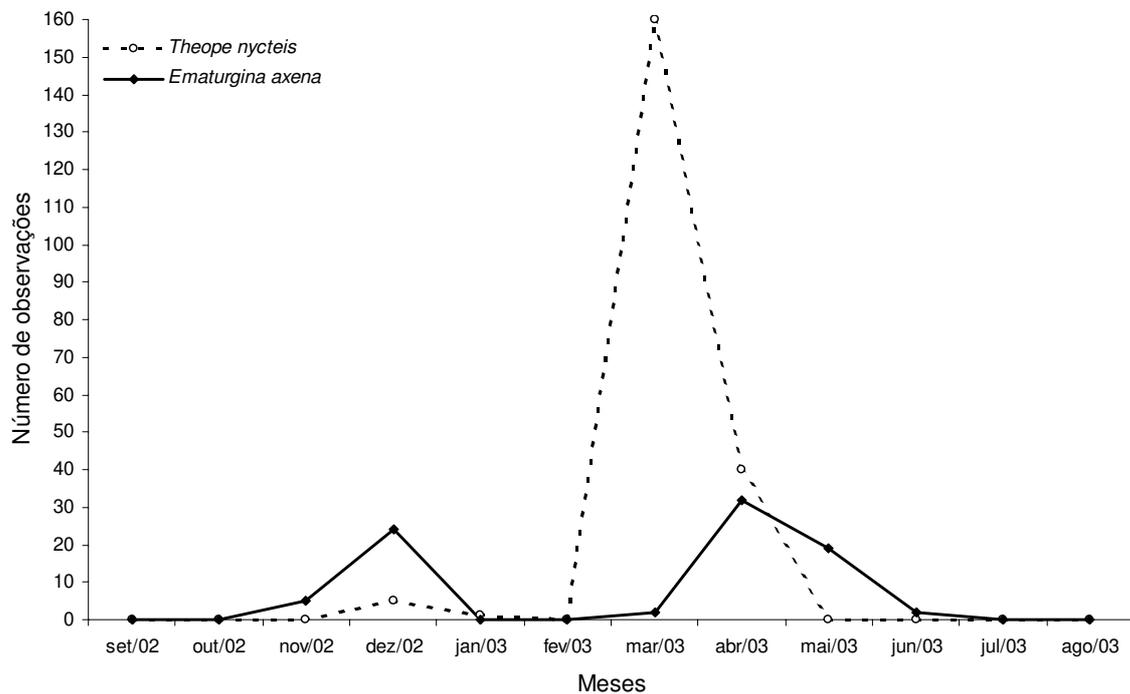


Figura 2.3: Número de observações das espécies mais abundantes de tribos mirmecófilas.

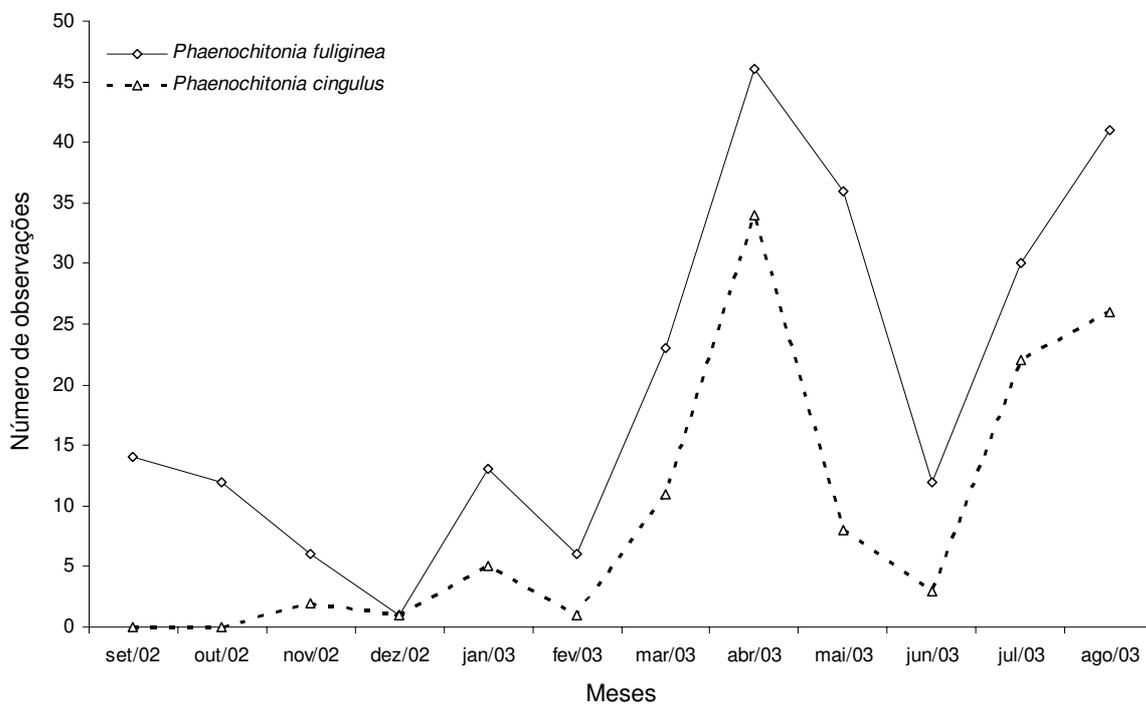


Figura 2.4: Número de observações das espécies mais abundantes de tribos não mirmecófilas: gênero *Phaenochitonia*.

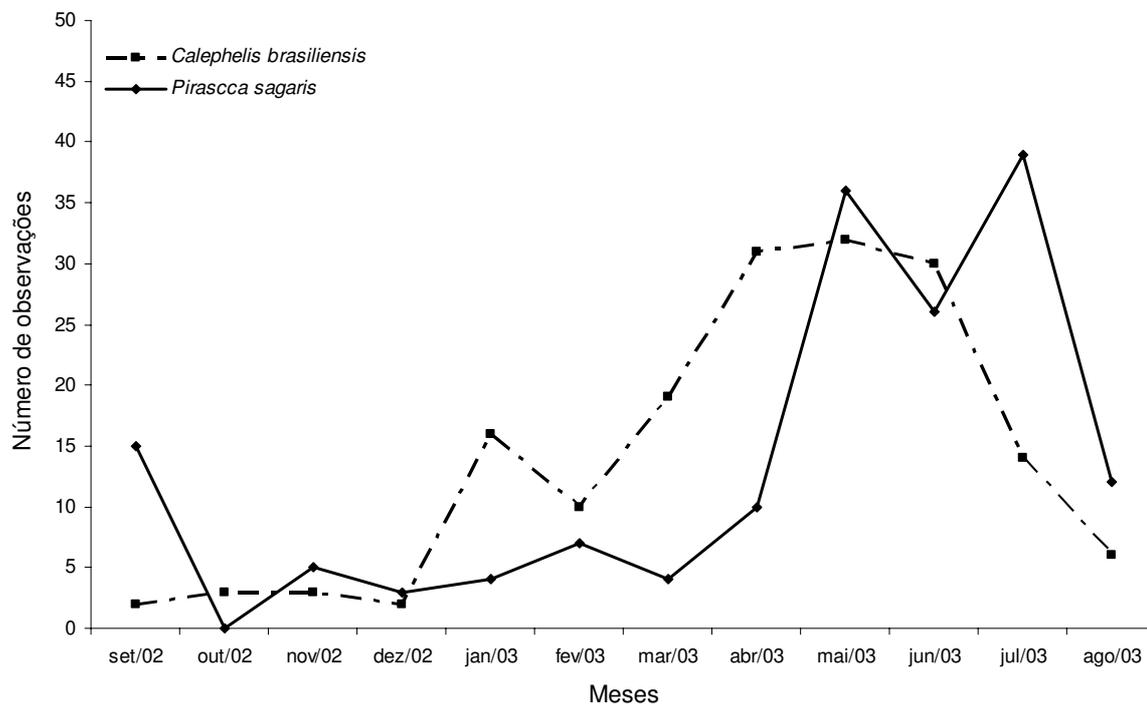


Figura 2.5: Número de observações das espécies mais abundantes de tribos não mirmecófilas: gêneros *Pirascca* e *Calephelis*.

Phaenochitonina fuliginea ($\chi^2 = 122,40$; $p < 0,001$) teve 78% das observações neste período, concentradas sobretudo nos meses de abril-maio e julho-agosto (Figura 2.4). *Phaenochitonina cingulus* apresentou 92% das suas ocorrências na alta estação ($\chi^2 = 156,84$; $p < 0,001$), com maior número de indivíduos observados em abril e julho-agosto (Figura 2.4). Embora *P.cingulus* apresente menor número de indivíduos, as curvas observadas para as duas espécies do gênero *Phaenochitonina* são bastante semelhantes. A distribuição mensal das duas espécies apresentou uma correlação significativa ($r_{\text{Pearson}} = 0,889$; $p = 0,001$).

Calephelis brasiliensis mostrou 79% das suas ocorrências na alta estação ($\chi^2 = 107,71$; $p < 0,001$), com maior abundância de abril a junho (Figura 2.5). *Pirascca sagaris* também teve 79% de suas ocorrências na alta estação ($\chi^2 = 142,88$; $p < 0,001$), com maior abundância entre maio e julho (Figura 2.5).

A ocorrência sazonal de Riodiniinae parece ser influenciada por fatores climáticos como pluviosidade, temperatura e umidade relativa do ar (Figura 2.6). Antes da estação chuvosa foi observado um pequeno número de borboletas desta subfamília. Em outubro iniciou-se a estação

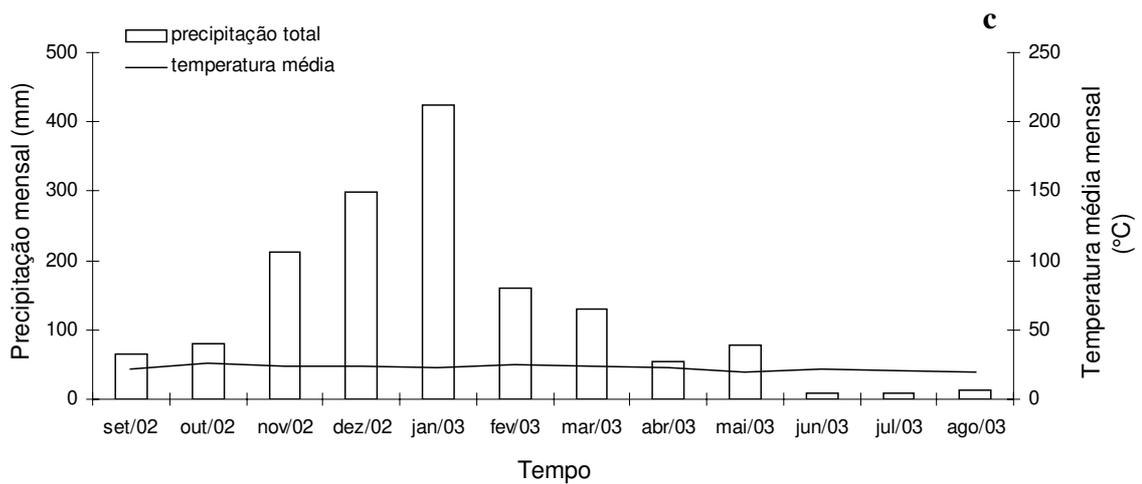
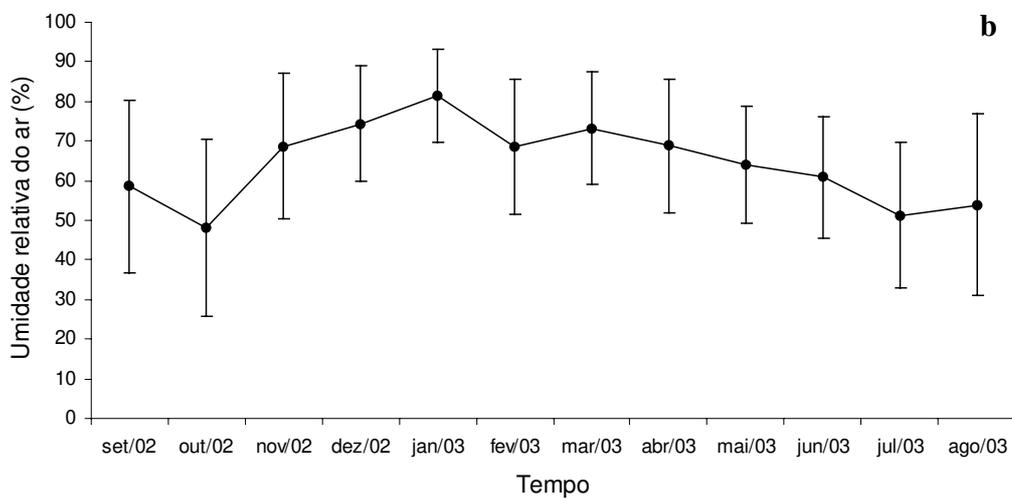
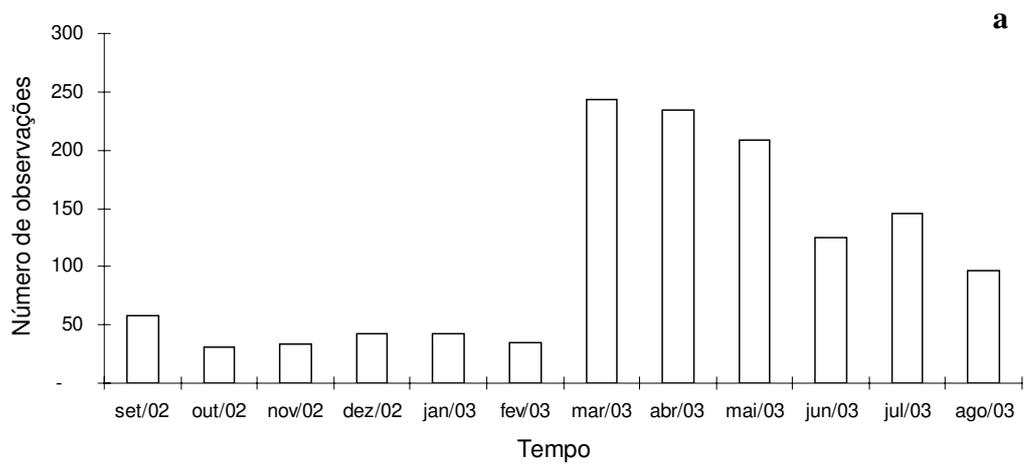
chuvosa, apresentando como características o aumento da temperatura inicialmente acompanhada por uma grande queda da umidade relativa do ar. De novembro a janeiro houve um marcante aumento de chuvas, aumentando também a umidade relativa do ar associada e uma pequena diminuição da temperatura. Em fevereiro houve diminuição de chuvas, com ligeiro aumento da temperatura e queda na umidade relativa do ar .

De outubro a fevereiro o número de observações por mês se manteve abaixo de 50 indivíduos, com pouca variação. Março marcou o fim da estação chuvosa, com queda na pluviosidade, temperatura e umidade relativa do ar, tendência que prosseguiu até maio. Este período corresponde ao maior número de indivíduos observados para a subfamília. Entre junho e agosto, período de inverno seco, houve déficit hídrico, diminuição da umidade relativa em relação ao período anterior e temperaturas mais amenas. Neste período continuou um grande número de indivíduos adultos de Riodininae, fechando a alta estação (Figura 2.6).

Embora apenas a precipitação pareça influenciar a ocorrência do grupo (Figura 2.6), as estações seca e chuvosa apresentam características intrínsecas de umidade relativa e temperatura, que podem restringir a presença do grupo através dos limites de ocorrência.

A observação de borboletas é prejudicada por vento excessivo, diminuindo o número de indivíduos observados, no entanto a análise de regressão realizada para vento (variável independente) e número de indivíduos (variável dependente) não se adequou a nenhuma curva (Figura 2.7a). Quanto à temperatura e umidade relativa (Figura 2.7b e c), parece existir uma faixa de maior ocorrência da subfamília Riodininae. Foram observados 48% dos indivíduos na faixa de temperatura entre 19 e 24°C, e 47 % dos indivíduos na faixa de umidade relativa do ar entre 41 e 65%. Uma função polinomial quadrática, em formato de parábola descreve uma regressão significativa entre número de indivíduos observados e temperatura: $y = -4,37 + 0,48x - 0,01x^2$ ($R^2 = 0,845$; $p < 0,0001$), bem como entre número de indivíduos observados e umidade relativa do ar $y = -1,89 + 7,99x - 5,52x^2$ ($R^2 = 0,223$; $p < 0,0003$).

A análise de regressão entre pluviosidade total mensal (variável independente) e o número de indivíduos observados (variável dependente) não se adequou a nenhuma curva, mas a análise entre a pluviosidade e o número de espécies adequou-se a uma curva exponencial negativa: $y = 16,76e^{(-0,002X)}$ ($R^2 = 0,333$; $p < 0,04953$). Assim, com o aumento das chuvas cai a riqueza da comunidade.



F
 figura 2.6: **a.** Número de observações de indivíduos ao longo do tempo, **b.** Umidade relativa do ar média mensal, com respectivos desvios-padrão, **c.** Diagrama ombrotérmico de Thornthwaite & Mather, (1955).

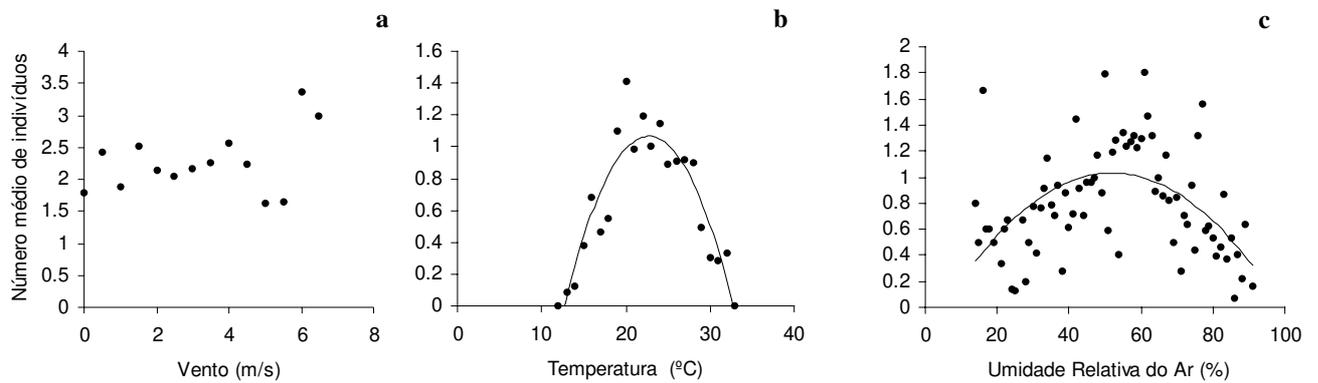


Figura 2.7: Gráficos de dispersão de pontos entre número médio de indivíduos e: **a.** vento. **b.** temperatura. **c.** umidade relativa do ar.

Assim como o número de indivíduos observados, a riqueza variou no tempo (Figura 2.8), com um baixo número de espécies observado de outubro a janeiro. Esta baixa riqueza acompanha o baixo número de observações no período. Em seguida houve um aumento do número de espécies de fevereiro a maio, atingindo 25 espécies neste mês com subsequente declínio de junho a agosto. Esta tendência acompanhou o início da alta estação, no período pós-chuvas embora com um pouco de defasagem temporal.

A uniformidade oscilou bastante de setembro a março, estabilizando no período pós-chuvas em torno de 0,7 (Figura 2.9). A diversidade variou ao longo do tempo, de março a agosto, período de alta estação. Parece haver uma tendência de crescimento e queda, atingindo o ápice em maio (Figura 2.9), tendência que acompanhou a abundância e a riqueza de espécies no período (Figura 2.8). Maio foi o mês mais rico e diverso (Figuras 2.8 e 2.9), com grande abundância de espécies comuns e muitas ocorrências de espécies novas à área. Em março, apesar do alto número de espécies, houve baixa diversidade (Figuras 2.8 e 2.9); uma única espécie, *Theope nycteis*, representou 66% das observações. Em novembro, quando foram registradas apenas espécies comuns e abundantes, com baixos números de indivíduos e espécies (Figura 2.8), foi observada a maior uniformidade e uma alta diversidade (Figura 2.9).

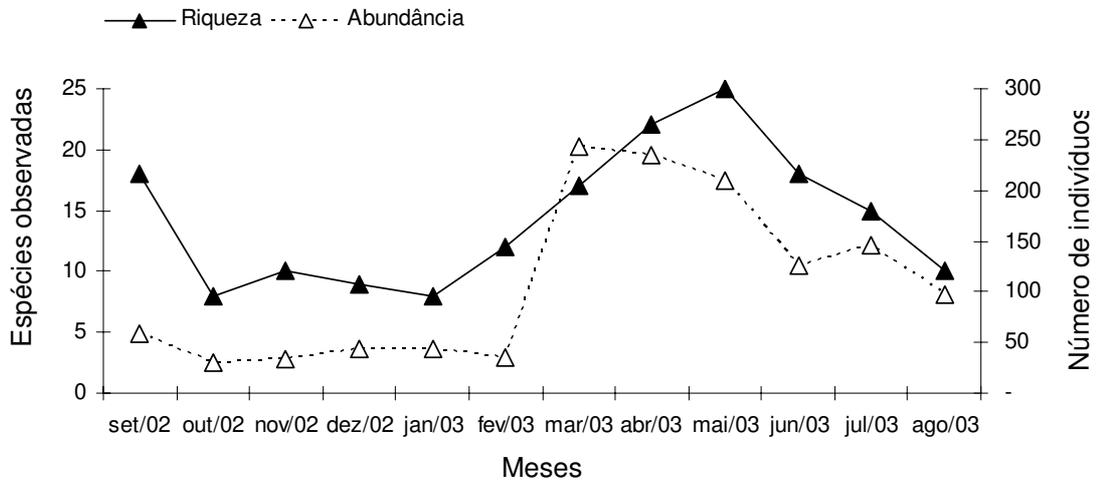


Figura 2.8: Número de espécies observadas (formas cheias) e número de indivíduos observados ao longo do tempo (formas vazadas).

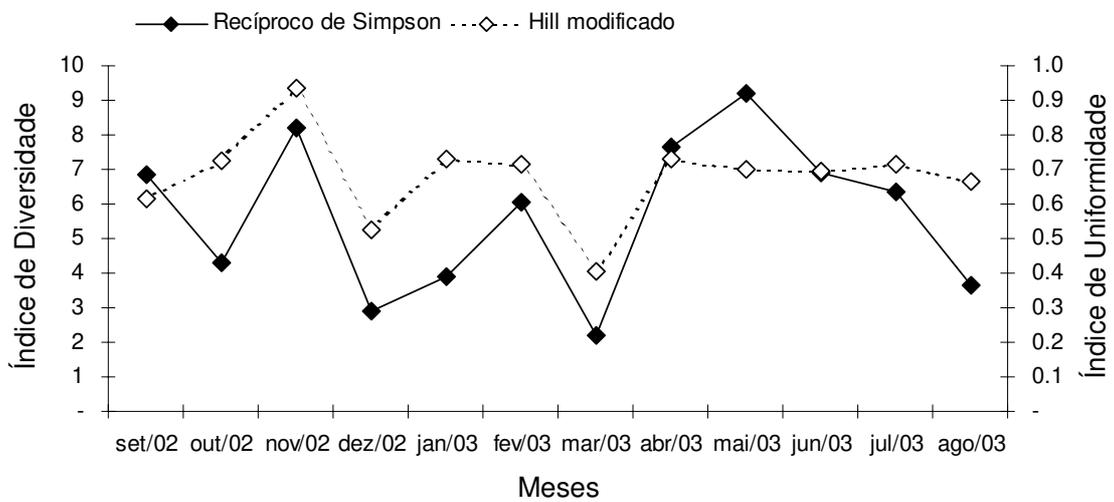


Figura 2.9: Índice de diversidade, calculado através do recíproco de Simpson (formas cheias) e Índice de Uniformidade, calculado através de Hill modificado ao longo do tempo.

A curva de rarefação de espécies (Figura 2.10) para a amostra total mostrou que apenas metade das amostras (setembro, novembro, fevereiro, abril, maio e junho) encontrou-se dentro do intervalo de confiança da curva (95%). Os meses de outubro, dezembro e janeiro ficaram localizados muito próximos do limite inferior do intervalo de confiança e poderiam formar com novembro e fevereiro um período de baixa riqueza e abundância. Por outro lado, os meses de março, julho e agosto ficaram bastante longe do limite inferior da curva, apresentando uma riqueza inferior ao esperado pelo número de indivíduos observado. Existe uma forte heterogeneidade temporal nas amostras, com o número de espécies presentes em cada mês bem menor do que o esperado se os indivíduos de cada espécie fossem distribuídos aleatoriamente ao longo do ano. Estes resultados indicam uma grande variação mensal em termos de riqueza, mostrando que a maior parte dos meses não é representativa da diversidade total do ano na área.

A comparação da composição de espécies entre meses (Tabela 2.2) feita através do índice de Sørensen mostrou, conforme o esperado, maiores semelhanças entre meses mais próximos. Os meses mais semelhantes foram dezembro e janeiro (0,45) e março e abril (0,45), contrastando com a grande dessemelhança encontrada, para meses mais distantes como setembro e dezembro (0,23).

A similaridade baseada em dados quantitativos (Tabela 2.2) medida através do índice de Similaridade de Morisita (1959) mostrou maiores semelhanças entre janeiro e fevereiro e fevereiro e junho (0,96), seguido por fevereiro e maio (0,93) e as maiores dessemelhanças entre outubro e dezembro (0,06) e agosto e dezembro (0,10). Embora meses próximos possam apresentar semelhanças quanto à composição de espécies e abundância, esta não pareceu ser uma regra nesta análise, haja vista as dessemelhanças entre os meses de dezembro e janeiro (0,14) e fevereiro e março (0,15). A similaridade média (Tabela 2.3) entre meses consecutivos (0,62) diminui no princípio, com o intervalo de um mês (0,45), mas depois permanece praticamente constante (0,52-0,56) com o aumento do intervalo entre os meses de dois a seis meses. É importante ressaltar que a composição de espécies e abundância do grupo em determinado mês é consequência de condições de meses anteriores, que proporcionaram o desenvolvimento do indivíduo do ovo até a fase adulta.

Tabela 2.2: Índice de similaridade Sørensen e índice de Morisita entre os meses. Os valores extremos inferior e superior foram ressaltados em negrito.

		Sorensen											
		set/02	out/02	nov/02	dez/02	jan/03	fev/03	mar/03	abr/03	mai/03	jun/03	jul/03	ago/03
Morisita	set/02	-	0.32	0.26	0.23	0.28	0.35	0.31	0.35	0.34	0.36	0.38	0.36
	out/02	0.68	-	0.25	0.26	0.33	0.33	0.32	0.25	0.27	0.32	0.30	0.31
	nov/02	0.80	0.70	-	0.42	0.36	0.39	0.40	0.38	0.36	0.33	0.29	0.33
	dez/02	0.12	0.06	0.53	-	0.45	0.28	0.41	0.37	0.32	0.34	0.29	0.34
	jan/03	0.61	0.71	0.66	0.14	-	0.33	0.39	0.35	0.30	0.35	0.34	0.40
	fev/03	0.79	0.63	0.83	0.14	0.96	-	0.38	0.37	0.35	0.35	0.37	0.39
	mar/03	0.11	0.14	0.12	0.23	0.23	0.15	-	0.45	0.42	0.36	0.36	0.37
	abr/03	0.52	0.58	0.79	0.51	0.75	0.66	0.52	-	0.43	0.39	0.37	0.36
	mai/03	0.82	0.55	0.91	0.38	0.79	0.93	0.13	0.73	-	0.41	0.38	0.34
	jun/03	0.69	0.37	0.65	0.18	0.77	0.96	0.13	0.53	0.89	-	0.38	0.33
	jul/03	0.94	0.55	0.77	0.14	0.74	0.84	0.13	0.65	0.84	0.75	-	0.42
	ago/03	0.71	0.74	0.65	0.10	0.78	0.62	0.17	0.70	0.63	0.44	0.82	-

Tabela 2.3: Similaridade média entre os meses, calculada pelo índice de Morisita.

Intervalo entre meses	nenhum	1 mês	2 meses	3 meses	4 meses	5 meses	6 meses
Similaridade média (Morisita)	0.62	0.45	0.55	0.56	0.55	0.52	0.53

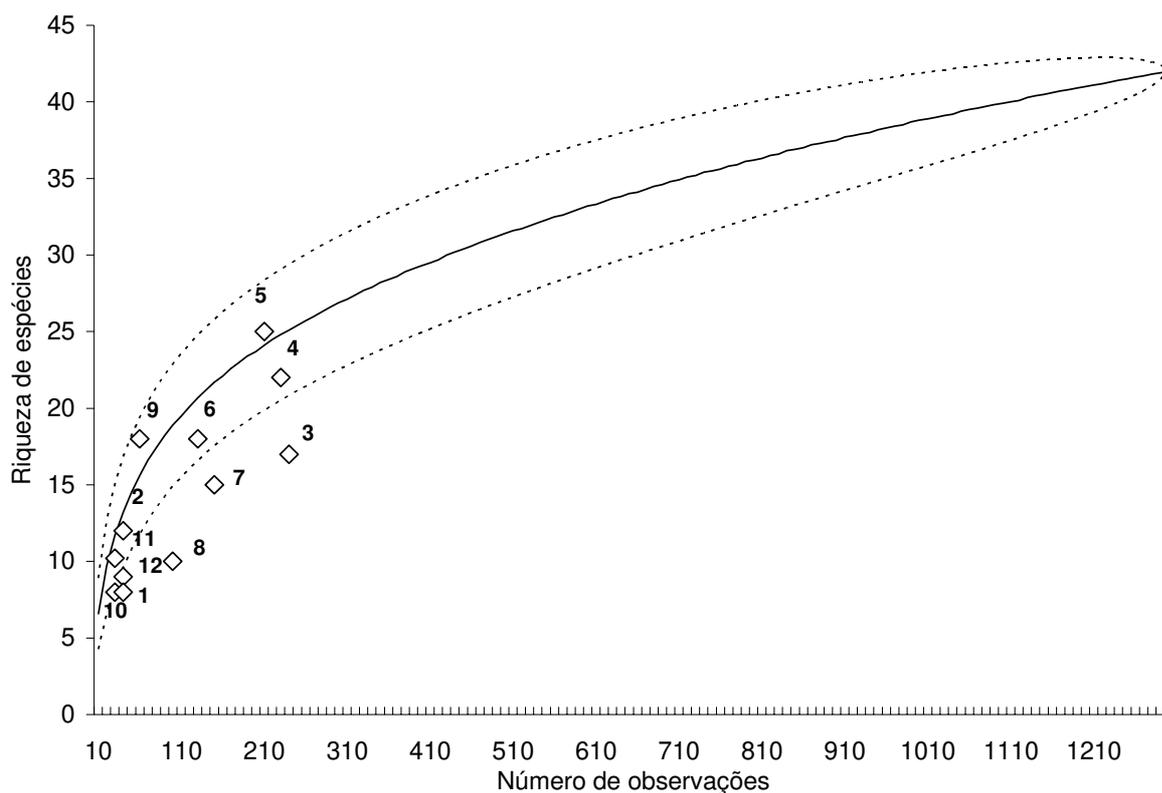


Figura 2.10: Curva de rarefação de espécies da comunidade de Riodininae. Os losangos numerados correspondem aos meses de estudo: (1) janeiro de 2003, (2) fevereiro de 2003, (3) março de 2003, (4) abril de 2003, (5) maio de 2003, (6) junho de 2003, (7) julho de 2003, (8) agosto de 2003, (9) setembro de 2002, (10) outubro de 2002, (11) novembro de 2002, (12) dezembro de 2002.

Discussão

Espécies de insetos em regiões temperadas são sensíveis a mudanças climáticas que interferem na disponibilidade de recursos, havendo algumas vezes grandes flutuações populacionais (Wolda, 1988; Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1988). Espécies tropicais de florestas úmidas, por outro lado, teriam tamanhos populacionais mais constantes ao longo do tempo devido à estabilidade climática destas regiões, conforme foi observado em alguns estudos (Benson & Emmel, 1973; Ehrlich & Gilbert, 1973; Ehrlich, 1988). Em muitas áreas tropicais, populações de borboletas adultas são encontradas tanto na estação seca como na úmida, apresentando flutuações populacionais menores que as observadas em clima temperado. A população que vive em um ambiente constante, tende a manter um tamanho constante (Ehrlich & Gilbert, 1973; Libert, 1994), embora a existência de ambientes estáveis e constantes seja questionável (Wolda, 1992).

A fenologia de insetos de regiões temperadas é marcada pela variação da temperatura, enquanto em regiões tropicais é o ciclo de chuvas que geralmente determina a sazonalidade (Emmel & Leck, 1969; Wolda, 1978, 1988; Delinger, 1986; Jones & Rienks, 1987; Kemp, 2001; Canzano *et al.* 2003). Em regiões tropicais, flutuações na densidade populacional e na composição de espécies podem ser esperadas devido a possíveis variações sazonais de pluviosidade, umidade e luminosidade, entre outras condições ambientais (Emmel & Leck, 1969; Wolda, 1978, 1988, 1992). O efeito da estação seca sobre populações em regiões tropicais pode ser comparado ao efeito do inverno frio em regiões temperadas (Kemp, 2001; Vasconcelos-Neto, 1980).

No entanto, nenhuma estação tropical parece ser ruim para todas as espécies dentro de um mesmo táxon; em qualquer período do ano muitas espécies de insetos estão ativas (Wolda, 1978, 1988; Delinger, 1986). O período de atividade de espécies de insetos tende a ser maior, o percentual de insetos ativos durante o ano maior e os picos sazonais menos definidos em relação a regiões temperadas. Áreas com estações secas mais pronunciadas tendem a apresentar maior variação sazonal; na América Central quanto mais severa a estação seca, menor a abundância e a diversidade de insetos (Janzen & Schoener, 1968; Wolda 1978, 1988; Braby, 1995a).

No cerrado há grande influência do regime de chuvas na fenologia da flora com significativa deciduidade foliar nos meses de seca (Batalha, 1997). Com este padrão de vegetação, seria esperado um padrão de distribuição de insetos fitófagos altamente sazonal nesta

área. Observei na gleba Pé de Gigante um padrão de ocorrência com maior número de indivíduos e espécies no período pós-chuvas.

Braby (1995a) verificou um padrão semelhante, em um estudo com Satyrinae na Austrália; as borboletas do gênero *Mycalesis* aumentaram no início da estação seca, atingindo um pico neste período e então declinaram nos meses mais secos até atingir níveis muito baixos no início da estação úmida. Este padrão de abundância sazonal coincidiu com mudanças na qualidade da planta hospedeira, influenciada pelo regime de chuvas. As espécies pareciam restringir sua atividade a regiões mais úmidas durante a estação seca.

Emmel & Leck (1969) detectaram grande flutuação populacional mensal de borboletas do Barro Colorado, Panamá, associadas às mudanças climáticas. Estas mudanças podem ter sido causadas em parte por mudanças nas condições de alimento das larvas. Muitas espécies atingiram seus picos populacionais durante a transição da estação úmida para a seca, o pós-chuvas, que é a melhor época para o surgimento de adultos e sua reprodução. No pós-chuvas, as condições para o voo são excelentes devido ao grande número de horas de sol, possibilitando uma termorregulação adequada. Além disso, a disponibilidade de alimento para as larvas recém eclodidas é abundante. Durante a seca, foi observada a migração de algumas espécies para locais mais úmidos, diminuindo a população. Também a diversidade variou ao longo do ano, havendo uma maior diversidade de borboletas durante a transição da estação úmida para a seca. Este período favorável à ocorrência destes animais foi chamado pelos autores de “ecótono sazonal”: quando houve uma transição entre a fauna da estação seca e a fauna da estação úmida, e, podiam ser encontrados representantes de ambas.

Na gleba Pé de Gigante, os fatores ambientais parecem ter influenciado direta e indiretamente o padrão de distribuição temporal da comunidade de Riodininae, em que o aumento de abundância e riqueza pôde ser detectado no fim da estação chuvosa. Na estação seca, a deciduidade foliar nos meses de julho e agosto (Batalha, 1997) pode ter diminuído a disponibilidade de alimento para as larvas. As larvas alimentam-se de folhas novas e tenras (Wolda, 1978; Callaghan, 1985b; Delinger, 1986; DeVries, 1997) e requerem algum tempo para o crescimento e a formação da pupa. A rebrota inicia-se em outubro, após as primeiras chuvas (Batalha, 1997), podendo levar a uma maior ocorrência de adultos alguns meses mais tarde, durante a estação seca. Delinger (1986) afirma que a sazonalidade de insetos tropicais sofre uma maior pressão seletiva por fatores bióticos que abióticos; o crescimento e rebrota da vegetação

após as chuvas proporciona uma renovação de recursos para insetos fitófagos. Diante desta grande dependência em relação à fonte de alimento, o conhecimento das plantas hospedeiras e sua fenologia seria de utilidade fundamental na compreensão da distribuição temporal de borboletas (veja Introdução Geral, Tabela I.4, p.8). No entanto este conhecimento ainda é muito escasso (Braby, 1995a), uma vez que poucos trabalhos foram dedicados ao estudo dos padrões alimentares de Riodininae (DeVries, 1997; Hall e Willmott, 2000). Para testar a influência das plantas hospedeiras sobre o padrão de ocorrência dos adultos seria interessante a realização de dois estudos simultaneamente, um para verificar no Pé de Gigante a presença das plantas hospedeiras para cada espécie de Riodininae e estudar sua fenologia, e outro para acompanhar o desenvolvimento destas espécies em estágio imaturo, do ovo até a eclosão dos adultos. Estes estudos poderiam complementar a informação disponível sobre adultos e permitir o entendimento dos processos que geraram os padrões observados, aqui descritos.

Neste estudo no Pé de Gigante, pude verificar que a subfamília Riodininae ocorre ao longo de todo o ano com um período de maior ocorrência de adultos de quatro meses que vai de março a junho. Dentre as espécies mais abundantes, as não-mirmecófilas seguem esta mesma tendência. O tempo de geração estimado para a subfamília é de três meses (veja Introdução Geral, p. 6); assim, é possível que algumas espécies da subfamília apresentem reprodução contínua, com maior número de adultos no pós-chuvas possivelmente devido ao aumento de alimento disponível para as larvas na estação chuvosa, possibilitando uma taxa maior de sobrevivência do grupo, hipótese esta que deve ser testada através dos estudos propostos anteriormente.

No entanto, as espécies mirmecófilas não ocorrem durante todo o ano; *Theope nycteis* foi observada em um grande pico anual e outro bastante reduzido e *Ematurgina axena* em dois picos anuais. Estas espécies podem também apresentar reprodução contínua, porém com queda populacional a níveis tão baixos que não permitiram a amostragem de indivíduos durante períodos menos favoráveis; ou, podem apresentar apenas duas gerações discretas por ano. Como o tempo de geração estimado é de três meses é possível que outros processos estejam envolvidos para explicar a ocorrência de uma distribuição bianual, estudos sobre a interação com formigas e a possibilidade da existência de diapausa no grupo poderiam ajudar a explicar estes padrões.

Espécies mirmecófilas podem estar sujeitas a fatores adicionais relacionados à presença de formigas na área, apresentando um padrão de distribuição distinto das demais espécies. Segundo Pierce (1988), a distribuição de espécies mirmecófilas é influenciada diretamente pela

presença de formigas e indiretamente pelos requerimentos de recompensas de nitrogênio feitos por estas, de forma que as larvas destas borboletas tenham que procurar por plantas hospedeiras ricas em nitrogênio para suprir esta demanda. Callaghan (1985b) observou comportamentos distintos em larvas de espécies mirmecófilas e não-mirmecófilas de Riodininae em situações de escassez de alimento. Espécies mirmecófilas solitárias como *Juditha molpe* e *Synargis brennus* praticam canibalismo quando há falta de alimento, enquanto espécies não-mirmecófilas gregárias como *Stalachtis susanna* empupam rapidamente dando origem a indivíduos anões.

O tempo e a duração do período de atividade de insetos, bem como a forma da sua distribuição de abundância dependem das características do ciclo de vida da espécie estudada (Wolda, 1988). As diferenças encontradas aqui nas análises de similaridade baseadas em dados quantitativos e qualitativos mostram a importância dos dados de abundância para a análise de padrões na comunidade, que não podem ser vistos somente com dados de composição de espécies. Estas diferenças mensais, também detectadas na análise de rarefação, mostram a importância de amostragens repetidas, uma vez que cada amostra é responsável por apenas uma parcela da diversidade total da área (veja DeVries & Walla, 2001).

Para garantir sua sobrevivência, insetos herbívoros devem sincronizar o seu ciclo de vida com a fenologia das plantas hospedeiras, o que pode ocorrer através da diapausa ou quiescência durante o período menos favorável do ano, ou migração para áreas com plantas hospedeiras adequadas (Delinger, 1986; Jones & Rienks, 1987; Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1988; Braby, 1995b; Jones, 2001; Kemp, 2001). O padrão que encontrei no Pé de Gigante para a subfamília Riodininae poderia ser explicado por um destes processos.

A diapausa e quiescência não são estratégias exclusivas de insetos de regiões temperadas; são bastante comuns também nos trópicos (Delinger, 1986). A diapausa implica em grandes e drásticas modificações comportamentais e fisiológicas; já a quiescência é um estado emergencial de menor duração em resposta a condições adversas do ambiente. Ambas permitem uma redução da taxa metabólica do inseto (Delinger, 1986; Jones, 2001).

Um conjunto de fatores como fotoperíodo, intensidade luminosa, temperatura, umidade e chuva, parecem estar relacionados aos mecanismos de indução e término da diapausa. Fatores não-climáticos, como a produção de sementes de uma planta, a produção de flores de outra ou a alteração da composição de uma fonte de alimento também podem estar envolvidos (Delinger, 1986; Wolda, 1988; Jones, 2001; Canzano *et al.*, 2003). É importante ressaltar que existe grande

variação entre indivíduos e populações, no tempo e no espaço no que diz respeito à incidência e intensidade da diapausa para sobreviver a condições adversas. Assim, dentro de uma mesma população, alguns indivíduos podem entrar em diapausa e outros permanecerem ativos (Masaki, 1980; Delinger, 1986; Jones & Rienks, 1987; Jones, 2001). Além disso, uma mesma espécie pode apresentar diapausa em uma região geográfica e não em outra (Delinger, 1986).

A diapausa de verão de regiões temperadas é bastante comum em insetos em todo o mundo e apresenta algumas características semelhantes em relação ao ambiente tropical (Delinger, 1986). A ocorrência deste tipo de diapausa é esperada em regiões de climas quentes, em que há diminuição de alimento disponível durante a seca. Em Lepidoptera, é mais freqüente no estágio de pupa e bastante observada também em adultos, em forma de diapausa reprodutiva (Masaki, 1980). Em regiões tropicais, a diapausa durante a seca também é bastante comum entre adultos (Delinger, 1986). O comportamento dos adultos durante a diapausa reprodutiva consiste na busca ou construção de abrigos que mantenham condições mais estáveis de umidade e temperatura, e migração para locais mais adequados, podendo haver a agregação de indivíduos. Em termos fisiológicos, parece haver um controle hormonal envolvido que induz a redução do metabolismo, a regressão da maturação das gônadas, a abundância de tecido gorduroso e a uma maior resistência à dessecação, através da diminuição da permeabilidade da cutícula e da perda de água na transpiração. Quando encerra a diapausa, o adulto volta a alimentar-se e põe ovos durante a rebrota das plantas, quando há a abundância de alimento para as larvas, podendo ocorrer uma maior sincronia na eclosão de adultos no período subsequente (Masaki, 1980; Delinger, 1986; Canzano *et al.*, 2003).

Embora presente em regiões tropicais ao longo do ano, uma espécie pode apresentar diapausa reprodutiva durante um período menos favorável (Delinger, 1986). Este parece ser o caso de *Euploea sylvester* (Nymphalidae), na Austrália, onde os indivíduos adultos de borboletas entram em diapausa durante a estação seca e saem no início da estação úmida, logo após as primeiras chuvas, em condições de maiores temperaturas, dias mais longos, chuvas e principalmente disponibilidade de alimento em forma de néctar. As plantas hospedeiras florescem e rebrotam simultaneamente neste período, fornecendo o sinal fenológico aos adultos para o término da diapausa (Canzano *et al.*, 2003).

Kemp (2001) obteve resultados semelhantes com *Hypolimnas bolina* (Nymphalidae) também na Austrália. Esta espécie alimenta-se de plantas anuais que apresentam redução da

qualidade das folhas ou desaparecem durante a seca. Durante este período de baixa umidade, os adultos migram para refúgios em locais sombreados e entram em diapausa. Não há concentração de indivíduos nestes locais, provavelmente para evitar predação. Após as primeiras chuvas, retornam de seus refúgios retomando a sua atividade produtiva.

Ainda na Austrália, em região de savana tropical, Jones & Rienks (1987) verificaram três diferentes mecanismos no gênero *Eurema* (Pieridae), para lidar com a diminuição de alimento durante a seca: a reprodução contínua com migração para áreas mais favoráveis, a diapausa reprodutiva induzida por fotoperíodo e temperatura e a diapausa reprodutiva relacionada ao regime de chuvas.

A diapausa é um dos mecanismos que influencia a distribuição temporal de insetos e seu estudo é fundamental para a compreensão de padrões e estratégias em regiões tropicais (Delinger, 1986). É possível que algumas espécies da comunidade de Riodininae estudada entrem em diapausa reprodutiva para fugir das condições adversas durante os meses de seca, o que explicaria o grande número de adultos observados no período pós-chuvas. Outra explicação plausível para este fenômeno é o deslocamento para áreas mais úmidas próximas à área de estudo, como, por exemplo, a mata ciliar do córrego Paulicéia, que funcionaria como um refúgio ecológico durante os períodos mais secos, e subsequente retorno após as chuvas. Por outro lado, ainda é possível afirmar que a riqueza é negativamente influenciada pela chuva, havendo um aumento em número de espécies no período pós-chuvas. Faz-se necessário um estudo sobre o ciclo de vida deste grupo de borboletas incluindo o estágio imaturo para o entendimento dos processos que geraram os padrões aqui observados.

Borboletas são tipicamente heliotérmicas, pois absorvem calor quase exclusivamente do sol, utilizando as asas como captadores (Clench, 1966). A temperatura tem uma grande influência na sua atividade. O tempo de atividade de vôo está ligado à temperatura corpórea que por sua vez é determinada pela termorregulação comportamental. Para que uma borboleta possa voar é necessário que seus músculos atinjam uma determinada temperatura, em torno de 30°C (Gilbert, 1988; Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1988; New, 1991). Clench (1966) relacionou diferentes comportamentos a condições de calor e incidência luminosa. De acordo com este autor, a posição em que uma borboleta expõe-se ao sol determina o calor que obtém dos raios solares.

Durante meu estudo, observei a mudança no padrão de pouso de Riodininae, com alteração do ângulo de inclinação das asas, em algumas espécies como *Calephelis brasiliensis*, *Ematurgina axena* e *Phaenochitonia fuliginea*, provavelmente relacionado às condições de temperatura e radiação solar.

Em estudo com *Menander felsina*, um Riodiníneo de restinga, Callaghan (1978) observou que enquanto descansam, parecem termorregular, levantando as asas em ângulos mais agudos, dependendo da intensidade do sol. Daily e colaboradores (1991) verificaram que o comportamento termorregulatório em *Oeneis chryxus* (Nymphalidae: Satyrinae) é mais comum em dias frios. Estas borboletas também variam o substrato de pouso escolhido para a termorregulação de acordo com a temperatura do dia, utilizando rochas em dias frios e a vegetação em dias mais quentes.

Embora uma temperatura mínima seja necessária à atividade destes animais (Zalucki, 1982; Gilbert, 1988; Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1988), o calor excessivo parece prejudicar a atividade de borboletas e até matá-las (Clench, 1966; Zalucki, 1982). Segundo Brown Jr. (1972) em áreas muito quentes e baixas na região tropical, o calor excessivo faz com que as borboletas permaneçam inativas nos períodos mais quentes do dia.

No Pé de Gigante, observei um maior número de borboletas em uma faixa de temperatura entre 19 e 24°C e um declínio progressivo de indivíduos com o aumento da temperatura acima de 28°C.

Borboletas apresentam um limite inferior e superior de temperatura corpórea à sobrevivência, bem como faixas ótimas de atividade (Clench, 1966; Zalucki, 1982). Clench (1966) propôs uma faixa ótima de atividade para estes animais entre 24 e 30°C na qual é desnecessário o comportamento termorregulador, que pode variar de acordo com a umidade relativa do ar. Acima desta temperatura, segundo o autor, as borboletas começam a apresentar comportamentos termorreguladores com função de resfriamento, embora ainda mantenham atividade normal. Quando a temperatura ultrapassa os 32°C, a atividade normal cessa, permanecendo apenas o comportamento termorregulador até a temperatura letal de 38°C.

Malcolm *et al* (1987) propuseram para *Danaus plexippus* limites superiores de 30°C para a paralisação de atividade e temperaturas letais entre 31 e 35°C. Zalucki (1982) apresentou valores semelhantes, observando um aumento na sobrevivência até uma faixa de 27 a 29°C e

então um declínio com progressivo aumento de temperatura, até uma alta mortalidade acima de 31°C.

Callaghan (1985a), em estudo na Colômbia com Riodininae, observou uma maior ocorrência do grupo a temperaturas acima de 24°C, caindo consideravelmente o número de espécies observadas a temperaturas menores.

Embora a faixa de temperatura com maior ocorrência de Riodininae encontrada no Pé de Gigante difira da proposta por Zalucki (1982) com *Danaus plexippus*, o limite superior coincide com os encontrados por este autor e por Malcolm *et al.* (1987) para esta espécie. É possível que a faixa ótima de temperatura para os Riodininae seja diferente da encontrada para outras borboletas. Os dados levantados neste trabalho também diferem dos obtidos por Callaghan (1985a) na Colômbia; no entanto os estudos foram feitos em regiões diferentes (floresta tropical e cerrado) e, portanto, as faixas de temperatura com maior ocorrência de bichos podem ser diferentes para as duas áreas. Além disso, é preciso levar em consideração as variações das temperaturas limite e ótima em relação à umidade relativa do ar (Clench, 1966).

No Pé de Gigante, observei mais riodinídeos quando a umidade relativa do ar ficou entre 41 e 65%. Uma baixa umidade do ar está relacionada a períodos de seca, com diminuição do número de indivíduos, padrão já detectado em estudos anteriores (Vasconcelos-Neto, 1980; Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1988; DeVries *et al.*, 1997, 1999; DeVries & Walla, 2001; Kemp, 2001). Por outro lado, Clench (1966) alertou que uma alta umidade associada à alta temperatura pode ser perigosa e até letal a borboletas, uma vez que o animal não consegue perder o calor necessário para evitar o superaquecimento. Uma alta umidade relativa do ar pode refletir períodos de chuva, onde os indivíduos, embora presentes, permanecem não visíveis, escondidos em abrigos. Em observações que antecederam períodos de chuva, pôde ser verificada uma grande movimentação de borboletas, provavelmente em busca de abrigo.

Para ampliar e consolidar o conhecimento sobre os limites de ocorrência de Riodininae em relação à temperatura e umidade relativa, sugiro a realização de experimentos em laboratório em que as condições de temperatura e umidade relativa pudessem ser manipuladas isoladamente, mantendo os demais fatores constantes, a fim de verificar o comportamento destas borboletas em diferentes condições de temperatura e umidade.

Capítulo III: Análise Espacial

Introdução

Na natureza, organismos não se distribuem ao acaso, nem de maneira uniforme, mas em manchas, gradientes ou outro tipo de estruturas espaciais (Legendre & Fortin, 1989; Ver Hoef *et al.*, 1993). A heterogeneidade espacial de populações e comunidades é um importante elemento em muitas teorias ecológicas, como sucessão, adaptação, manutenção da diversidade de espécies, competição e interações entre predador e presa (Legendre & Fortin, 1989; Ver Hoef *et al.*, 1993). Além disso, o padrão espacial é indicativo dos processos que o geraram, como clima e competição, entre outros (Rosenberg, 2001).

Os Riodininae são bastante restritos em sua distribuição espacial (DeVries, 1997); algumas espécies habitam exclusivamente florestas úmidas, outras preferem locais mais áridos, outras ainda são encontradas em ambientes abertos (Callaghan, 1985a; Hall, 2002a; Hall & Harvey, 2002). A distribuição espacial destas borboletas parece ser influenciada pela cobertura vegetal e estrutura da vegetação (Callaghan, 1982), sendo comum a formação de grupos de machos em clareiras ou topos de morro (Callaghan, 1988, 1997; Hall, 2002a, 2002b) ou a formação de colônias mistas em áreas abertas, como trilhas e pequenas clareiras, para “banhos de sol” (Callaghan, 1978). A localização de plantas hospedeiras (Callaghan, 1978) e o padrão alimentar nos adultos (Hall & Willmott, 2000) também podem influenciar a distribuição espacial das populações de Riodininae.

Uma das funções da análise de padrão espacial, assim como de qualquer ferramenta estatística, é resumir os dados de forma a mostrar características não visíveis nos dados brutos. No entanto, a literatura sobre estes padrões é confusa; não há consenso sobre o significado de alguns termos nem sobre a relevância da realização de uma análise do padrão espacial na pesquisa ecológica (Hill, 1973). Há uma larga gama de métodos propostos, desenvolvidos independentemente por diversos campos da ciência (Dale *et al.*, 2002). Esta grande proliferação de métodos está em parte relacionada à questão da significância estatística. Alguns métodos são puramente exploratórios, outros descritivos e outros ainda apresentam testes de significância bastante rígidos, mostrando um intervalo no qual os resultados são significativos (Legendre *et al.*, 2002).

Apesar de muitos estudos sobre Lepidoptera utilizarem transecções como método de amostragem, a grande maioria destes se propõem a comparar diferentes áreas em grandes escalas geográficas (Swengel, 1998; Natuhara *et al.*, 1998; Kitahara & Sei, 2001), ao passo que poucos se dispõem a analisar a distribuição espacial ao longo de transecções ou trilhas (Daily *et al.*, 1991), conforme realizado neste estudo. Isto ocorre porque esta análise implica em um longo período de estudo em uma mesma área, para a obtenção de dados adequados, restringindo o tempo do pesquisador para visitas em outras áreas.

Neste capítulo foi estudado o padrão de distribuição espacial de uma comunidade de borboletas da subfamília Riodininae em uma área de cerrado. Foram amostradas diferentes trilhas, visando compará-las e também investigar diferenças dentro de cada trilha, com o objetivo de analisar a variação da abundância e da composição de espécies nestas escalas. Também foram estudadas a influência da abertura do dossel nos padrões estudados e a preferência por determinados locais de pouso.

Métodos

Para verificar se a ocorrência de Riodininae nas trilhas é proporcional ao comprimento das mesmas fiz um teste de qui-quadrado de aderência (uma amostra), com proporções esperadas desiguais, usando o programa BioEstat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003). Para obter as proporções esperadas calculei o percentual de cada trilha em relação ao comprimento total amostrado somando-se todas as trilhas (5.940m). Estes percentuais foram então aplicados ao número total de animais observados para a subfamília, bem como para as seis espécies mais abundantes para a obtenção dos valores esperados (H_0).

À semelhança da análise temporal realizada no capítulo II (veja Métodos pp. 29 a 33) comparei a riqueza de espécies, diversidade (recíproco de Simpson), uniformidade (Hill modificado) e similaridade (Sørensen) entre as três maiores trilhas (1, 2 e 3). Como medida adicional de diversidade calculei para cada trilha a curva de rarefação com auxílio do programa Analytic Rarefaction 1.3 (Holland, 2003).

A fim de verificar a existência de preferência no grupo por um determinado microambiente relacionei o percentual de abertura de copa ao número de indivíduos observados. A variável abertura de copa foi dividida em classes, de forma que aberturas entre 30,0 e 30,9% foram classificadas na faixa de 30% de abertura, e assim por diante. Para eliminar o efeito da distribuição da variável independente (percentual de abertura de copa), utilizei o número médio

de observações de indivíduos em cada classe da variável independente analisada. Por exemplo: se a faixa de abertura de copa 30% se repetiu em 50 unidades amostrais ao longo das três trilhas e houve 20 observações de indivíduos nesta faixa de abertura, o cálculo seria: $20/50 = 0,4$ observações por unidade amostral a 30% de abertura. O percentual de abertura de dossel (x) de cada unidade amostral foi transformado em $\arcsen\sqrt{x}$ e relacionado ao número médio de observações de indivíduos, através de análise de regressão, utilizando o programa BioEstat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003). Este processo foi realizado para toda a subfamília, bem como para cada uma das seis espécies mais abundantes. Para facilitar a interpretação visual dos gráficos, estes foram representados em porcentagem.

Há uma grande variedade de métodos para analisar dados em transecções, boa parte baseada em análise de variância entre parcelas (Hill, 1973; Dai & van der Maarel, 1997). Alguns conceitos e propriedades são relevantes à maioria destes métodos (Legendre & Legendre, 1998):

1. Autocorrelação espacial: ocorre quando valores de amostras próximas são mais semelhantes (autorrelação positiva) entre si, do que com quaisquer outros valores de pontos mais distantes, indicando que pontos adjacentes estariam sujeitos aos mesmos processos determinantes.

2. Isotropia e Anisotropia: na primeira, as características do padrão encontrado são as mesmas independentemente da direção; na última as características do padrão mudam com a direção.

3. Homogeneidade (*Stationarity*): as características provenientes do padrão encontrado (como a média e a variância) são constantes ao longo da área de estudo.

Para analisar a distribuição espacial de Riodininae ao longo de cada trilha foram usados dois métodos de variância entre blocos de parcelas: a variância móvel entre blocos de parcelas de três termos (3TLQV – *three term local quadrat variance*) e a variância tripla entre parcelas (tQV – *triplet quadrat variance*). Estes métodos verificam mudanças na média e variância do número dos indivíduos por unidade amostral (parcela) ao longo de uma faixa amostral (transecção), composta por unidades amostrais de diferentes tamanhos e/ou espaçamentos (Dale, 1999).

A variância móvel entre blocos de parcelas de três termos (3TLQV) está baseada em blocos de parcelas de diferentes tamanhos, através da fórmula (Hill, 1973, modificada por Dale, 1999):

$$V_3(b) = \frac{\sum_{i=1}^{n+1-3b} \left(\sum_{j=i}^{i+b-1} x_j - 2 \sum_{j=i+b}^{i+2b-1} x_j + \sum_{j=i+2b}^{i+3b-1} x_j \right)^2}{8b(n+1-3b)}$$

onde x_j = Número de indivíduos encontrados na parcela j , b = tamanho do bloco de parcelas e n = número total de parcelas na amostra.

O método 3TLQV é derivado da variância móvel entre blocos de parcelas de dois termos (TTLQV – *Two term local quadrat variance*; Hill, 1973), cuja fórmula é:

$$V_2(b) = \frac{\sum_{i=1}^{n+1-2b} \left(\sum_{j=i}^{i+b-1} x_j - \sum_{j=i+b}^{i+2b-1} x_j \right)^2}{2b(n+1-2b)}$$

onde x_j = Número de indivíduos encontrados na parcela j , b = tamanho do bloco de parcelas e n = número total de parcelas na amostra, como no anterior.

A variância tripla entre parcelas (tQV) utiliza três termos para analisar mudanças na variância entre parcelas em relação a seu espaçamento em blocos de parcelas de tamanho constante, através da fórmula (Dale, 1999):

$$V_t(b) = \frac{\sum_{i=1}^{n-2b} (x_i - 2x_{i+b} + x_{i+2b})^2}{4(n-2b)}$$

onde x_j = Número de indivíduos encontrados na parcela j , b = distância entre os pares de parcelas e n = número total de parcelas na amostra.

A tQV, proposta por Dale (1999) é uma variação da variância entre parcelas pareadas (PQV) que utiliza variações nas distâncias entre blocos de parcelas do mesmo tamanho e pode ser usado para analisar como a variância entre parcelas muda em relação a seu espaçamento (Ludwig & Goodall, 1978). Sua fórmula é:

$$V_p(b) = \frac{\sum_{i=1}^{n-b} (x_i - x_{i+b})^2}{2(n-b)}$$

onde x_j = Número de indivíduos encontrados na parcela j , b = distância entre os pares de parcelas e n = número total de parcelas na amostra.

Nenhuma análise do padrão espacial é completa, pois cada método revela apenas parte das características do padrão espacial estudado, sendo interessante a utilização de mais de um método (Ludwig & Goodall, 1978; Dale, 1999; Dale *et al.*, 2002).

Ludwig & Reynolds (1988) recomendam o uso das análises TTLQV e PQV complementarmente, uma vez que a primeira está baseada em blocos de parcelas de diferentes tamanhos e distâncias e a segunda utiliza apenas variações nas distâncias entre blocos de parcelas de mesmo tamanho. Dale (1999) também recomenda análises complementares, com o uso de 3TLQV em conjunto com tQV para melhor detectar a escala de agrupamentos e intervalos.

Apesar do autor de 3TLQV (Hill, 1973) considerar este método menos sensível e menos satisfatório que TTLQV, o último apresenta diversos problemas que limitam seu uso e correta interpretação, tais como ressonância e falta de precisão nos picos. Além disso, TTLQV parece mostrar o padrão espacial apenas em escalas maiores. Já o método 3TLQV apresenta menos desvios em relação ao pico real de variância, bem como picos de ressonância menores e menor sensibilidade a tendências nos dados que TTLQV, o que remove os efeitos do gradiente sobre o qual a transecção foi estabelecida (Dale, 1999; Hoffman & Wiens, 2004).

O método PQV também apresenta picos de ressonância que interferem na análise. Apesar de apresentar picos de variância quando o tamanho da mancha é igual ao intervalo, quando mancha e intervalo são de tamanhos desiguais, apresenta formas trapezoides, não representando claramente a escala (Figura 3.1). O método tQV parece não apresentar as desvantagens do PQV, no entanto trata-se de um método novo, ainda pouco testado com dados reais (Dale, 1999; Rosenberg, 2001).

Assim, optei pela utilização conjunta de 3TLQV e tQV, que além de não apresentar alguns “efeitos colaterais” dos seus antecessores são menos sensíveis a tendências globais nos dados.

Embora métodos de análise de distribuição espacial sejam tradicionalmente aplicados em estudos de ecologia vegetal (Dale, 1999), existem alguns trabalhos também sobre distribuição espacial de besouros (Hoffman & Wiens, 2004) e a sobreposição das distribuições de predadores e suas presas em aves e peixes (Fauchald *et al.*, 2000) e peixes com peixes (Rose & Leggett, 1990).

Os cálculos e gráficos foram realizados com o auxílio do programa Passage, versão 1.1 (Rosenberg, 2001). Para não comprometer a precisão dos métodos, não foram analisados blocos e

distâncias maiores que 10% do comprimento total da transecção (Ludwig & Reynolds, 1988). Os intervalos de confiança (95%) foram construídos por testes de re-amostragem, através de 999 aleatorizações além dos próprios dados, para verificar se os padrões observados diferiam de distribuições ao acaso. Pontos localizados dentro do IC não são significativos, pois não diferem de uma distribuição ao acaso (Rosenberg, 2001).

Segundo Ludwig & Reynolds (1988) a interpretação gráfica dos dados de variância entre blocos de parcelas pode ser feito de acordo com a Figura 3.2, onde a distância média de centro a centro dos agrupamentos será duas vezes o tamanho do bloco ou distância, de forma que o pico de variância encontrado corresponda ao raio da mancha real. No entanto, em estudos em trilhas, em que há a influência de determinado ponto na ocorrência de indivíduos, em termos de microambientes favoráveis ou não, não faz sentido considerar uma medida de raio que inclua ambientes fora da trilha com características distintas. Assim, neste estudo, o tamanho do bloco foi considerado o tamanho da mancha real, sendo o mesmo válido para as distâncias entre blocos.

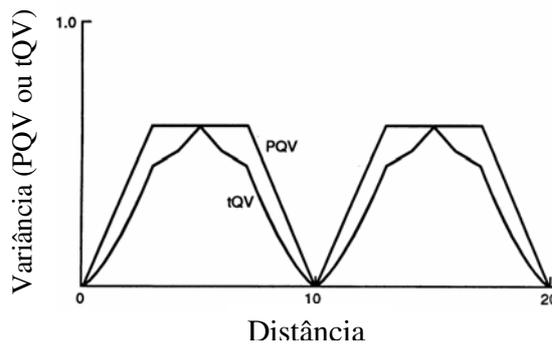
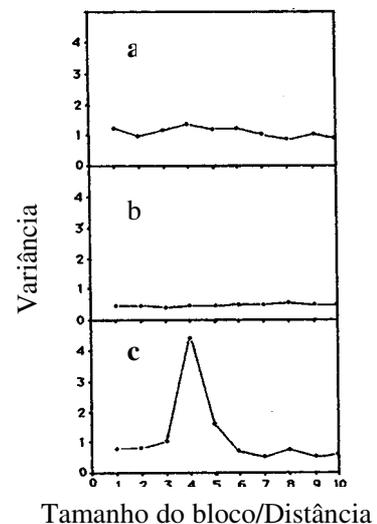


Figura 3.1: Comparação entre os métodos PQV e tQV com dados artificiais, extraído de Dale (1999), p.76.

Figura 3.2: **a.** indivíduos distribuídos ao acaso (variâncias flutuam ao acaso com as parcelas de diferentes tamanhos e distâncias); **b.** distribuição uniforme (a variância permanece baixa sem grandes flutuações); **c.** indivíduos agregados em manchas (variância apresenta picos relativos ao tamanho da parcela ou distância equivalente ao raio da área média ocupada pela mancha). Extraído de Ludwig & Reynolds (1988), p.46.



Resultados

Os 1297 indivíduos de Riodininae observados distribuíram-se diferentemente ao longo das trilhas 1 (480; 37%), 2 (303; 23%), 3 (412; 32%) e 4 (102; 8%). A distribuição dos indivíduos nas trilhas não foi proporcional ao tamanho das mesmas nem para esta subfamília como um todo, nem para as espécies mais abundantes (Tabela 3.1).

A riqueza, a diversidade e a uniformidade da comunidade foram diferentes nas três trilhas maiores (Figura 3.3). A trilha 1 apresentou a maior riqueza de espécies (28) e também a menor diversidade (6,30) e uniformidade (0,61). A trilha 2 mostrou a maior diversidade (7,23) e uniformidade (0,63) e um menor número de espécies (24). A trilha 3 apresentou valores equivalentes à trilha 2 em riqueza (23) e uniformidade (0,63), mas uma diversidade intermediária (6,91).

Tabela 3.1: Resultado de teste qui-quadrado para a hipótese H_0 : Número de indivíduos observados é proporcional ao tamanho da trilha.

	χ^2	P	gl
Subfamília Riodininae	54,993	< 0,0001	3
<i>Phaenochitonina fuliginea</i>	31,527	< 0,0001	3
<i>Theope nycteis</i>	75,492	< 0,0001	3
<i>Calephelis brasiliensis</i>	186,009	< 0,0001	3
<i>Pirascuca sagaris</i>	22,05	0,0001	3
<i>Phaenochitonina cingulus</i>	47,658	< 0,0001	3
<i>Ematurgina axena</i>	46,422	< 0,0001	3

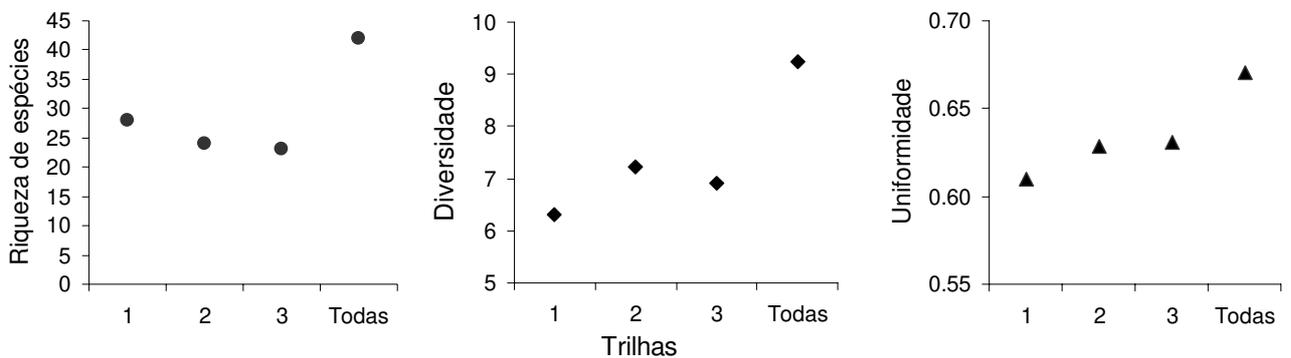


Figura 3.3: Índices de Riqueza, Diversidade (recíproco de Simpson) e Uniformidade (Hill modificado), para as três trilhas maiores.

Tabela 3.2: Lista das 42 espécies de Riodininae e número de observações por trilha registradas na gleba Pé de Gigante, classificados em ordem de abundância.

Espécies	Trilha 1	Trilha 2	Trilha 3	Trilha 4	Total
<i>Phaenochitonía fuliginea</i>	106	81	39	14	240
<i>Theope nycteis</i>	27	44	119	16	206
<i>Calephelis brasiliensis</i>	133	23	11	1	168
<i>Pirascca sagaris</i>	31	42	73	15	161
<i>Phaenochitonía cingulus</i>	67	16	21	9	113
<i>Ematurgina axena</i>	7	36	24	17	84
<i>Mesosemia levis</i>	2	1	39	2	44
<i>Synargis calyce</i>	17	4	16	3	40
<i>Emesis diogenia</i>	27	6	1	0	34
<i>Mesene epalia</i>	7	13	12	1	33
<i>Adelotypa violacea</i>	0	3	13	6	22
<i>Pararopsis inaria</i>	8	2	11	0	21
<i>Mesosemia melpia</i>	2	4	11	2	19
<i>Anteros formosus</i>	10	2	2	3	17
<i>Anteros lectabilis</i>	1	6	4	2	13
<i>Mesene phareus</i>	2	4	5	2	13
<i>Stichelia bocchoris</i>	12	0	0	0	12
<i>Emesis sp.</i>	2	3	2	0	7
<i>Symmachia phaedra</i>	5	1	0	1	7
<i>Adelotypa sejuncta</i>	0	5	0	0	5
<i>Pheles strigosa</i>	2	2	0	0	4
<i>Sarota chrysus</i>	1	0	3	0	4
<i>Cremna thasus</i>	0	0	0	3	3
<i>Lasaia agesilas</i>	3	0	0	0	3
<i>Parcella amarynthina</i>	2	0	1	0	3
<i>Adelotypa zerna</i>	0	1	1	0	2
<i>Emesis fatimella</i>	2	0	0	0	2
<i>Emesis mandana</i>	1	1	0	0	2
<i>Pheles atricolor</i>	0	2	0	0	2
<i>Lemonias theodora</i>	1	0	0	0	1
<i>Emesis lucinda</i>	0	0	1	0	1
<i>Emesis russula</i>	0	0	0	1	1
<i>Melanis sp.</i>	1	0	0	0	1
<i>Mesosemia bella</i>	0	0	0	1	1
<i>Mesosemia rhodia</i>	1	0	0	0	1
<i>Mesosemia sp.</i>	0	1	0	0	1
<i>Napaea eucharila</i>	0	0	0	1	1
<i>Mycastor leucarpis</i>	0	0	1	0	1
<i>Perophthalma tullius</i>	0	0	0	1	1
<i>Synargis paulistina</i>	0	0	1	0	1
<i>Synargis regulus</i>	0	0	1	0	1
<i>Theope lycaenina</i>	0	0	0	1	1
Total	480	303	412	102	1297

Cada trilha estudada apresenta características próprias em termos de vegetação, abertura de dossel e microhabitat, refletindo em uma variação na composição de espécies e abundância em cada trilha (Tabela 3.2). Algumas espécies foram observadas exclusivamente ou com maior frequência em apenas uma das trilhas estudadas. As espécies também não se distribuíram uniformemente ao longo das trilhas. Algumas foram observadas associadas a determinadas fisionomias vegetais presentes na área. As espécies *Mesosemia bella*, *Perophtalma tullius* e *Cremna thasus* foram observadas somente em áreas de cerradão, bastante sombreadas. *Mesosemia levis* e *M. melpia* apresentaram respectivamente 93 e 68% de suas observações nestas áreas. Outras borboletas, como *Calephelis brasiliensis* e espécies do gênero *Emesis*, foram mais frequentemente encontradas em áreas mais abertas de cerrado *sensu stricto*. A espécie *Lasaia agesilas* foi observada somente em manchas de flores em cerrado *sensu stricto*.

A similaridade calculada pelo índice de Sørensen não variou muito entre as trilhas 1 e 2 (0,42), 1 e 3 (0,41) e 2 e 3 (0,43). No entanto, a similaridade entre as trilhas do Pé de Gigante é bem mais alta do que a encontrada em relação a uma outra área de cerrado, Itirapina (0,29; veja Capítulo I, p. 26).

Cada trilha tem um conjunto restrito de espécies raras. As trilhas 1, 2 e 4 apresentaram riqueza de espécies dentro do esperado, segundo o intervalo de confiança da curva de rarefação. A trilha 3 mostrou um padrão distinto, com uma riqueza de espécies menor do que o intervalo de confiança para o número de indivíduos observados (Figura 3.4).

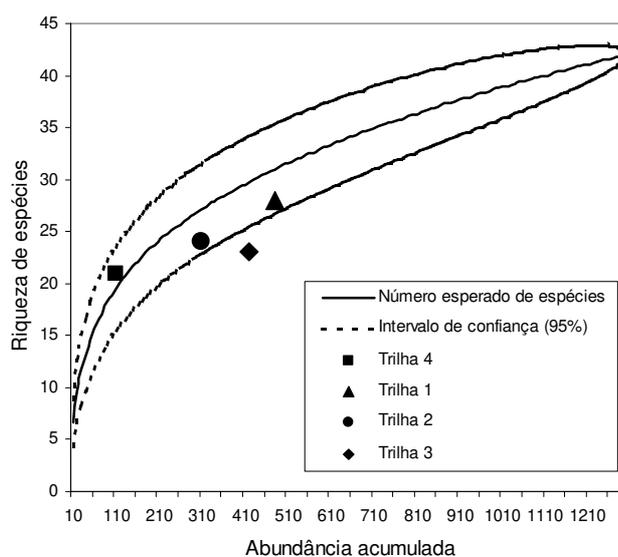


Figura 3.4: Riqueza de espécies nas trilhas em relação à curva de rarefação e respectivos intervalos de confiança.

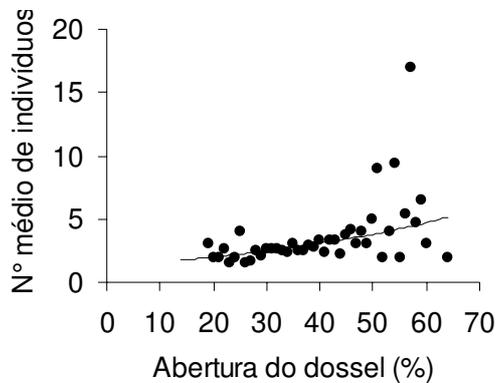


Figura 3.5: Distribuição da comunidade de Riordininae em relação ao percentual de abertura do dossel.

A distribuição da comunidade total de Riordininae em relação à abertura do dossel (Figura 3.5) adequou-se a uma curva exponencial $y = 0,77e^{(2,04X)}$ ($R^2=0,303$; $p<0,001$), o que parece indicar no grupo uma preferência por áreas mais abertas.

Entre as espécies dominantes (Figura 3.6), duas também se ajustaram a curvas exponenciais: *Calephelis brasiliensis* ($R^2=0,758$; $p=0,001$) e *Ematurgina axena* ($R^2=0,513$; $p<0,001$), que predominaram em áreas mais abertas de cerrado *sensu stricto*.

Theope nycteis adequou-se a uma curva de regressão polinomial quártica $y = 366,03 - 2357,74x + 5652,16x^2 - 5966,61x^3 + 2339,55x^4$ ($R^2=0,553$; $p=0,002$). Esta espécie parece evitar áreas muito abertas, apresenta uma faixa de ocorrência mais estreita, concentrada principalmente entre 30 e 40% de abertura de copa.

Pirascça sagaris adequou-se a uma regressão linear $y = 1,82 - 1,88x$ ($R^2=0,175$; $p=0,030$), diminuindo sua ocorrência de acordo com o aumento da abertura de dossel.

A curvas de regressão polinomial quadrática ajustaram-se as espécies *Phaenochitonía fuliginea* ($y = 37,10 - 96,36x + 63,38x^2$; $R^2=0,228$; $p=0,026$) e *Phaenochitonía cingulus* ($y = 40,54 - 107,32x + 71,35x^2$; $R^2=0,384$; $p=0,003$). Estas espécies mostram uma ampla dispersão de pontos, não mostrando preferência por determinada faixa de abertura de dossel.

No entanto, as trilhas não são semelhantes entre si em termos de abertura de dossel (Figura 3.7). As trilhas 1 e 2 são bastante heterogêneas, com porções ensolaradas e sombreadas ao longo da transecção (Figura 3.7a,b). As trilhas 3 e 4 são mais sombreadas, apresentando aberturas entre 30 e 40 %, na maioria das unidades amostrais (Figura 3.7c,d).

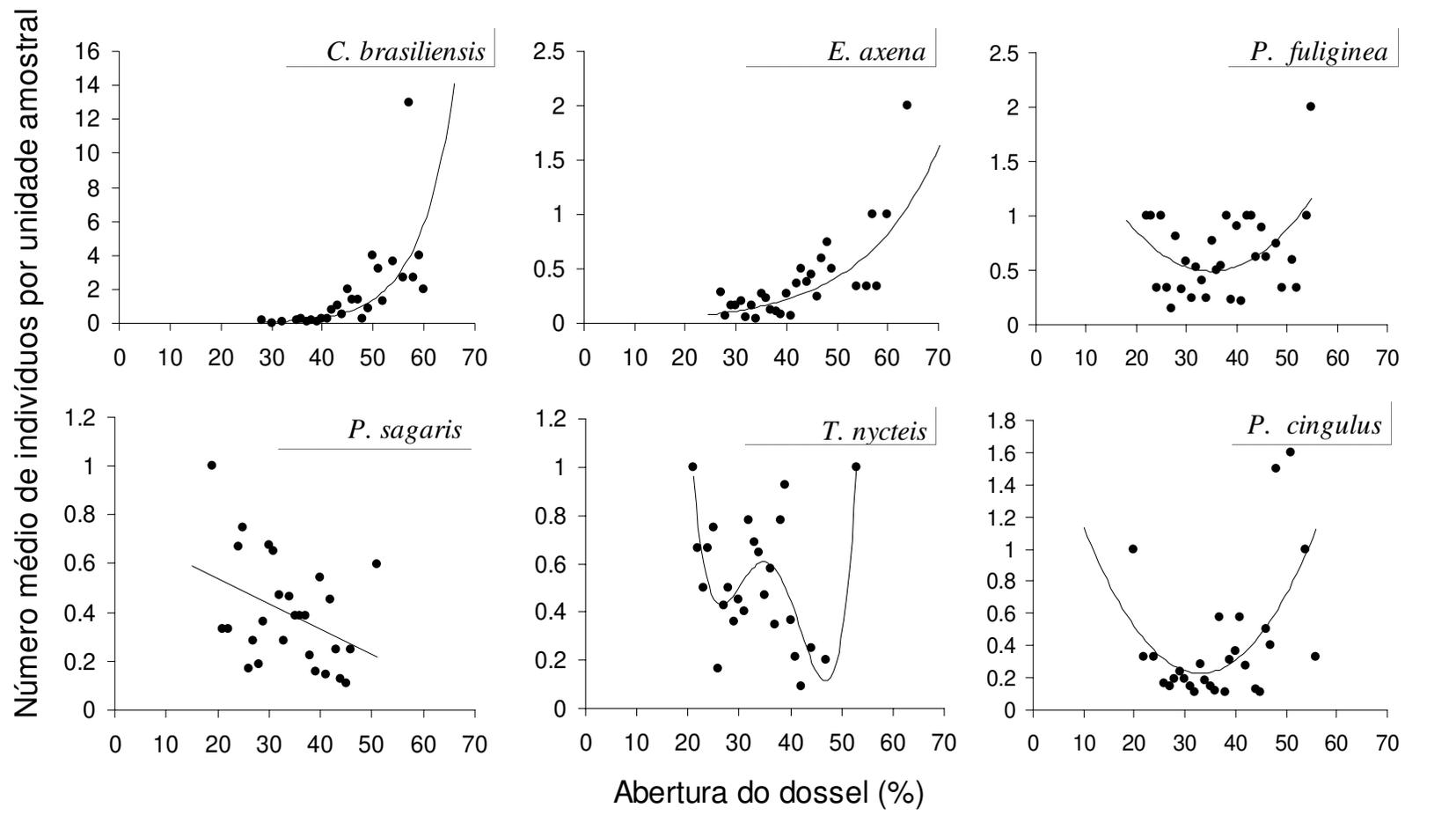


Figura 3.6: Distribuição do número médio de indivíduos por unidade amostral das seis espécies dominantes em relação ao percentual de abertura do dossel.

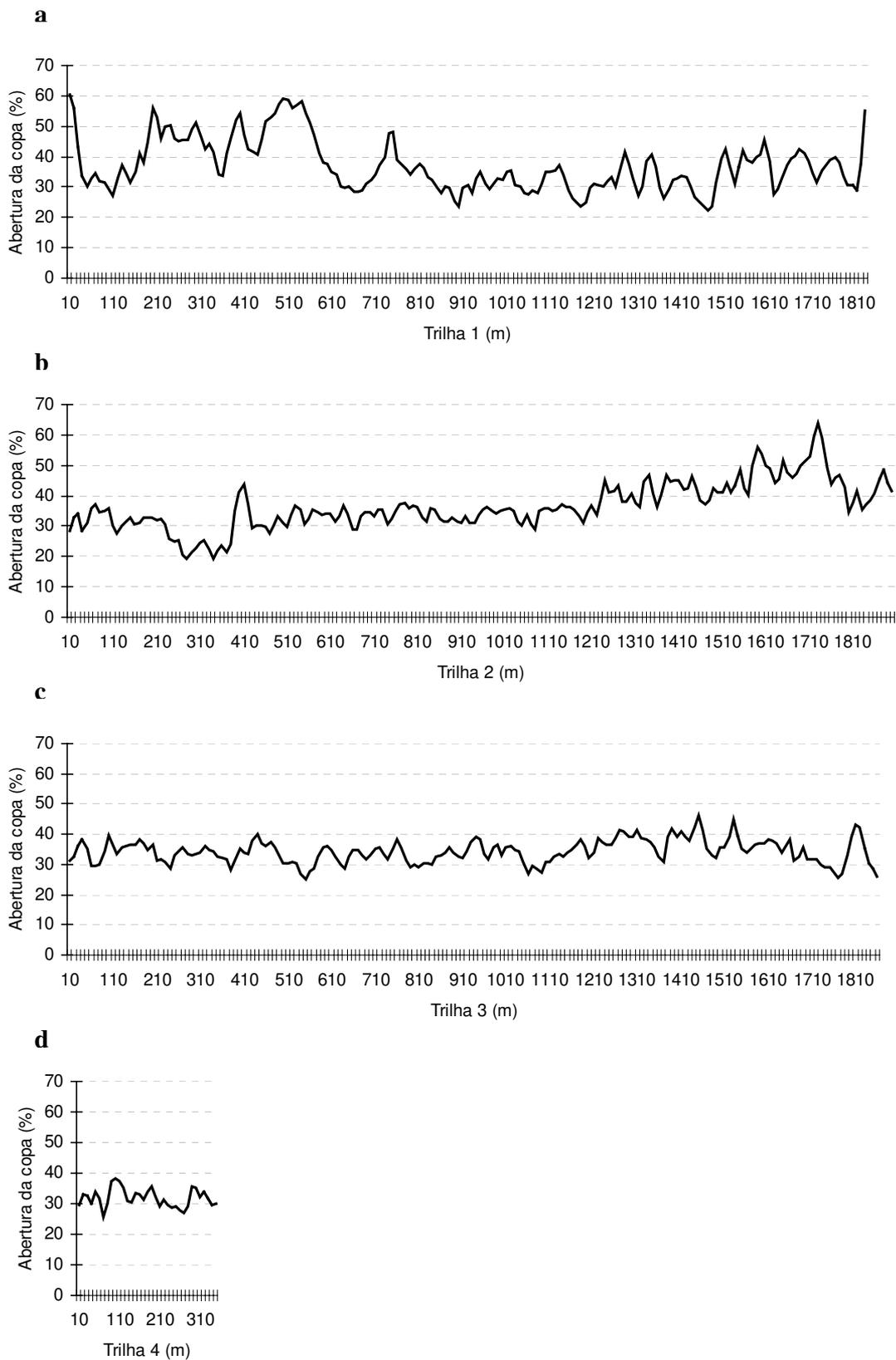


Figura 3.7: Percentual de abertura de dossel nas trilhas: **a.** 1, **b.** 2, **c.** 3, e **d.** 4.

As transecções das trilhas 1, 2 e 3 para número de observações e número de espécies mostram que locais de maior concentração de indivíduos, parecem em geral concentrar também um maior número de espécies. Embora também observados, os locais que contém um grande número de indivíduos e poucas espécies foram raros (Figuras 3.8, 3.9 e 3.10a,d).

Parece haver significativa semelhança entre blocos próximos e agrupamentos muito pequenos em escalas inferiores a 20 m, de acordo com as análises de variância entre parcelas que mostram uma depressão inicial dos gráficos (Figuras 3.8, 3.9, 3.10b,c,e,f). Isto indica simplesmente que áreas próximas são semelhantes em números de espécies e de indivíduos. As borboletas observadas na trilha 1 parecem formar agrupamentos de 50 m, de acordo com a presença de um pico significativo em blocos de 50 m, na análise 3TLQV. É possível que haja agrupamentos em escalas maiores que 180 m, de acordo com a linha de tendência observada no gráfico (Figura 3.8b). Embora picos tenham sido observados para as distâncias entre os agrupamentos de indivíduos, estes não diferiram significativamente do acaso. Apenas depressões significativas, que indicam semelhança, foram observadas a distâncias de 40 e 100m (Figura 3.8c). Esta análise de distância apenas confirma o resultado obtido em 3TLQV uma vez que indica a existência de agrupamentos semelhantes a distâncias inferiores ao tamanho do bloco.

Os agrupamentos de espécies da trilha 1 parecem ocorrer ao acaso (Figura 3.8e), sem a presença de picos bem definidos na análise de blocos. Como foi observado para o número de espécies, é possível que haja agrupamentos em escalas maiores, não analisadas neste trabalho.

A curva da análise de distância (Figura 3.8f) embora apresente alguns picos, mostra apenas depressões significativas, indicando áreas semelhantes a distâncias de 30, 40, 90 e 160 m. Estas distâncias fazem mais sentido se houver um agrupamento maior do que o estudado nesta escala. No entanto é necessário ressaltar que as variâncias são de baixa amplitude, característica de distribuição ao acaso (Figura 3.2).

Um local na trilha 1 destacou-se bastante dos demais pelo alto número de indivíduos (26) e espécies (10) observados (Figura 3.8a,d). Este local apresentava formato de “arena” com diversos estratos de vegetação em degraus sucessivamente mais altos e mais estreitos. Poderia ser um local onde se concentravam colônias da subfamília, bem como agrupamentos de machos.

Também observei pequenos agrupamentos de espécies e indivíduos na trilha 2 (Figura 3.9a,d), a alguns metros antes da descida para a depressão presente na área, cerca de 400 m da entrada da trilha. Possivelmente este trecho seria reconhecido como um “topo de morro” para

alguns animais ali presentes, por se tratar de uma porção mais elevada de terra e seria propício a agrupamentos de machos.

A trilha 2 apresenta agrupamentos mais sutis que não diferem do acaso para o número de indivíduos observados (Figura 3.9b). A análise de distância apresenta um pico indicando agrupamentos diferentes a distâncias de 140 m, mas este não difere significativamente de valores encontrados ao acaso. Já as depressões são significativas, sobretudo a 110 e 170 m, indicando áreas semelhantes a estas distâncias (Figura 3.9c).

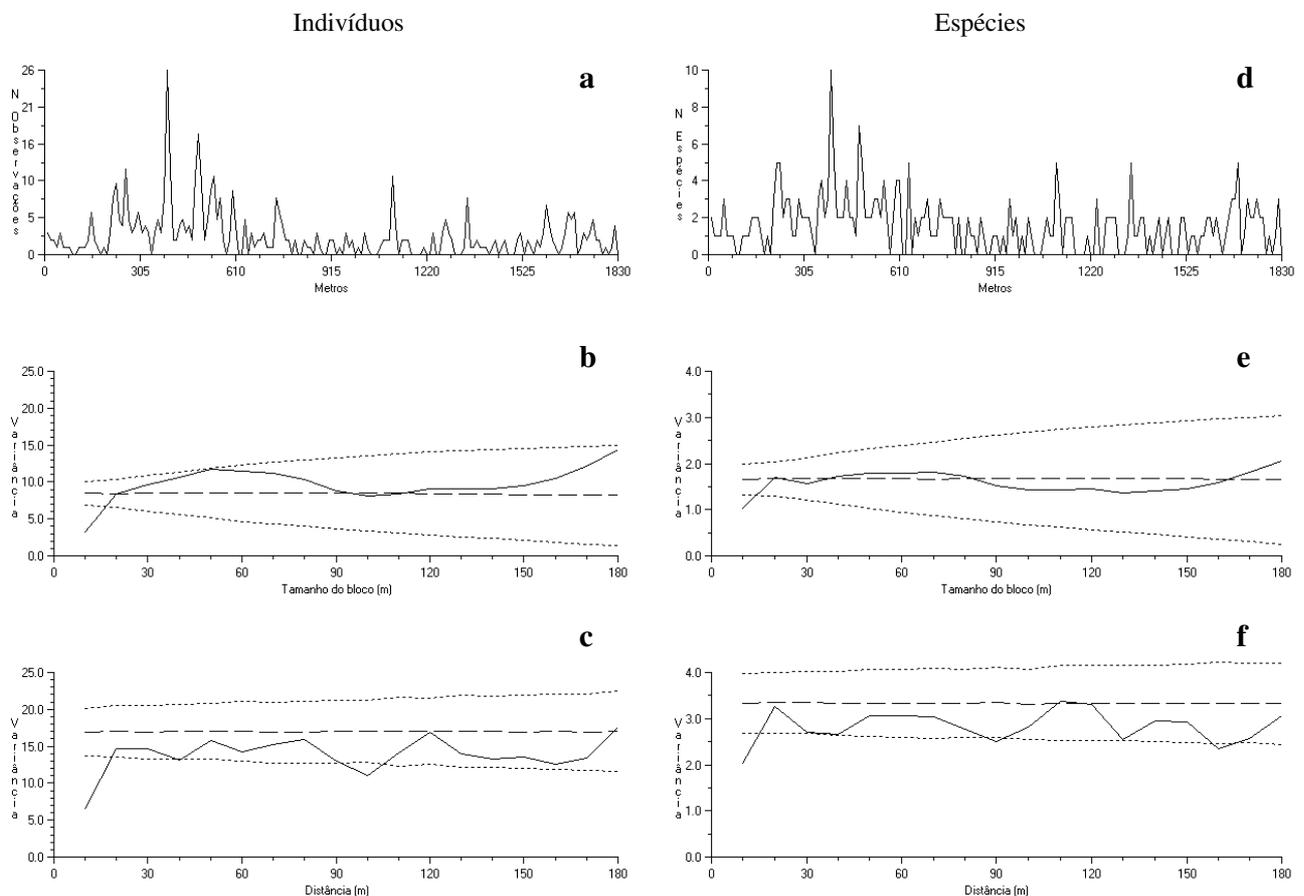


Figura 3.8: Análise espacial da trilha 1: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados. **c.** Análise tQV para indivíduos observados. **d.** Número de espécies observadas ao longo da trilha. **e.** Análise 3TLQV para espécies observadas. **f.** Análise tQV para espécies observadas. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

As espécies observadas parecem estar agrupadas em blocos de 120 m (Figura 3.9e). Mais uma vez as análises de distância apresentam picos que não diferem significativamente de valores encontrados ao acaso; apenas depressões significativas podem ser observadas em 40, 60 e 170 m (Figura 3.9f). As depressões menores indicam distâncias de áreas semelhantes que podem estar dentro do bloco; já a última pode se referir a um padrão de escala maior não incluso no presente estudo.

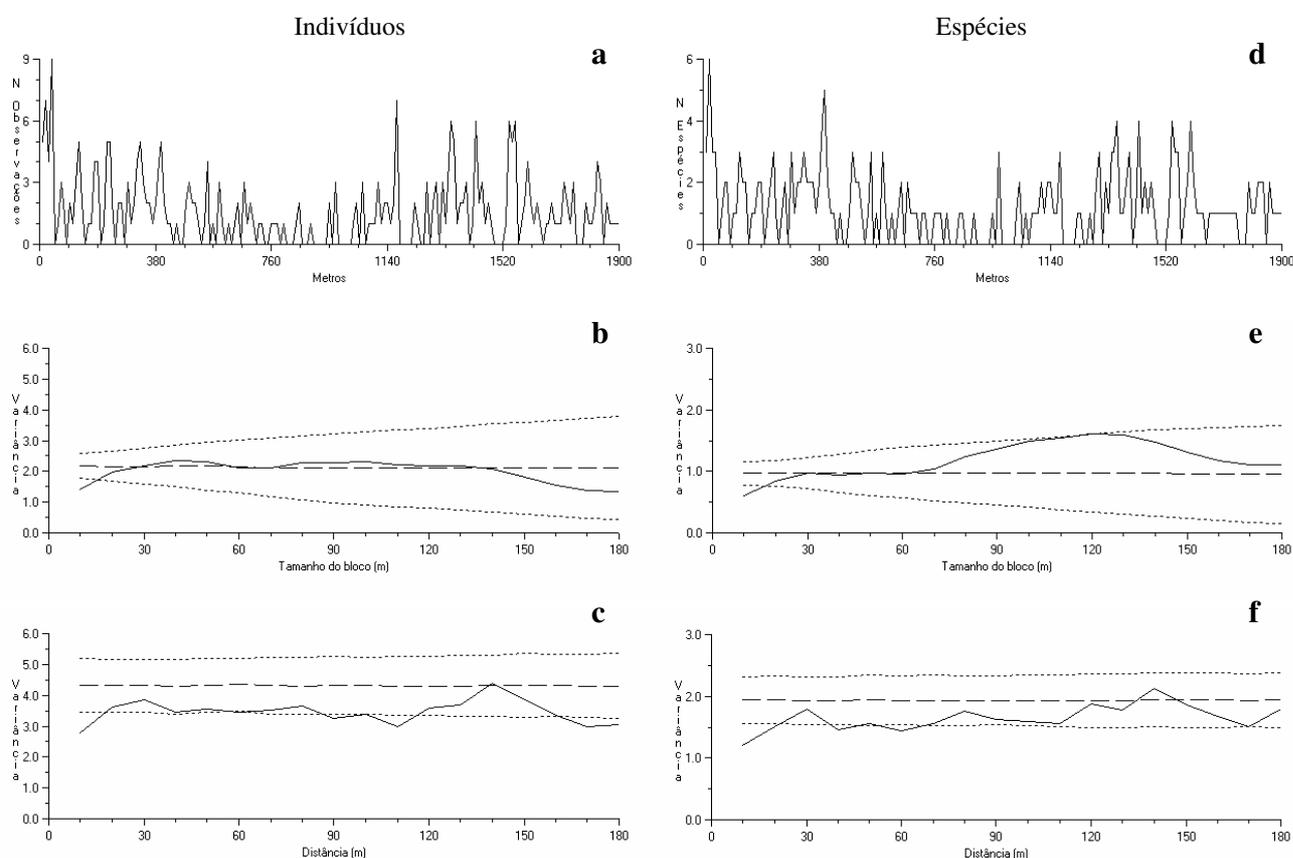


Figura 3.9: Análise espacial da trilha 2: a. Número de indivíduos observados ao longo da trilha. b. Análise 3TLQV para indivíduos observados. c. Análise tQV para indivíduos observados. d. Número de espécies observadas ao longo da trilha. e. Análise 3TLQV para espécies observadas. f. Análise tQV para espécies observadas. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

A trilha 3 apresenta agrupamentos de indivíduos em blocos de 40 m (Figura 3.10b) e picos de distâncias que não diferem dos valores encontrados ao acaso (Figura 3.10c). Este mesmo padrão pode ser observado para o número de espécies (Figura 3.10e,f).

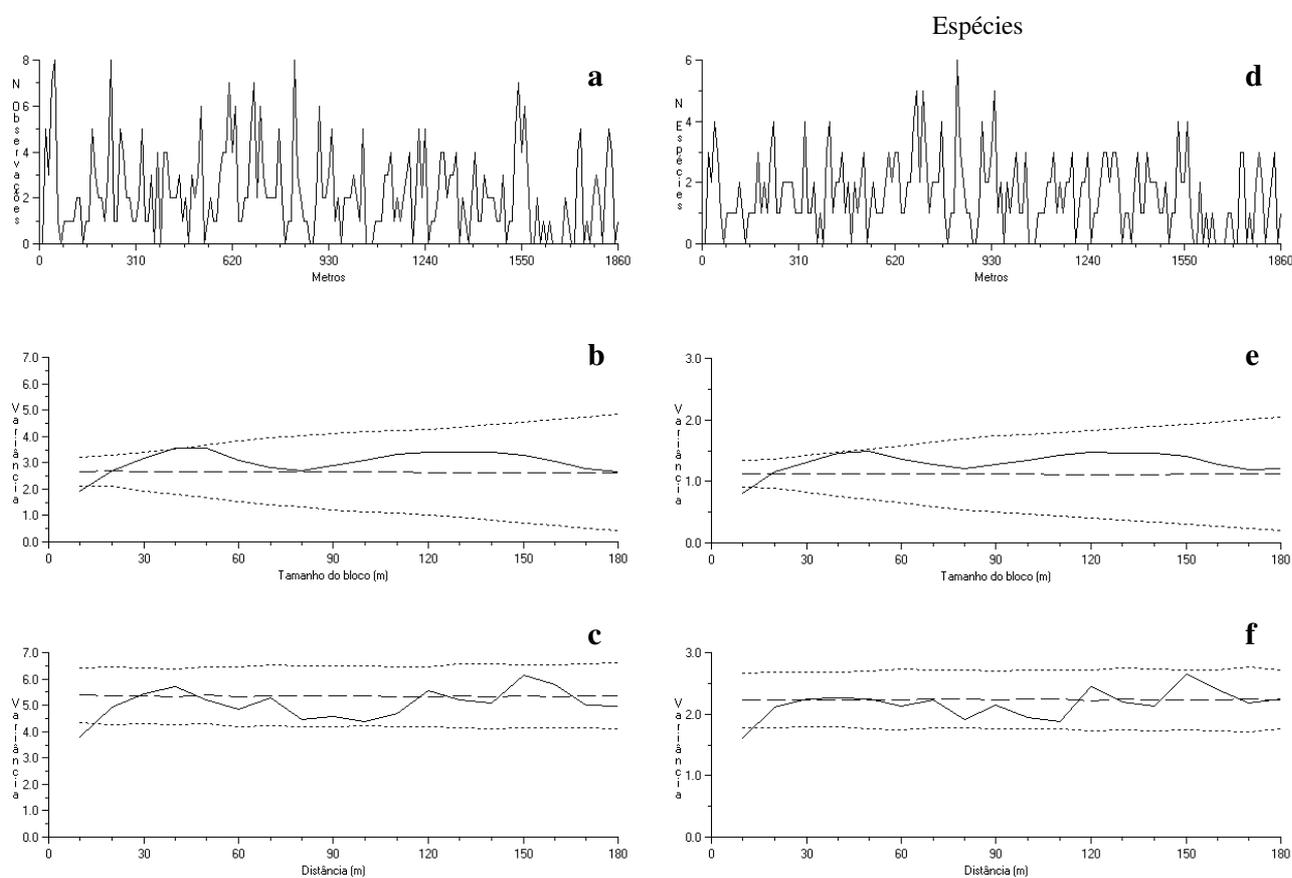


Figura 3.10: Análise espacial da trilha 3: **a**. Número de indivíduos observados ao longo da trilha. **b**. Análise 3TLQV para indivíduos observados. **c**. Análise tQV para indivíduos observados. **d**. Número de espécies observadas ao longo da trilha. **e**. Análise 3TLQV para espécies observadas. **f**. Análise tQV para espécies observadas. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

Os indivíduos de *Phaenochitonina fuliginea* parecem não apresentar preferências por determinadas faixas de abertura de dossel (Figuras 3.6). Na trilha 1, a mais heterogênea em termos de abertura de dossel (Figura 3.7a), ocorreu o maior número de indivíduos desta espécie (44%). Apenas nesta trilha foram observados picos significativos (Figura 3.11a,b), indicando agrupamentos de 30 e 100 m. Parece haver uma semelhança entre pontos localizados próximos, enquanto os agrupamentos distintos estão localizados a uma distância de 30 m, representado pelo pico na Figura 3.11c. A trilha 2 mostrou apenas a presença de áreas semelhantes a distâncias de 40, 70 e 90 m (Figura 3.11f). Apesar do grande número de observações nesta trilha (34%, Figura 3.11d), não foram detectados agrupamentos significativos (Figura 3.11e). A trilha 3 conta com um menor número de indivíduos observados (16%, Figura 3.11g) apresentando uma amplitude muito pequena nas análises de blocos e distâncias, muito menor que a verificada para as demais (Figura 3.11h,i), semelhante a uma distribuição ao acaso (Figura 3.2).

Theope nycteis tem sua ocorrência concentrada em faixas de dossel entre 30 e 40%, evita áreas muito abertas, predominando nas trilhas mais sombreadas (Figuras 3.6, 3.7 e 3.12a,d,g). As trilhas 1 e 2 concentram, respectivamente, 13 e 21% das observações de *Theope nycteis* (Figura 3.12a,d). Ambas mostram agrupamentos a uma escala de 160 m (Figura 3.12b,e) e áreas semelhantes a distâncias inferiores a 20 m (Figura 3.12c,f). A trilha 1 mostra também uma semelhança de pontos a uma escala grande (100m, Figura 3.12c). No entanto, é importante ressaltar que a amplitude da variância nas trilhas 1 e 2 é muito pequena, característica de ocorrência ao acaso (Figura 3.2). A trilha 3 (Figura 3.12g), que concentra o maior número de observações (58%), apresentou agrupamentos significativos de 60 e 90 m (Figura 3.12h) e áreas semelhantes à distância de 20 m (Figura 3.12i).

O maior número de observações de *Calephelis brasiliensis* (79%) foi feito na trilha 1 (Figura 3.13a), sobretudo em locais de abertura de dossel acima de 40% (Figura 3.6, 3.7a). Esta preferência por áreas mais abertas repetiu-se na trilha 2 (Figuras 3.7b e 3.13d). Um agrupamento significativo foi detectado na trilha 1 a 120 m (Figura 3.13b). Parece haver áreas semelhantes a 10 e 40 m, distâncias que estariam inclusas naquele tamanho de agrupamento. Nas trilhas 2 e 3, embora mostrassem alguns locais de maior concentração de indivíduos (Figura 3.13d,g), não foi detectado agrupamento significativo. As análises 3TLQV para estas trilhas assemelham-se a uma distribuição ao acaso (Figura 3.13e,h), com uma amplitude de variância muito pequena. O mesmo resultado foi obtido nas análises tQV (Figura 3.13f,i).

Apesar do pequeno número de observações de *Pirascuca sagaris* na trilha 1 (19%, Figura 3.14a) foi detectado um agrupamento de 20 m (Figura 3.14b), áreas não semelhantes a 20 m e áreas semelhantes à distância de 170 m (Figura 3.14c). As trilhas 2 e 3, que apresentaram maior número de observações, respectivamente 26 e 46% (Figura 3.14d,g), não apresentaram agrupamentos significativos (Figura 3.14e,h). A análise tQV da trilha 2 indicou a presença de áreas semelhantes a 20 m (Figura 3.14f), embora haja baixa amplitude de variância. A trilha 3 não mostrou picos ou depressões significativas na análise tQV (Figura 3.14i). Esta espécie parece preferir locais mais sombreados, sua ocorrência diminui com a abertura da copa (Figura 3.6), não sendo observada em locais com abertura superior a 50% (Figuras 3.7 e 3.14a,d,g).

A trilha 1, na qual observei 59% das ocorrências de *Phaenochitonina cingulus* (Figura 3.15a), houve um agrupamento significativo de 80 m (Figura 3.15b), sem depressões ou picos significativos na análise de distâncias (Figura 3.15c). Esta trilha é bastante heterogênea em relação à abertura de dossel (Figura 3.7a). Nas trilhas 2 e 3, onde realizei, respectivamente, 14 e 18% das observações da espécie (Figura 3.15d,g) não foram detectados padrões de agrupamentos (Figura 3.15e,h). A análise de distâncias da trilha 2 mostrou uma pequena amplitude de variância, não diferindo do acaso (Figura 3.15f). A trilha 3 não mostrou picos ou depressões significativas na análise tQV (Figura 3.15i).

A espécie *Ematurgina axena* foi pouco observada na trilha 1 (8%, Figura 3.16a) não apresentando nesta trilha agrupamentos ou distâncias significativas entre estes (Figura 3.16b,c). Apesar de concentrar o maior número de observações para a espécie (43%), a trilha 2 não apresentou agrupamentos significativos (Figura 3.16e), apenas áreas semelhantes foram detectadas a distâncias de 10, 80 e 120 m. Esta trilha indica concentrações de indivíduos na sua porção mais aberta (Figura 3.16d) que poderiam representar agrupamentos significativos em uma escala superior a 180 m, que não foi inclusa nesta análise. A trilha 3, na qual foram observados 29% dos indivíduos (Figura 3.16g), também não mostrou agrupamentos significativos (Figura 3.16h), mas áreas semelhantes a distâncias de 40 m (Figura 3.16i). Todas as análises desta espécie mostraram baixa amplitude de variância. Nas trilhas 1 e 2 (Figura 3.7a,b), mais heterogêneas, *E. axena* ocorre principalmente nos locais com abertura de dossel acima de 40% (Figura 3.16a,d), padrão que não se repete na trilha 3, mais sombreada (Figuras 3.7c e 3.16g).

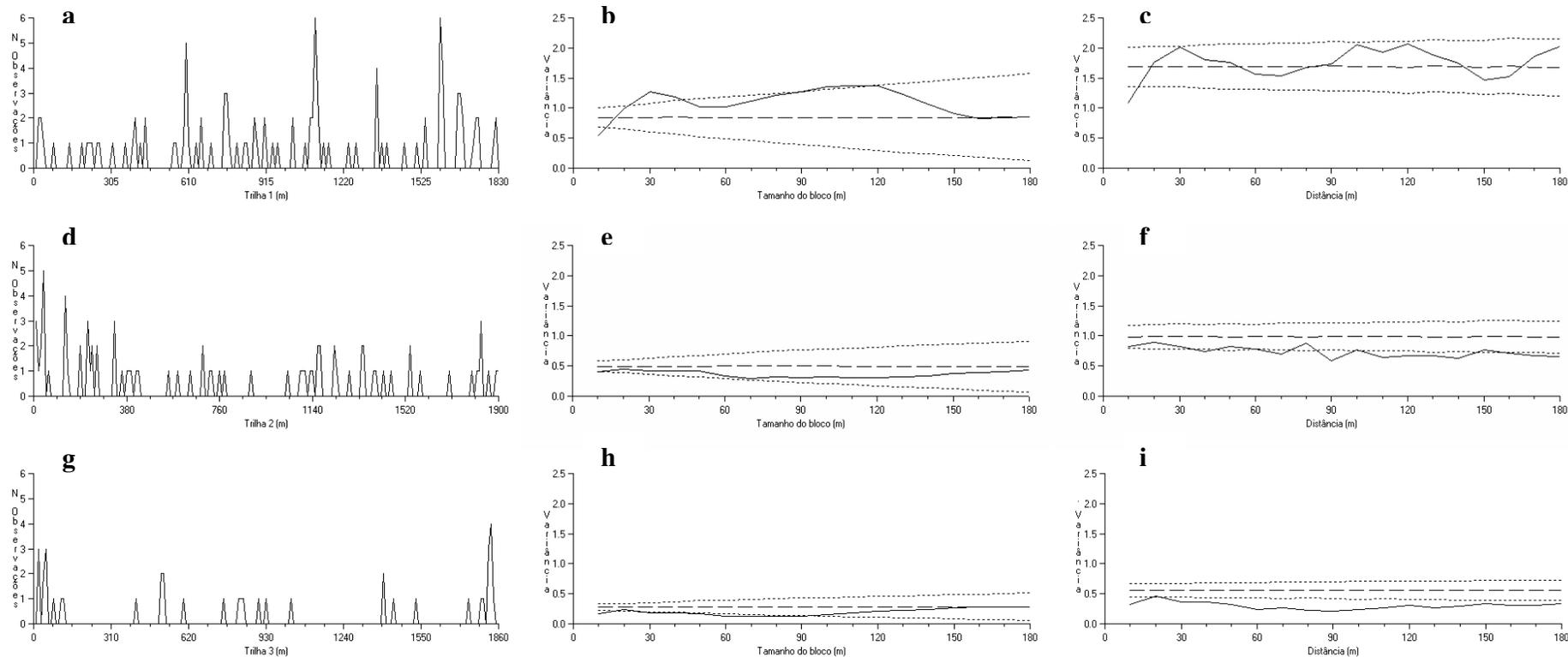


Figura 3.11: Análise espacial da espécie *Phaenochitonina fuliginea*: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 1. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 1. **c.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 1. **d.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 2. **e.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 2. **f.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 2. **g.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 3. **h.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 3. **i.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 3. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

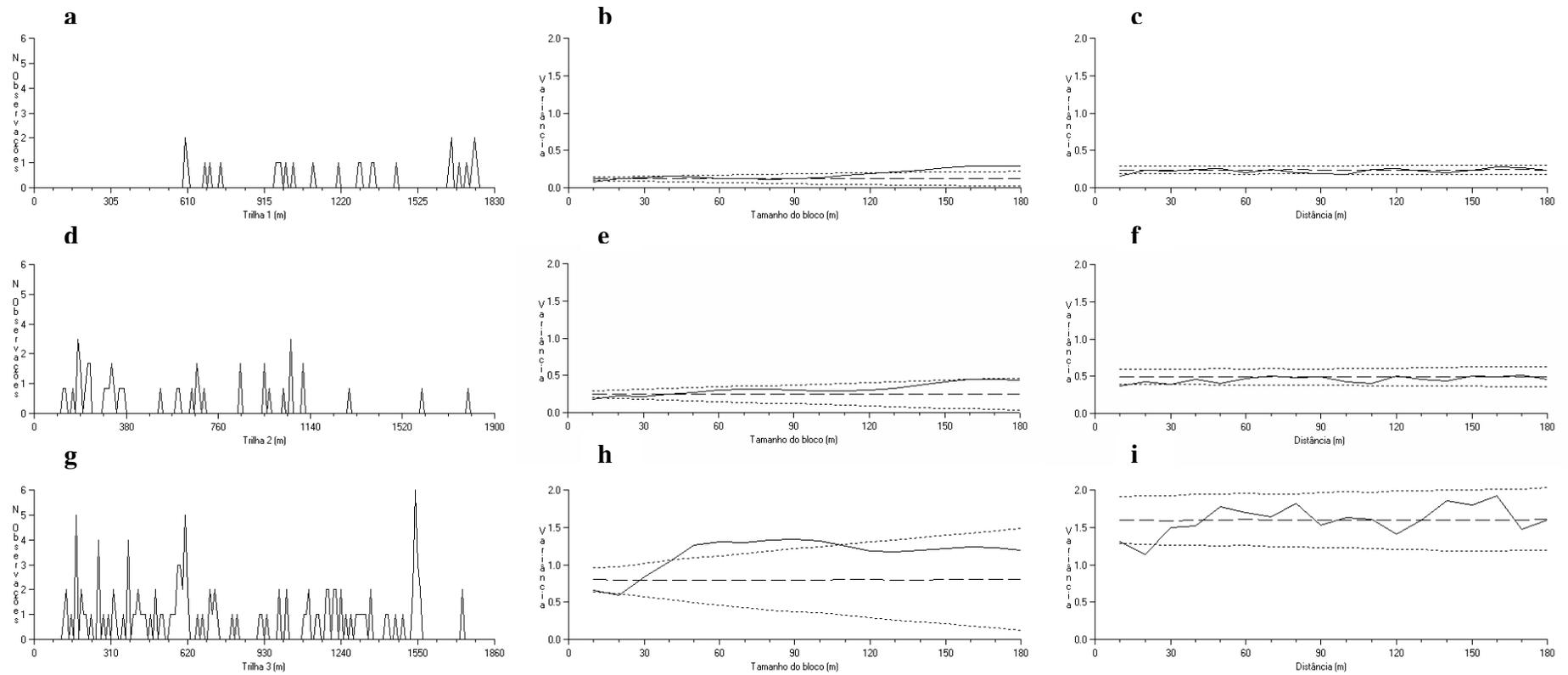


Figura 3.12: Análise espacial da espécie *Theope nycteis*: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 1. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 1. **c.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 1. **d.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 2. **e.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 2. **f.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 2. **g.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 3. **h.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 3. **i.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 3. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

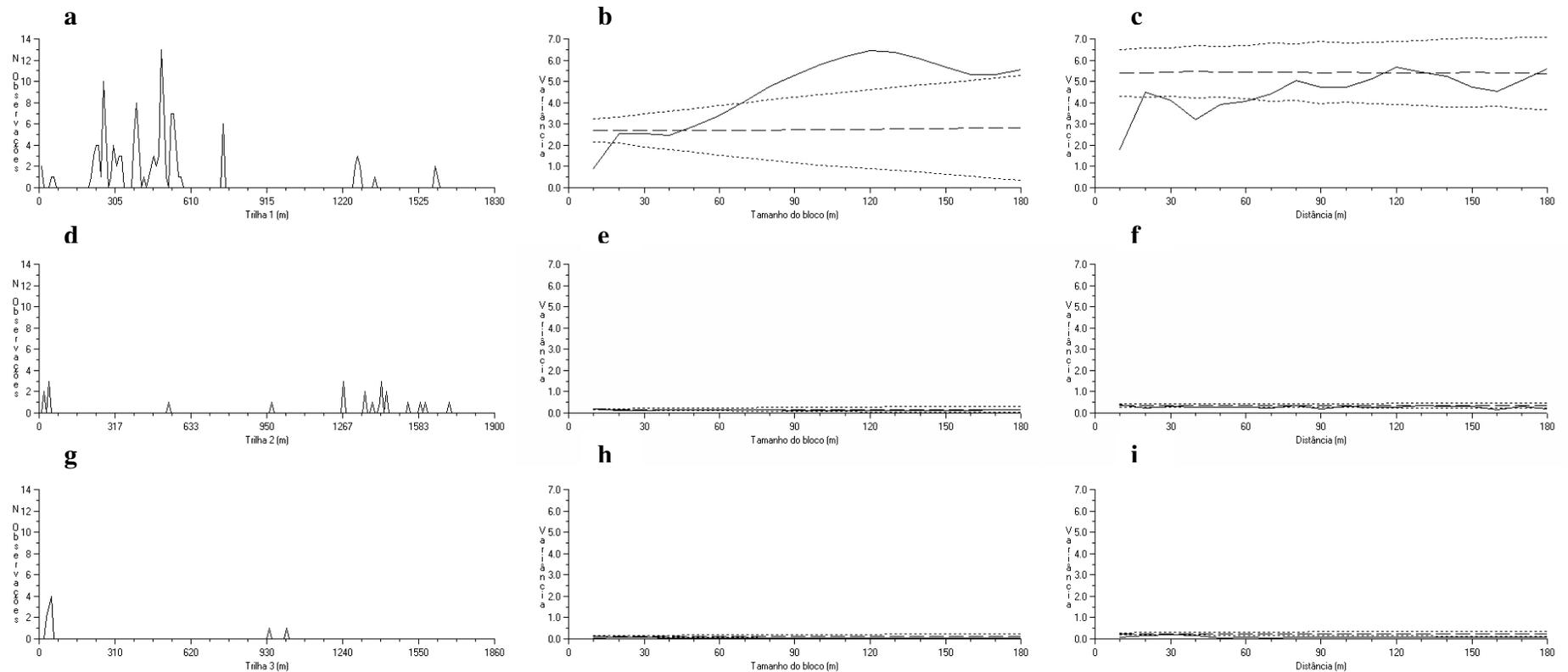


Figura 3.13: Análise espacial da espécie *Calephelis brasiliensis*: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 1. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 1. **c.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 1. **d.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 2. **e.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 2. **f.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 2. **g.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 3. **h.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 3. **i.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 3. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

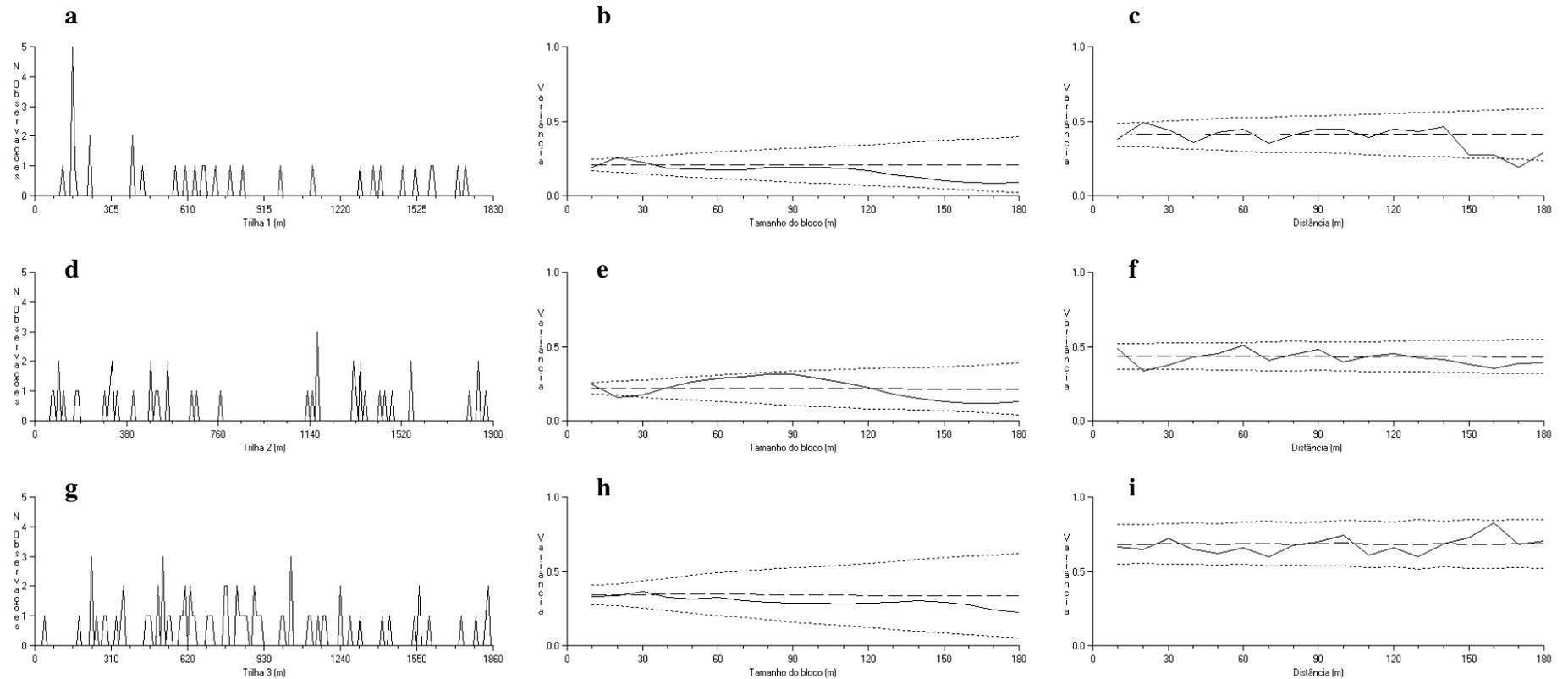


Figura 3.14: Análise espacial da espécie *Pirascca sagaris*: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 1. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 1. **c.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 1. **d.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 2. **e.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 2. **f.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 2. **g.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 3. **h.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 3. **i.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 3. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

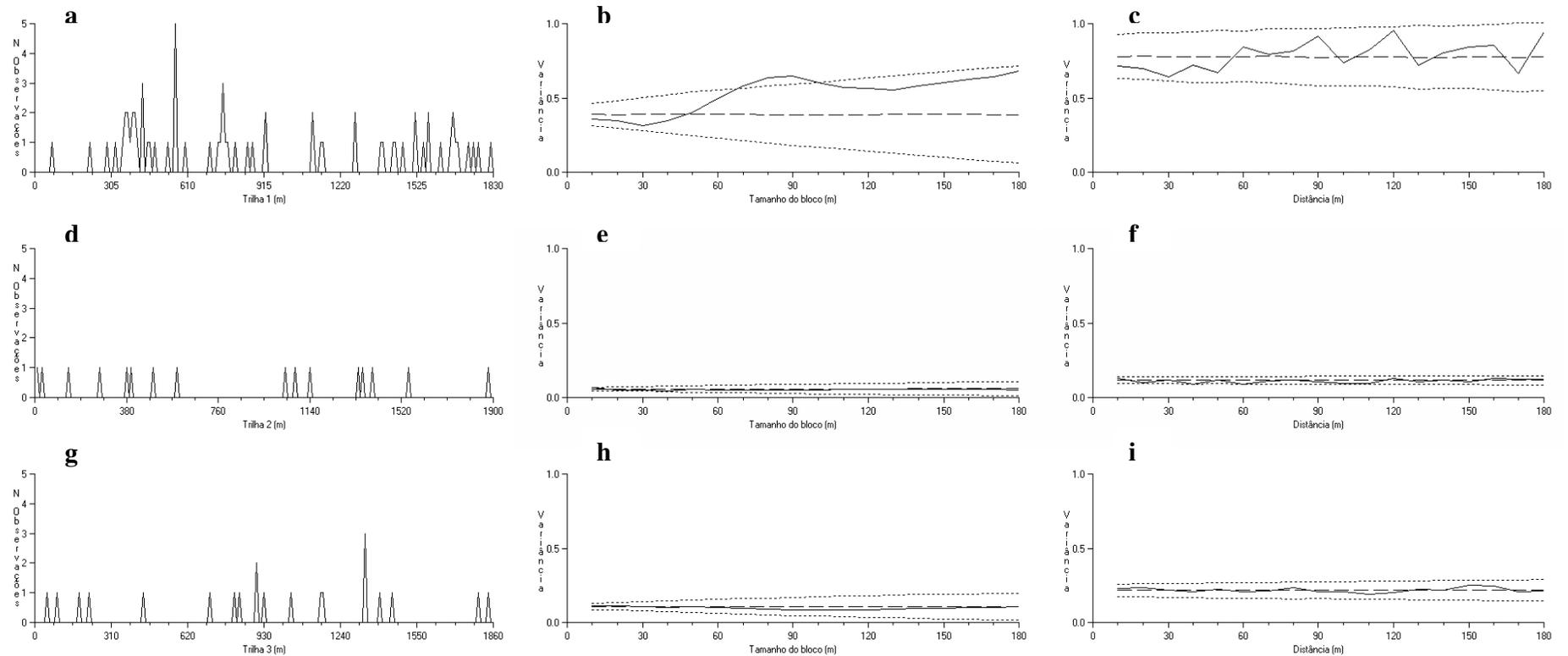


Figura 3.15: Análise espacial da espécie *Phaenochitonias cingulus*: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 1. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 1. **c.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 1. **d.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 2. **e.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 2. **f.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 2. **g.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 3. **h.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 3. **i.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 3. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

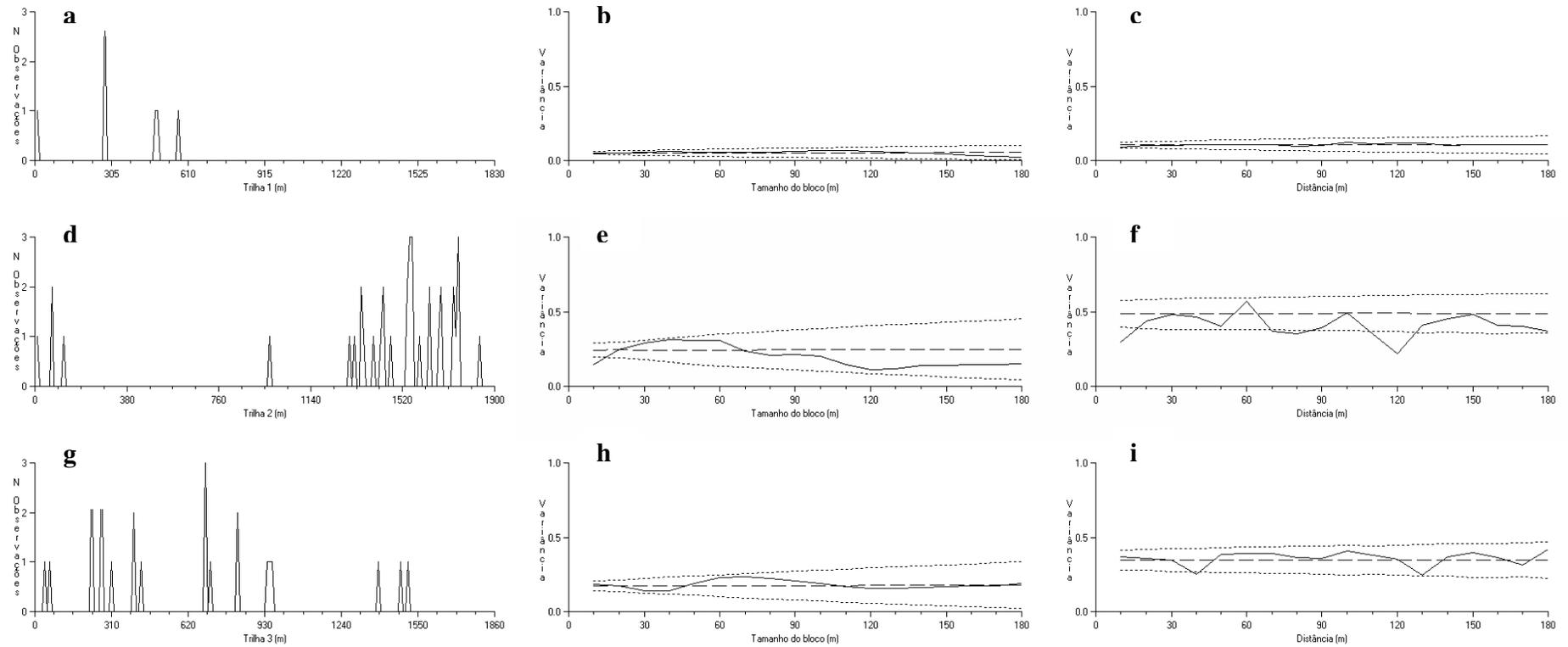


Figura 3.16: Análise espacial da espécie *Ematurgina axena*: **a.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 1. **b.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 1. **c.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 1. **d.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 2. **e.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 2. **f.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 2. **g.** Número de indivíduos observados ao longo da trilha 3. **h.** Análise 3TLQV para indivíduos observados na trilha 3. **i.** Análise tQV para indivíduos observados na trilha 3. A média (linha tracejada) e intervalos de confiança (linhas pontilhadas) para as análises 3TLQV e tQV delimitam a área onde a distribuição pode ocorrer ao acaso.

O local em que o animal foi observado pode fornecer alguns subsídios para inferir sobre seus hábitos alimentares e comportamentos (Figura 3.17a,b). Durante o período de estudo, a grande maioria destes animais (95%) foi observada em substratos sem importância alimentar (Figura 3.17a), que poderiam ser classificados em duas categorias: “poleiros” (locais expostos utilizados para monitorar e defender um determinado território) e “esconderijos” (locais crípticos ou escondidos, Figura 3.17b). A vegetação rasteira foi utilizada apenas como “poleiro”, enquanto troncos, galhos e folhas foram utilizados em ambas as funções de acordo com a coloração do indivíduo e sua posição em relação ao substrato. Das observações de pouso, 63% dos animais encontravam-se sob folhas e galhos, utilizando o substrato como “esconderijo”; 1% pousava em troncos de coloração semelhante a sua, utilizando-os como “substrato de camuflagem”, 4% encontravam-se sobre o substrato, alimentando-se do mesmo e 32% o estavam utilizando como “poleiro”.

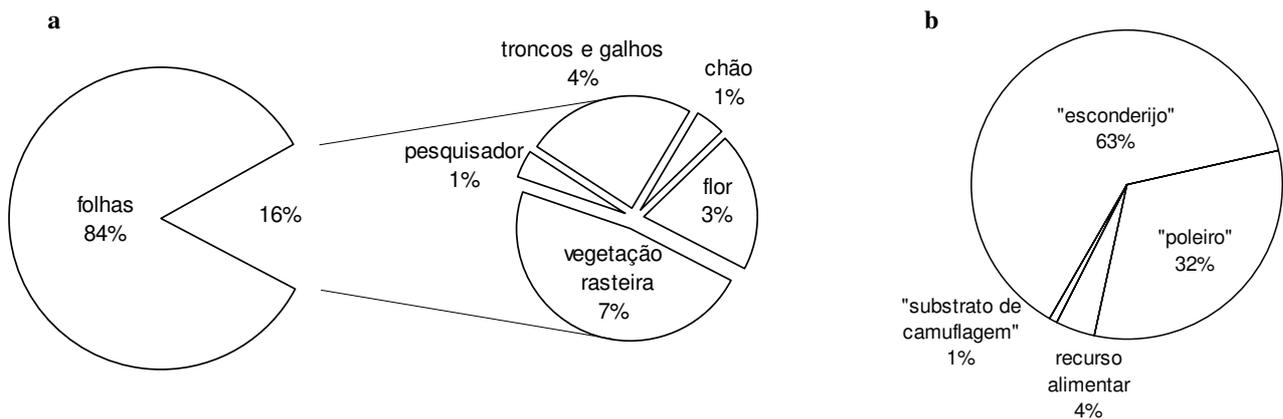


Figura 3.17: **a.** Local de pouso utilizado por Riodininae. **b.** Utilização do substrato de pouso.

Das observações referentes a indivíduos alimentando-se (flores, suor ou chão; Figura 3.17b), um terço das espécies (14) foi observado alimentando-se de néctar e/ou sais minerais (veja Capítulo I, Tabela 1.1). Onze espécies foram observadas sugando néctar em flores, três alimentando-se de sais minerais presentes no suor de animais (pesquisadores e assistentes de campo) e quatro pousadas no chão, possivelmente alimentando-se de sais minerais. *Mesosemia melpia* (tribo Mesosemiini) foi avistada em solo úmido; espécies da tribo Symmachiini foram observadas tanto em flores como em suor e em solo úmido; as espécies *Calephelis brasiliensis* e *Lasaia agesilas* (tribo Riodinini) foram observadas em flores e no solo úmido (*L. agesilas* foi observada em flores durante este estudo e sobre solo úmido em região próxima). As espécies

Adelotypa violacea, *A. zerna* e *Theope nycteis* (tribo Nymphidiini) foram avistadas em flores. Duas espécies de *Emesis* (*Incertae sedis*) foram registradas em flores e em solo úmido.

Discussão

Embora não tenham diferido muito em termos de riqueza, diversidade de espécies e uniformidade, as trilhas estudadas mostraram variações na composição e principalmente na abundância de espécies. Essas diferenças podem estar relacionadas à heterogeneidade das fisionomias vegetais presentes. Hoffman & Wiens (2004) observaram que a ocorrência de besouros tenebrionídeos parece depender bastante da vegetação em seu ambiente, o que também pode ocorrer com borboletas. Sabe-se que tanto a estrutura da vegetação quanto sua composição de espécies têm grande influência sobre a diversidade de espécies de uma comunidade de insetos (Gilbert, 1988). No entanto, em vegetação herbácea e subarbustiva, a estrutura da vegetação tem maior grau de influência (Southwood *et al.*, 1979).

A trilha 1, mais heterogênea em termos de abertura de dossel e fisionomias, mostrou a maior riqueza e abundância de espécies observadas. Já a trilha 3, mais homogênea e sombreada, em comparação às trilhas 1 e 2 apresentou riqueza e abundância menores que o esperado na análise de rarefação. Ambientes heterogêneos são especialmente atrativos a borboletas e o grupo deste estudo não é exceção (Brown Jr., 1972). Ao longo de gradientes de ecossistemas entre dossel aberto e fechado, estudos indicam que a riqueza de espécies é mais alta em ambientes de dossel mais heterogêneo (Swengel, 1998). Os resultados obtidos no Pé de Gigante, a área de estudo, parecem indicar que trilhas com maior heterogeneidade de abertura de copa e fisionomias concentram mais indivíduos e espécies de Riodininae que trilhas mais homogêneas.

Apesar de pertencerem ao mesmo macroambiente, cada uma das três trilhas estudadas na área apresentou características particulares, refletidas no padrão encontrado na análise de blocos. Os grandes agrupamentos de espécies observados na trilha 2 podem ser fruto da heterogeneidade presente na mesma, propiciando a concentração de indivíduos em locais mais favoráveis. Por outro lado, os agrupamentos pequenos presentes nas trilhas 1 e 3 podem ser explicados por um certo comportamento “sedentário” observado no grupo. As borboletas da subfamília Riodininae apresentam hábitos bastante peculiares; um indivíduo pode permanecer muito tempo em determinado microhabitat, que tenha para ele características favoráveis (Callaghan, 1978, 1982;

Brown Jr., 1993). A maioria das espécies de Riodininae apresenta uma distribuição geograficamente restrita e confinada a um microhabitat bastante específico (Brown Jr., 1993).

Hoffman & Wiens (2004), em seu estudo com besouros tenebrionídeos, também observaram diferenças nos tamanhos de blocos de manchas entre trilhas em campos semi-áridos no leste do Estado de Colorado (EUA). Segundo estes autores, tais diferenças decorriam das características intrínsecas de cada trilha, com suas variáveis bióticas e abióticas, como tipo de solo, cobertura vegetal e proximidade a rodovias.

Os tamanhos de blocos observados variaram de espécie para espécie e divergiram dos observados para o total das espécies. Isto pode ocorrer porque algumas espécies freqüentam os mesmos locais e outras não (Callaghan, 1982), de forma que os agrupamentos observados para a subfamília não são os mesmos que os observados para cada espécie individualmente, mas um conjunto dos mesmos. Além disso, espécies dominantes em uma região não o são em todas as sub-regiões que a compõem (Swengel, 1998). Algumas borboletas ocorrem em áreas claramente definidas, outras têm uma estrutura menos rígida, sendo encontradas em diversos habitats (Gilbert, 1988).

Entre as espécies mais abundantes, *Phaenochitonina fuliginea*, *Calephelis brasiliensis*, *Phaenochitonina cingulus* e *Pirascca sagaris* apresentaram agrupamentos significativos na trilha 1, sendo para as três primeiras espécies também a trilha com o maior número de indivíduos observado. A trilha 3 mostrou o maior número de observações e agrupamentos significativos de *Theope nycteis*. Possivelmente fatores como abertura de dossel e heterogeneidade das trilhas influenciaram a distribuição destas borboletas.

Emmel & Leck (1969) observaram que a diversidade de borboletas na floresta da Ilha de Barro Colorado, Panamá, é maior em áreas mais abertas. A subfamília Riodininae também apresentou uma tendência à ocorrência em locais mais abertos, no entanto cada espécie pareceu preferir uma determinada faixa de abertura de copa, mostrando padrões de distribuições distintos ao longo das trilhas. Espécies heliófilas como *Calephelis brasiliensis* e *Ematurgina axena* foram observadas em fisionomias mais abertas de cerrado *sensu stricto*, enquanto *Theope nycteis* mostrou preferência por locais mais fechados. Foi possível observar três padrões de distribuição, de acordo com a preferência das borboletas deste grupo: concentração em locais abertos (espécies heliófilas), distribuição evitando locais abertos (espécies heliófobas) e distribuição indiscriminada, quando não há influência da abertura da copa no padrão de distribuição da

espécie. Assim, a distribuição espacial de Riodininae parece estar bastante relacionada à abertura de dossel.

Os raros estudos que relacionam os movimentos animais com heterogeneidade do ambiente mostram que estes são sensíveis a uma série de características do ambiente, muitas vezes nem sequer detectadas pelos pesquisadores, pois percebem o ambiente de uma forma distinta dos seres humanos (Forman & Godron, 1986) e no caso de insetos em uma escala muito menor. Além da abertura de copa, uma série de outros fatores pode determinar a escolha de um local para a concentração de indivíduos.

A concentração de indivíduos em determinados locais como a “arena” localizada na trilha 1 e a descida para a depressão na trilha 2 podem ter sido determinados pela estrutura da vegetação existente naqueles locais, bem como pelo comportamento das borboletas que ali se concentravam, como a procura por parceiros.

A procura por parceiros afeta a distribuição de borboletas. Dois tipos de comportamento são comuns: “empoleiramento” e “patrulhamento”. No “patrulhamento”, os machos voam continuamente em busca de fêmeas, mas no “empoleiramento” permanecem em determinados pontos ou estações e disparam para examinar objetos voadores, cortejando-os, caso se tratar de fêmeas. No caso do “empoleiramento” o local escolhido se dá em razão de algum recurso e a distribuição de tal recurso irá influenciar a estrutura espacial da população (Gilbert, 1988).

Os Riodininae usam determinadas feições da vegetação como “poleiros”, concentrando indivíduos de diferentes espécies em colônias mistas ou agrupamentos de machos em clareiras, “arenas”, topos de morro ou trechos de trilhas (Brown Jr., 1972; Callaghan, 1978). Grupos de machos procuram por microhabitats favoráveis, usando “poleiros” em períodos específicos do dia (Callaghan, 1982, 1997; Brown Jr., 1993); comportamento observado em *Panaropsis inaria*, *Chalodeta theodora* e *Seco calagutis* (Hall, 2002a, 2002b; Hall & Harvey, 2002).

Oeneis chryxus (Nymphalidae:Satyrinae), em campos sub-alpinos no Colorado, apresentou distribuição agregada, sobretudo de machos ao longo de pontos específicos de trilhas, enquanto outros pontos permaneceram vazios ao longo das amostragens. A agregação é influenciada pela razão sexual entre machos e fêmeas bem como pela densidade de machos presentes na área. A abundância relativa de recursos como flores não pareceu determinar a escolha do local. Esta escolha pareceu ser influenciada pela presença de pontos de referência que poderiam facilitar o acesso das fêmeas à presença dos machos. Quando havia grande densidade

de machos, locais menos privilegiados ao encontro potencial com uma fêmea também eram ocupados (Daily *et al.*, 1991). Desta forma, o espaço parece ser o recurso mais importante.

Além dos fatores já comentados, a estratificação vertical (DeVries *et al.* 1997, 1999; DeVries & Walla, 2001) e a diversidade da flora (Brown Jr., 1972) são provavelmente outros fatores influentes na ocorrência de Riodininae, que utilizam diversos estratos vegetais para o seu forrageio (Brown Jr., 1993), podendo eventualmente influenciar na escolha de determinados locais para a concentração do grupo.

Por outro lado, as espécies mirmecófilas *Theope nycteis* e *Ematurgina axena* podem ainda apresentar fatores adicionais relacionados à distribuição espacial de formigas que influenciem na sua ocorrência no espaço. A distribuição espacial de licenídeos mirmecófilos é bastante influenciada pela distribuição das formigas com as quais interagem (Pierce, 1988; Jordano *et al.*, 1992). Espécies mirmecófilas como os licenídeos *Jalmenus evagoras* e *Glaucopsyche lygdamus* ocorrem em manchas pequenas, semi-isoladas, geralmente amplamente separadas, com pouca migração entre elas, provavelmente por influência de distribuição espacial das formigas (Pierce, 1988). Jordano e colaboradores (1992), em estudo com o licenídeo *Plebejus argus* na Espanha e Inglaterra, verificaram que a distribuição desta espécie é altamente influenciada em todas as fases de seu ciclo de vida, pela presença de formigas do gênero *Lasius*, com as quais interagem. Estes autores relatam também que outros fatores considerados relevantes na distribuição de *P. argus*, como a estrutura da vegetação e temperatura, são considerados secundários em comparação à importância da presença e densidade de formigas. Populações diferentes podem utilizar distintos habitats, microhabitats ou plantas hospedeiras, mas a associação com *Lasius* permanece em diversas escalas espaciais.

Fatores comportamentais, arquitetura da vegetação, estratificação vertical, diversidade da flora, mirmecofilia entre outros devem influenciar os Riodininae na escolha de um determinado local, no entanto são processos que fogem ao escopo deste estudo, que se limitou à detecção de padrões. Para verificar quais são estes fatores e como determinam tais escolhas seria importante estudar o comportamento destas borboletas em locais como a “arena” identificada neste estudo, analisando as interações inter e intraespecíficas. Simultaneamente deveria ser feito o estudo da flora local, incluindo a fenologia e sua influência no comportamento das borboletas. Desta forma seria possível ter mais subsídios para inferir sobre quais os processos que determinam a escolha de locais de concentração deste grupo de borboletas.

Uma parte da análise do comportamento das borboletas pode ser feita através do estudo de seu substrato de pouso. Os Riodininae do Pé de Gigante utilizaram o substrato como “poleiro”, principalmente em áreas como “arenas” e “topos de morro” conforme discutido acima. Uma grande parte destas borboletas pousou em locais mais escondidos, como porção inferior de folhas ou em substratos de camuflagem, provavelmente em busca de proteção contra predadores. Finalmente uma pequena parte destas borboletas, cerca de um terço das espécies, visitou recursos alimentares como flores, suor ou solo úmido. Hall & Willmott (2000), trabalhando com Riodininae no Equador, com um número bem maior de espécies estudadas, observaram um quarto das espécies em comportamento de alimentação.

Borboletas adultas visitam diversos substratos como fontes de alimento: flores, frutas podres, carniça, fezes, urina e sais impregnados em solo úmido (Launer *et al.*, 1993; Hall & Willmott, 2000). Além de se alimentarem de flores, machos adultos de alguns gêneros de Riodininae (*e.g.*: *Lyropteryx*, *Lasaia* e *Parcella*) nutrem-se em substrato úmido (Brown Jr., 1993). No entanto, pouco é conhecido sobre as substâncias procuradas ou o que determina tais escolhas (Launer *et al.*, 1993; Hall & Willmott, 2000). O tipo de alimentação na fase larval, bem como as características morfológicas e ecológicas parecem determinar a escolha do substrato alimentar em riodiníneos adultos (Hall & Willmott, 2000).

Hall & Willmott (2000) observaram uma relação entre escolha do substrato alimentar e morfologia. Estes autores verificaram que poucas espécies mirmecófilas foram vistas em carniça. No presente estudo, obtive resultado semelhante; espécies da tribo mirmecófila Nymphidiini foram observadas alimentando-se somente de flores. Isto pode ser explicado, de acordo com Hall & Willmott (2000), por padrões de alimentação na larva (nectários extra-florais, secreções de homópteros, além da planta hospedeira) que suprem o adulto em determinados nutrientes. Alguns destes nutrientes obtidos na fase larval de espécies mirmecófilas, talvez possam ser obtidos em espécies não mirmecófilas na fase adulta. A quantidade de nutrientes da planta hospedeira também pode influenciar a escolha de alimento da fase adulta.

Launer e colaboradores (1993) em estudo de *Euphydryas editha bayensis* verificaram, durante um período severo de seca na Califórnia (EUA), uma mudança no comportamento desta espécie, que passou a viajar grandes distâncias para se alimentar ao longo de uma enseada sazonal de solo salino úmido. Este comportamento não havia sido verificado anteriormente para a esta espécie, amplamente estudada na área.

No Pé de Gigante, onde realizei o presente estudo, que é uma área sujeita a intenso período de seca durante parte do ano, verifiquei um padrão de ocorrência distinto do encontrado por Hall & Willmott (2000) para *Mesosemia melpia* (tribo Mesosemiini); espécies da tribo Symmachiini e *Lasaia agesilas* (tribo Riodinini). Hall & Willmott (2000), não verificaram alimentação na tribo Mesosemiini, nem visita de *Lasaia agesilas* a flores (tribo Riodinini) nem por nenhuma espécie de Symmachiini. Possivelmente, esta diferença no padrão alimentar esteja relacionada a condições climáticas diversas presentes nas áreas onde os dois estudos foram realizados. É provável que a seca influencie o padrão alimentar das espécies como ocorreu com *Euphydryas editha bayensis* (Launer *et al.*, 1993).

Conclusões Gerais

A comunidade da subfamília Riodininae presente na gleba Pé de Gigante se caracteriza por um pequeno número de espécies comuns (6) responsável pela maioria das observações e um número relativamente grande de espécies raras (17), com apenas um ou dois indivíduos observados. Novas espécies poderiam ser encontradas em amostragens posteriores, uma vez que a riqueza de espécies observada (42) está abaixo do estimado para a área (cerca de 60).

A distribuição da comunidade de Riodininae e sua composição de espécies não são uniformes ao longo dos meses. De acordo com o número de indivíduos observados, há períodos de alta (março a agosto) e baixa (setembro a fevereiro) estações. A alta estação ocorre durante o período pós-chuvas. Algumas espécies estão presentes ao longo de todo o ano, como *Phaenochitonina fuliginea*, *P. cingulus* e *Calephelis brasiliensis* aparentando apresentar reprodução contínua. Outras ocorrem em picos, somente em determinados períodos do ano, como *Theope nycteis* e *Ematurgina axena*, possivelmente mantendo duas gerações por ano.

Fatores climáticos parecem influenciar indiretamente a ocorrência da subfamília através da fenologia da vegetação, proporcionando ou não o alimento e o microhabitat adequado a estes animais ao longo do tempo. Para lidar com as condições adversas do ambiente como limites climáticos extremos ou escassez de alimento, é possível que o grupo disponha de algum mecanismo regulador, como diapausa reprodutiva ou deslocamento para refúgios.

O clima também influencia diretamente estas borboletas através de faixas de temperatura (19 a 24 °C) e umidade relativa (41 a 65%) onde há maior ocorrência do grupo.

A subfamília Riodininae não se distribui uniformemente ao longo das trilhas, cada qual apresenta uma lista de espécies com abundâncias distintas. Estas diferenças estão provavelmente relacionadas à estrutura da vegetação em cada trilha, sua cobertura vegetal, recursos e microhabitats disponíveis e adequados a cada espécie presente. Nas trilhas mais heterogêneas foram encontradas maiores riqueza e abundância do que nas trilhas mais homogêneas.

A distribuição ao longo de cada trilha mostrou algumas agregações de indivíduos no espaço, possivelmente relacionadas a fatores bastante particulares, que variam de espécie para espécie. Diferentes espécies distribuíram-se em locais distintos ao longo das trilhas. Houve uma predominância de agrupamentos pequenos, provavelmente relacionada a microhabitats específicos preferidos pelo grupo.

O grau de abertura da copa, que reflete as diferentes fisionomias presentes na área, parece ser um importante fator responsável pela determinação de quais espécies e quantos indivíduos por espécie irão ocorrer em cada microhabitat. Embora a subfamília tenda a ocorrer em ambientes mais abertos como o cerrado *sensu stricto*, foram observados três padrões de distribuição espacial de acordo com a abertura do dossel: concentração em ambientes mais abertos (espécies heliófilas, e.g.: *C. brasiliensis* e *E. axena*), concentração em ambientes mais sombreados (espécies heliófobas, e.g.: *T. nycteis*) e distribuição indiscriminada (espécies indiferentes, e.g.: *P. fuliginea*).

A busca por recursos alimentares e parceiros em Riodininae também parecem ser fatores importantes na escolha de um microhabitat adequado. Agrupamentos de machos e colônias formam-se em locais estratégicos como “arenas” e “topos de morro”, que apresentam uma conformação vegetacional muito específica e ocorrem somente em determinados pontos da trilha.

Um levantamento das espécies de formigas presentes na área poderia ajudar na investigação das borboletas mirmecófilas, que representam uma razoável proporção das espécies da área (24%), já que diversos estudos sugerem uma associação nas distribuições destes grupos. As duas espécies mirmecófilas mais abundantes (*T. nycteis* e *E. axena*) ocorrem em picos sazonais, que podem ser influenciados pela presença de formigas e plantas hospedeiras ricas em nitrogênio. Estas espécies mirmecófilas podem ter também sua distribuição espacial influenciada pela distribuição espacial de formigas com as quais mantém uma relação bastante estreita. São necessários estudos sobre o ciclo de vida destas borboletas, sua interação com formigas e plantas hospedeiras para verificar tais hipóteses.

Segundo observado, as espécies de Riodininae ocorrem em condições bastante particulares no tempo e no espaço. Determinadas condições podem proporcionar uma explosão de indivíduos em determinado período e seu desaparecimento total no período seguinte, como foi observado neste estudo com *Theope nycteis*, sem precedentes na literatura, onde é relatada a ocorrência de poucos indivíduos. Por outro lado, uma “arena” ou um “topo de morro” pode concentrar agrupamentos de diferentes espécies presentes ao longo de todo o ano. O conhecimento dos processos que originam estes padrões no tempo e no espaço possibilitaria prever a variação do grupo em estudos futuros, e possivelmente poderia permitir a comparação e compreensão de possíveis diferenças entre áreas, facilitando a utilização deste grupo em estudos conservacionistas.

Referências Bibliográficas

- Alatalo, R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199-204.
- Alho, C.J.R. 1981. Small mammal populations of Brazilian Cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia* 41: 223-230.
- Almeida, F.F.M., Y. Hasui, W.L. Ponçano, A.S. L. Dantas, C.D.R. Carneiro, M.S. Mello, C.A. Bistrichi. 1981. *Mapa Geológico do Estado de São Paulo. I.P.T – Divisão de Minas e Geologia Aplicada* (Série Monografias, 6) Vol. 1. São Paulo.
- Alonso, R.A.S. & K.S. Brown Jr. 2003. Caracterização da comunidade de Riodininae (Lepidoptera: Lycaenidae em região de cerrado no Estado de São Paulo, pp. 255-256 in V. Claudino-Sales, I.M. Tonini & E.W.C. Dantas (eds.), *VI Congresso de Ecologia do Brasil – Anais de Trabalhos Completos*, v.I., Editora da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.
- Ayres, M., M. Ayres Jr., D.L. Ayres & A.A.S. dos Santos. 2003. *BioEstat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Belém: Sociedade Civil Mamirauá: Brasília CNPq, 290pp.
- Batalha, M.A. 1997. *Análise da vegetação da ARIE Cerrado Pé de Gigante (Santa Rita do Passa Quatro)*. Dissertação de Mestrado da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia, 185pp.
- Benson, W.W. & T.C. Emmel. 1973. Demography of gregariously roosting populations of the nymphaline butterfly *Marpesia berania* in Costa Rica. *Ecology* 54: 326-335.
- Bertoni J.E.A., O.C. Negreiros, S.F. Cesar, M.S. Noffs, R.M. Pfeifer, F.C. Sério, E.N. Domingues, C.E.F. Silva, G. Durigan, J.L. Moraes, W.J. Andrade, D.A. Silva, A.F. Barbosa, W. Ceneviva, I.F.A. Matos. 1997. Parque Estadual de Vassununga – Plano conceitual de Manejo. *Boletim Técnico I.F.* 40-A: 33-47, Edição Especial.
- Braby, M.F. 1995a. Seasonal changes in relative abundance and spatial distribution of Australian lowland tropical satyrine butterflies. *Australian Journal of Zoology* 43: 209-229.
- Braby, M.F. 1995b. Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: strategies for the dry season. *Ecological Entomology* 20: 5-17.
- 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, pp. 349-404 in N.M. Collins, J.A. Thomas (eds.). *The conservation of insects and their habitats*. Royal Entomological Society Symposium XV, London, Academic Press.

- Brown Jr., K.S. 1993. Neotropical Lycaenidae: an overview, pp. 45-61 in T.R. New (ed.), *Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies)*. Occasional paper of the IUCN Species Survival Commission N° 8.
- Brown Jr., K.S. 1996. Diversity of Brazilian Lepidoptera: history of study, methods for measurement, and use as indicator for genetic, specific and system richness, p. 232 in C.E.M. Bicudo & N.A. Menezes (eds.), *Biodiversity in Brazil, a first approach*. CNPq, São Paulo.
- Brown Jr., K.S. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation* 1: 25-42.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas. 2000. Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32: 934-956.
- Brown Jr., K.S. & D.R. Gifford. 2002. Lepidoptera in the cerrado landscape and the conservation of vegetation, soil, and topographical mosaics, pp. 201-217 in P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.), *The Cerrados of Brasil – Ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- Brown Jr., K.S. & R.W. Hutchings. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies, pp. 91-110 in W.F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr. (eds.), *Tropical Forest Remnants*, University of Chicago Press, Chicago.
- Callaghan, C.J. 1977. Studies on restinga butterflies I. Life cycle and immature biology of *Menander felsina* (Riodinidae), a myrmecophilous metalmark. *Journal of the Lepidopterists' Society* 31: 173-182.
- Callaghan, C.J. 1978. Studies on restinga butterflies II. Notes on the population structure of *Menander felsina* (Riodinidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 32: 37-48.
- Callaghan, C.J. 1982 (1983). A study of isolating mechanisms among neotropical butterflies of the subfamily Riodininae. *Journal of Research on the Lepidoptera* 21: 159-176.
- Callaghan, C.J. 1985a. Notes on the zoogeographic distribution of butterflies of the subfamily Riodininae in Colombia. *Journal of Research on the Lepidoptera*, Supplement 1: 50-69.
- Callaghan, C.J. 1985b (1986). Notes on the biology of *Stalachtis susanna* (Lycaenidae: Riodininae) with a discussion of Riodininae larval strategies. *Journal of Research on the Lepidoptera* 24: 258-263.
- Callaghan, C.J. 1986. Restinga butterflies: biology of *Synargis brennus* (Stichel) (Riodinidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 40: 93-96.
- Callaghan, C.J. 1988. A preliminary revision of the genus *Nymphidium* (Riodinidae) III: The *omois* group. *Bulletin of the Allyn Museum* 119: 1-6.
- Callaghan, C.J. 1997 (2000). A study of the riodinid butterflies of the genus *Dodona* in Nepal. *Journal of Research on the Lepidoptera* 36: 1-5.

- Canzano, A.A., R.E. Jones & J.E. Seymour. 2003. Diapause termination in two species of tropical butterfly, *Euploea core* (Cramer) and *Euploea sylvester* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Australian Journal of Entomology* 42: 352-356.
- Clench, H.K. 1966. Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47: 1021-1034.
- Colwell, R. K. 2004. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 7.0. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>, acesso em 15/12/2004.
- Colwell, R.K. e J.A. Coddington. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation, pp. 101-118 in Hawksworth, D.L.(ed.) *Biodiversity: Measurement and estimation*. Chapman and Hall, London.
- Coutinho, L.M. 1978. O conceito do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 17-23.
- Coutinho, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado, pp. 273-291 in J. Goldammer (ed.) *Fire in the Tropical Biota*. Berlim, Springer-Verlag.
- Coutinho, L.M. 2000. Cerrado URL: <http://eco.ib.usp.br/cerrado/index.htm>, acesso em 16/11/2001.
- Dai, X. & E. van der Maarel. 1997. Transect-based patch size frequency analysis. *Journal of Vegetation Science* 8: 865-872.
- Daily, G.C., P.R. Ehlich & D. Wheye. 1991. Determinants of spatial distribution in a population of the sub-alpine butterfly *Oeneis chryxus*. *Oecologia* 88: 587-596.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, 326pp.
- Dale, M.R.T.; P. Dixon, M.-J. Fortin, P. Legendre, D.E. Myers & M.S. Rosenberg. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25: 558-577.
- Delinger, D.L. 1986. Dormancy in tropical insects. *Annual Review of Entomology* 31: 239-264.
- DeVries, P.J. 1997. *The butterflies of Costa Rica and their natural history Vol. II: Riodinidae*. Princeton, New Jersey. Princeton University Press, 288pp.
- DeVries, P.J., D. Murray & R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 334-364.
- DeVries, P.J., T.R. Walla & H.F. Greeney. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 333-353.
- DeVries, P.J. & T.R. Walla. 2001. Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 1-15.
- Dias, B.F.S. 1982. *Alternativas para o desenvolvimento dos cerrados: manejo e conservação dos recursos naturais renováveis*. Brasília, FUNATURA/IBAMA, 97pp.

- Domingues, E.N., D.A. Silva, R.M. Pfeifer. 1987. Reconhecimento da geologia e solos do Parque Estadual de Vassununga, S.P. *Boletim Técnico I.F.* 41: 271-290.
- Ehrlich, P.R. & L.E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* 5: 69-82.
- Ehrlich, P.R. 1988 The structure and dynamics of butterfly populations, pp. 25-40 in R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery (eds). *The Biology of Butterflies*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Emmel, T.C. & C.F. Leck. 1969 (1970). Seasonal changes in organization of tropical rain forest butterfly populations in Panama. *Journal of Research on the Lepidoptera* 8: 133-152.
- Fauchald, P., K.E. Erikstad & H. Skarsfjord. 2000. Scale dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81: 773-783.
- Forman, R.T.T. & M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, pp. 111-114.
- Frazer, G.W., C.D. Canham & K.P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, users' manual and program documentation. Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gilbert, L.E. 1988. The biology of butterfly communities, pp. 41-53. in R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery (eds). *The Biology of Butterflies*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hall, J.P.W. 2002a. A review of the new riordinid butterfly genus *Panaropsis* (Lepidoptera: Riordinidae: Symmachiini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 63-72.
- Hall, J.P.W. 2002b. A review of *Chalodeta* Stichel with a revision of the *chelonis* group (Lepidoptera: Riordinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 376-389.
- Hall, J.P.W. 2002c. Phylogeny of the riordinid butterfly subtribe Theopeina (Lepidoptera: Riordinidae: Nymphidiini). *Systematic Entomology* 27: 139-167.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 2000. Patterns of feeding behavior in adult male riordinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 1-23.
- Hall, J.P.W. & D.J. Harvey. 2002. A revision of the neotropical butterfly genus *Seco* Hall and Harvey (Lepidoptera: Riordinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 941-947.
- Heck, K.L., G. Van Belle Jr., & D. Simberloff, 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56: 1459-1461.
- Hill, M.O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61: 225-235.
- Hoffman, A.L. & J.A. Wiens. 2004. Scaling of the tenebrionid beetle community and its environment on the Colorado shortgrass steppe. *Ecology* 85: 629-636.
- Hogue, C.L. 1993. *Latin American Insects and Entomology*. University of California Press, 594pp.

- Holland, S.M. 2003. Analytic Rarefaction 1.3, disponível na página:
<http://www.uga.edu/~strata/software/software.html>, acesso em 12/09/2004.
- Holland, W.J. 1942. *The butterfly book. A popular and scientific manual, describing and depicting all the butterflies of the United States and Canada*, p. 211. Doubleday, Doran & Company, Inc. Garden City, New York.
- Hughes, R.G. 1986. Theories and models of species abundance. *The American Naturalist* 128: 879-899.
- Hurlbert, S.H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Janzen, D.H. & T.W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- Jones, R. 2001. Mechanisms for locating resources in space and time: impacts on the abundance of insects herbivores. *Austral Ecology* 26: 518-524.
- Jones, R.E. & J. Rienks. 1987. Reproductive seasonality in the tropical genus *Eurema* (Lepidoptera: Pieridae). *Biotropica* 19: 7-16.
- Jordano, D.; J. Rodríguez, C.D. Thomas & J. F. Haeger. 1992. The distribution and density of a lycaenid butterfly in relation to *Lasius* ants. *Oecologia* 91: 439-446.
- Kemp, D.J. 2001. Reproductive seasonality in the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* (Lepidoptera: Nymphalidae) in northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 483-494.
- Kitahara, M. & K. Sei. 2001. A comparison of the diversity and structure of butterfly communities in semi-natural and human-modified grassland habitats at the foot of Mt. Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation* 10: 331-335.
- Klots, A.B. 1951. *A field guide to the butterflies of North America, East of the Great Plains*. The Peterson field guide series, Houghton Mifflin Company Boston, The Riverside Press Cambridge, pp.121-123.
- Koeppen W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, Pánuco, México, 479pp.
- Krebs, C.J. 1998. *Ecological Methodology*. 2nd edition. Benjamin Cummings, Addison Wesley Longman, 620 pp.
- Kremen, C., R.K. Colwell, T.L. Erwin, D.D. Murphy, R.F. Noss & M.A. Sanjayan. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796-808.
- Kremen, C.; A.M. Merenlender, & D.D. Murphy. 1994. Ecological monitoring: a vital need for integrated conservation and development programs in the tropics. *Conservation Biology* 8: 388-397.
- Landim, P.M.B. 1997. Recursos naturais renováveis, pp. 9-13 in H. L. Martos & N. B. Maia (eds.), *Indicadores Ambientais*. Sorocaba: PUC/Shell Brasil.

- Launer, A.E., D.D. Murphy, C.L. Boggs, J.F. Baughman, S.B. Weiss & P.R. Ehrlich. 1993. Puddling behavior by checkerspot butterflies (*Euphydryas editha bayensis*). *Journal of Research on the Lepidoptera* 32: 45-52.
- Legendre, P. & M.-J. Fortin, 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P., M.R.T. Dale, M.-J. Fortin, J. Gurevitch, M. Hohn & D. Myers. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25: 601-615.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edition, Elsevier, 853pp.
- Libert, M. 1994. Évolution temporelle des populations de Rhopalocères de deux collines boisées des environs de Yaoundé (Cameroun). *Revue d'Ecologie – Terre Vie* 49: 151-175.
- Lobo, J.M. & M.E. Favila. 1999. Different ways of constructing octaves and their consequences on the prevalence of the bimodal species abundance distribution. *Oikos* 87: 321-326.
- Longino, J.T. 2000. What to do with the data?, pp. 186-203 in D. Agosti *et al.* (eds.). *Ants – Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington DC.
- Ludwig, J.A. & D. W. Goodall. 1978. A comparison of paired- with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. *Vegetatio* 38: 49-59.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, 337 pp.
- Machado, L.M.C.P. 1997. Qualidade ambiental: indicadores quantitativos e perceptivos, pp. 15-21 in H. L. Martos & N. B. Maia (eds.), *Indicadores Ambientais*. Sorocaba: PUC/Shell Brasil.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. London: Croom Helm, 192pp.
- Malcolm, S.B., B.J. Cockrell & L.P. Brower. 1987. Monarch butterfly voltinism: effects of temperature constraints at different latitudes. *Oikos* 49: 77-82.
- Martins, M. (Org) 2001. Ecologia dos cerrados de Itirapina URL: <http://eco.ib.usp.br/labvert/SiteItirapina/iti.htm>, acesso em 16/11/2001.
- Masaki, S. 1980. Summer diapause. *Annual Review of Entomology* 25: 1-25.
- Massoli, M. 1981. Geologia do Município de Santa Rita do Passa Quatro, S.P. *Revista do Instituto Geológico* 2: 35-45.
- Mesquita Jr., H.N. 1998. *Análise temporal com sensor orbital de unidades fisionômicas de cerrado na Gleba Pé-de-Gigante (Parque Estadual de Vassununga-SP)*. Dissertação de Mestrado, Departamento de Ecologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, 118pp.
- Moore, N.W. 1975. Butterfly transects in a linear habitat, 1964-1973. *Entomologist's Gaz.* 26: 71-78.

- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs Faculty Kyushu University, Series E* 3: 65-80.
- Natuhara, Y., C. Imai & M. Takahashi. 1998. Evaluation of community assemblages of butterflies (Lepidoptera) at different frequency of transect count. *Biodiversity and Conservation* 7: 631-639.
- New, T.R. 1991. *Butterfly Conservation*. Oxford University Press, 224pp.
- New, T.R. 1997. Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? *Journal of Insect Conservation* 1: 5-12.
- Oliveira J.B., H. Prado & C.L.F. Almeida. 1982. *Levantamento pedológico semi-detalhado do Estado de São Paulo* (escala 1:100.000). Quadrícula de Descalvado. Folha SF-23-V-C-IV. EMBRAPA/SAA/CPA/IAC, Rio de Janeiro.
- Oliveira, P.S., A.V.L. Freitas & K. Del-Claro. 2002. Ant foraging on plant foliage: contrasting effects on the behavioral ecology of insect herbivores, pp.287-305 in P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.) *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Pielou, E. 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York, 165pp.
- Pierce, N.E. 1988. Amplified species diversity: A case study of an Australian Lycaenid butterfly and its attendant ants, pp.197-200 in R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery (eds). *The Biology of Butterflies*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Pinheiro, F., I.R. Diniz, D. Coelho & M.P.S. Bandeira. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132-136.
- Pivello, V.R., M.D. Bittencourt, W. Mantovani, H.N. Mesquita Junior, M.A. Batalha & C.N. Shida. 1998. Proposta de zoneamento ecológico para a reserva de cerrado Pé de Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). *Brazilian Journal of Ecology* 2: 108-118. Rio Claro, SP.
- Pollard, E. 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12: 115-134.
- Pollard, E. 1988. Synoptic studies of butterfly abundance, pp.51-61 in R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Preston-Mafham, R & K. Preston-Mafham. 1988. *Butterflies of the World*. Blandford Press, London, 192pp.
- Ribeiro, J. F. & B.M.T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado, pp. 89-166 in S.M. Sano & S.P. Almeida (eds.) *Cerrado: Ambiente e Flora*. Planaltina, DF, EMBRAPA.
- Rose, G.A. & W.C. Leggett. 1990. The importance of scale to predator-prey spatial correlations: an example of Atlantic fishes. *Ecology* 71: 33-43.

- Rosenberg, M.S. 2001. Passage. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.
- Scariot, A. & A.C. Sevilha. 2003. Desmatamento e fragmentação do cerrado: destruição das florestas estacionais e a conservação da biodiversidade, pp. 163-169 in V. Claudino-Sales (org.) *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza.
- Shapiro, A.M., R. VanBuskirk, G. Kareofelas & W.D. Patterson. 2003. Phenofaunistics: seasonality as a property of butterfly faunas, pp. 111-147 in C.L. Boggs, W.B. Watt e P.R. Ehrlich (eds.). *Butterflies: Ecology and evolution taking flight*. The University of Chicago Press .
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kong. Danish Vidensk. Selsk. Biol. Skr. (Copenhagen)* 5: 1-34.
- Southwood, T.R.E., V.K. Brown & P.M. Reader. 1979. The relationship of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 327-348.
- Spitzel, K.; V. Novotny, M. Tonner & J. Leps. 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a montane tropical rain forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* 20: 109-121.
- Swengel, A.B. 1998. Comparisons of butterfly richness and abundance measures in prairie and barrens. *Biodiversity and Conservation* 7: 1639-1659.
- Thorntwaite, C.W. & J.R. Mather. 1955. *The water balance*. Publications in Climatology, Vol. 8, N° 1 Drexel Institute of Technology, Centerton, New Jersey, .p. 104.
- Tokeshi, M. 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24: 111-186.
- Vasconcelos-Neto, J. 1980. *Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumaré, São Paulo*. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Unicamp, 206pp.
- Ver Hoef, J.M.; N.A.C. Cressie & D.C. Glenn-Lewin. 1993. Spatial models for spatial statistics: some unification. *Journal of Vegetation Science* 4: 441-452.
- Walpole, M.J. & I.R. Sheldon 1999. Sampling butterflies in tropical rainforest: an evaluation of a transect walk method. *Biological Conservation* 87: 85-91.
- Williams, C.B. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, London.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369-381.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.
- Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia* 89: 47-52.

- Zalucki, M.P. 1982. Temperature and rate of development in *Danaus plexippus* L. and *D. chrysippus* L. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 21: 241-246.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 662pp.

Anexo I

Características Ambientais do Parque Estadual de Vassununga

por Heverton José Ribeiro, engenheiro florestal, diretor do PEV

O Parque Estadual de Vassununga apresenta como característica peculiar ter seu território fragmentado, inserido em um contexto onde predomina a cultura de cana-de-açúcar, sendo que no entorno da Gleba Cerrado Pé de Gigante, além da Rodovia SP 330 e Cana-de-açúcar, destaca-se a silvicultura com eucalipto.

O PEV encontra-se inserido em uma região cujo clima pode ser classificado, segundo Koeppen, como Cwag' - temperado macrotérmico, moderadamente chuvoso, de inverno seco não rigoroso (Martins, 1982).

Seu território preserva 2.083,16 ha, constituído pelas áreas dos 6 fragmentos de vegetação natural, sendo que em 870,24 ha, correspondendo as Glebas Capão da Várzea, Capetingas Oeste e Leste, Praxedes e Maravilha, nos interflúvios com habitat mesófilo predomina a formação cujo clímax é a Floresta Estacional Latifoliada Tropical Pluvial, ou Mata Mesófila (Andrade Lima, 1966), ou também classificada como Floresta Estacional da Mata Atlântica (Rizzini *et al*, 1988). Nas baixadas e planícies de inundação com habitat higrófilo ocorrem as formações cujo clímax é a Floresta Ripária ou Ciliar (Noffs & Mattos, s.d.). A área complementar do território do PEV apresenta cobertura vegetal de Cerrado em suas várias fisionomias, correspondendo a Gleba Cerrado Pé de Gigante com 1.212.,92 ha., considerado um dos remanescentes desta vegetação de maior integridade e diversidade em flora e fauna do Estado de São Paulo. No interior deste fragmento ocorre uma depressão na forma de um grande pé, a qual suscitou o nome à Gleba: Cerrado Pé de Gigante.

O PEV enquadra-se, segundo Almeida (1974), na “Província das Cuestas Basálticas”, próximo aos limites desta com a “Província da Depressão Periférica”. Almeida *et al* (1981) caracterizam a “Província das Cuestas Basálticas” na região do PEV, pela existência local dos arenitos mesozóicos da Formação Botucatu, a predominância dos arenitos da Formação Pirambóia e das rochas intrusivas básicas. Sobre os basaltos, nas partes mais elevadas dos interflúvios, ocorrem restos de arenitos do Grupo Bauru e também coberturas cenozóicas (Ponçano *et al*, 1981). Nas áreas de ocorrência da floresta estacional, predominam os solos Latossolo roxo, distrófico, A fraco, relevo suave ondulado a ondulado, fase floresta latifoliada

tropical; e Latossol Vermelho Escuro, A fraco, textura média a argilosa, fase floresta latifoliada tropical e cerrado. Estes solos originaram-se a partir de basalto e diabásio da Formação Serra Geral e de arenitos mesozóicos da Formação Botucatu e Pirambóia (Domingues *et al*, 1987).

Na Gleba Capão da Várzea, na planície de inundação do Rio Mogi-Guaçú, que apresenta vegetação tipicamente ripária, ocorre solo Gley pouco húmico, A fraco, textura média (Domingues *et al*, 1987).

No fragmento com vegetação de Cerrado predominam solos arenosos, abrangendo o Latossolo Vermelho-amarelo, álico, textura média da Unidade Coqueiro; e Neossolo Quartzarênico, álico e excessivamente drenados (Korman, 2003). Na transição para floresta estacional predomina o Latossol Vermelho Escuro.

Referências Bibliográficas

- Almeida, F. F. M. de. 1974. *Fundamentos geológicos do relevo paulista*. São Paulo, USP - Instituto de Geografia. 99p. Série Teses e Monografias, 14.
- Almeida, F.F.M., Y. Hasui, W.L. Ponçano, A.S. L. Dantas, C.D.R. Carneiro, M.S. Mello, C.A. Bistrichi. 1981. *Mapa Geológico do Estado de São Paulo. I.P.T – Divisão de Minas e Geologia Aplicada* (Série Monografias, 6) Vol. 1. São Paulo.
- Andrade Lima, D. de. 1966. Vegetação. In: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. *Atlas nacional do Brasil*. Rio de Janeiro, IBGE/ Conselho Nacional de Geografia.
- Domingues, E. N., D.A da Silva & R.M. Pfeifer. 1987. Reconhecimento da geomorfologia e solos do Parque Estadual de Vassununga, S.P. *Boletim Técnico IF São Paulo* 41: 271-290.
- Korman, V. 2003 *Proposta de Interligação das Glebas do Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passa Quatro, SP)*. Piracicaba-SP, 131 p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- Martins, F.R. 1982. O balanço hídrico sequencial e o caráter semidecíduo da floresta do Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP). *Revista Brasileira de Estatística, Rio de Janeiro*, 43: 353-391.
- Noffs, M. da S. & I.F.A. Mattos. Sem data. *Mapa da vegetação do P. E. de Vassununga – avaliação da cobertura vegetal como subsídio para planejamento de áreas silvestres*. (inédito). IF / SP.
- Ponçano, W.L., C.D.R. Carneiro, C.A. Bistrichi, F.F.M. de Almeida & F.L. Prandini. 1981. *Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo*. São Paulo, IPT, V.1 (Monografia, 5).
- Rizzini, C.T. *et al*. 1988. *Ecosistemas Brasileiros*. Rio de Janeiro, Ed. Index e Enge – Rio Engenharia e Consultoria S.A. 200pp.