



**EFEITOS DE FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA
GUILDA DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS DO
PLANALTO ATLÂNTICO PAULISTA**

Marcio Uehara-Prado

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
MARCIO UEHARA PRADO
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas para a obtenção do título de
Mestre em Ecologia.

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Keith S. Brown, Jr.".

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

Co-orientador: Dr. André V.L. Freitas

200331929

- Campinas -
2003



UNIDADE	BC
Nº CHAMADA	Ue3e
V	EX
TOMBO BC	56043
PROC.	16-124103
C ☐	D ☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	09/10/03
Nº CPD	

CM00190399-1

821-302187

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Ue3e

Uehara-Prado, Marcio

Efeitos de fragmentação florestal na guilda de borboletas frugívoras do Planalto Atlântico Paulista / Marcio Uehara-Prado. --
Campinas, SP:[s.n.], 2003.

Orientador: Keith S. Brown Júnior.

Co-orientador: André Victor Lucci Freitas

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

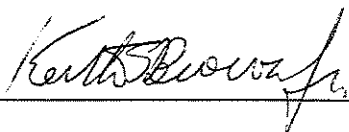
1. Borboleta. 2. Mata Atlântica. 3. Diversidade. 4. Indicadores (Biologia).

I. Brown Júnior, Keith Spalding. II. André Victor Lucci Freitas. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Data da Defesa 08 de Agosto de 2003

Banca Examinadora:

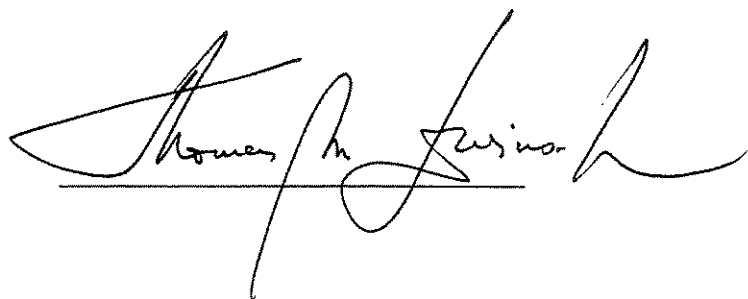
Prof. Dr. Keith Spalding Brown, Jr. (orientador)



Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini



Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn



Prof. Dr. José Roberto Trigo



AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que de alguma forma colaboraram para a realização deste trabalho, e em particular:

Ao Prof. Keith S. Brown Jr. e ao André V.L. Freitas (Baku), pela orientação paternal e fraternal, respectivamente. Por todas as idas a campo, a paciência que sempre tiveram comigo, por estarem disponíveis sempre que precisei, apoiando ou criticando com imenso bom humor e profissionalismo. Graças ao apoio e incentivo dos dois, hoje eu gosto ainda mais do que faço.

Ao Prof. Jean Paul Metzger, pelas leituras críticas desde o projeto até a pré-banca, e por ter mudado minha escala de percepção. A todo o pessoal do Projeto Fragmentação pelo apoio, especialmente Ale Uezu, Ale “Tank” Martensen, Luciana Alves, Luciano Lopes e William Goulart Silva.

Ao Gustavo M. Accacio e ao Prof. Philip DeVries, pela ajuda com o delineamento da amostragem das borboletas frugívoras, incluindo todos os ‘macetes’ das armadilhas.

Aos professores Ronaldo B. Francini, Flávio Maes Santos, Júlio Voltolini e Adriano S. Melo pelos conselhos estatísticos. Se alguma coisa estiver errada, é culpa de vocês (brincadeirinha!).

Aos professores Maria José O. Campos (Zezé), Thomas M. Lewinsohn, e Ronaldo B. Francini, pela leitura crítica na pré-banca. À Profa. Vera N. Solferini, por permitir a impressão das pranchas coloridas no seu laboratório. Ao Prof. José Roberto Trigo, pela amizade e apoio durante o mestrado.

À Sabesp, Sistema Alto Cotia, na pessoa do Sr. José Roberto Náli, pelas facilidades oferecidas junto a Reserva do Morro Grande durante a execução do projeto. Aos proprietários dos fragmentos florestais, por permitirem meu trabalho em suas terras, e pelas diversas vezes que me ajudaram a levantar, sacudir a lama e dar a volta por cima do atoleiro.

A todo o pessoal do Museu de História Natural, especialmente ao Glauco Machado, pelo milhão de dicas e conselhos desde que cheguei a Campinas, e à Fátima Aparecida de Souza e Artur Nishibe Furegatti, pela prestatividade, bom humor e convivência agradável.

Aos “euglossudos”: André Dias, Luciano Lopes, Mário Almeida Neto, Paulo “Miúdo” Guimarães Jr. e Umberto Kubota pela amizade e pelas inestimáveis discussões eco-estatístico-filosóficas (publicáveis na *Mayonnaise Ecology & Conversation Biology*).

A todo o pessoal da ecologia e da genética pela amizade: Juzinha, Patrícia, Frávio Túio, Gustavo Rosa, Humberto, Jiva, Rodrigo Cogni. À Aluana pela ajuda com o abstract e com a impressão das pranchas. Ao pessoal do “inimigos do vôlei”, pelo “desestresse”: Bruno Baiano, Arismar, Alexandre Pará, Daniel Vareta e André.

À minha mãe Júlia (“Alô... Oi filho! Onde você está agora?”), ao são-paulino Bagi, à minha irmã Bete e ao meu pai Narciso (*in memoriam*) pelo apoio incondicional e por aturarem os meus mais que ocasionais desaparecimentos mato adentro. À Preta e ao Darwin, por ficarem contentes toda vez que me vêem.

À Aluana pelo carinho, bom humor e por estar sempre ao meu lado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa concedida (processo 00/14717-4) e pelo financiamento dos projetos aos quais estive vinculado: “Lepidoptera do Estado de São Paulo: diversidade, distribuição, recursos, e uso em análise e monitoramento ambiental” (processo 98/05101-8) e “Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo” (processo 99/05123-4). Ao assessor anônimo, pelas sugestões e comentários. Ao Fundo de Apoio ao Ensino e à Pesquisa da Unicamp (FAEP), pelo auxílio-ponte concedido.

Como esta é a única parte da dissertação que maioria das pessoas lê, posso aproveitar para ser demagogo. Agradeço desde já a você, leitor amigo ou desconhecido, por dignar-se a abrir minha “obra” para ler os agradecimentos. Mas não se limite a essa parte! Tem algumas fotografias de borboleta lá no apêndice!

ÍNDICE

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução geral.....	5
Objetivos da dissertação.....	9
Capítulo 1: Biologia populacional de borboletas frugívoras em remanescentes florestais do Planalto Atlântico de São Paulo	
Introdução.....	15
Métodos.....	16
Resultados.....	21
Discussão.....	34
Referências bibliográficas.....	37
Capítulo 2: Estrutura e diversidade da guilda de borboletas frugívoras em remanescentes florestais do Planalto Atlântico Paulista	
Introdução.....	43
Métodos.....	44
Resultados.....	48
Discussão.....	59
Referências bibliográficas.....	63
Capítulo 3: Propriedades indicadoras da guilda de borboletas frugívoras em remanescentes florestais do Planalto Atlântico Paulista	
Introdução.....	71
Métodos.....	72
Resultados.....	74

Discussão.....	86
Referências bibliográficas.....	89
Considerações finais.....	93
Apêndices	
Apêndice 1: Borboletas frugívoras (Nymphalidae) amostradas na Reserva do Morro Grande e na paisagem fragmentada, separadas por sexo.....	97
Apêndice 2: Espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) amostradas nas diferentes unidades amostrais da Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada.....	101
Apêndice 3: Guia ilustrado das borboletas frugívoras da Reserva Estadual do Morro Grande e adjacências.....	105
Apêndice 4: Glossário.....	141



RESUMO

Os efeitos de fragmentação em guildas de borboletas Nymphalidae que se alimentam de frutas fermentadas, e a condição de indicadores ecológicos dos componentes dessa guilda, foram avaliados através de comparações entre sítios de floresta contínua (Reserva Estadual do Morro Grande, Cotia, SP) e fragmentos. Após 36.000 armadilhas/hora de amostragem, 70 espécies pertencentes a seis subfamílias de Nymphalidae foram capturadas, num total de 1810 indivíduos (661 indivíduos em 54 espécies na reserva e 1149 indivíduos em 64 espécies nos fragmentos, com 48 espécies em comum entre as paisagens). Contrário à maior parte dos estudos conhecidos com populações de borboletas, a razão sexual observada para a maioria das espécies do presente estudo não foi desviada para machos. A taxa de recaptura dos indivíduos foi baixa (menor que 30%) em ambas as paisagens. Os diferentes padrões de distribuição temporal encontrados para as subfamílias mais abundantes possivelmente estão relacionados a três fatores principais: voltinismo, disponibilidade de recursos larvais e abundância de predadores e parasitóides.

A hipótese de que os indivíduos estariam distribuídos homogeneamente nas duas paisagens foi aceita em 21 das 35 espécies com abundância ≥ 8 indivíduos. Das espécies restantes, quatro foram mais abundantes na reserva e 10 nos fragmentos. Entre as espécies que apresentaram diferenças significativas de distribuição, as de Brassolinae tiveram maior abundância na reserva, e as de Biblidinae e Charaxinae nos fragmentos. As distribuições espécie-abundância ajustaram-se ao modelo log-normal e ao log-série para o conjunto total de borboletas, para fragmentos e reserva, e para cada unidade amostral separadamente, exceto a unidade D da reserva, que não ajustou a log-série. As curvas de acúmulo de espécies não atingiram a assíntota em nenhuma das unidades, indicando que a comunidade não foi amostrada na sua totalidade. A similaridade faunística entre paisagens foi alta tanto quantitativa (90%) quanto qualitativamente (81%). Mesmo com essa grande similaridade, a análise de agrupamento segregou as unidades amostrais da reserva e dos fragmentos, indicando efeito de fragmentação florestal sobre a composição da comunidade de borboletas frugívoras.

No presente estudo, a subfamília Satyrinae não foi indicadora de perturbação antrópica, distribuindo-se homogeneamente entre paisagens. Essa subfamília também não

apresentou correlação com nenhuma variável ambiental, mesmo aquelas que poderiam indicar indiretamente perturbação. Percebe-se que borboletas grandes, como espécies de Brassolinae, podem apresentar maior sensibilidade à fragmentação, sendo indicadoras tanto diretamente dos efeitos na paisagem quanto indiretamente dos efeitos em variáveis da vegetação. As subfamílias Biblidinae, Charaxinae e seus componentes foram claramente favorecidos pelos efeitos de fragmentação florestal, correlacionando-se com variáveis que responderam positivamente à fragmentação, e apresentando distribuição preferencial nos fragmentos. O número de espécies de borboletas frugívoras correlacionou-se positivamente à riqueza de espécies arbóreas, sugerindo que a riqueza de borboletas dessa guilda pode atuar como indicadora de biodiversidade.

Os resultados obtidos permitem concluir que existem efeitos de fragmentação na região de estudo que são refletidos na guilda de borboletas frugívoras, podendo ser medidos de modo distinto em diferentes escalas (unidade amostral e paisagem), recortes taxonômicos (espécie e subfamília) e ecológicos (populações e guildas). Esses resultados podem nortear futuros trabalhos, sejam eles de biologia populacional ou ecologia de comunidades. Podem também ser adotados como diretrizes para a criação de um protocolo para inventários de borboletas frugívoras na Mata Atlântica, ou para a aferição das condições de conservação de ambientes florestais.

ABSTRACT

Fragmentation effects on frugivorous butterflies (Nymphalidae) and the ecological indicator status of the members of this guild were evaluated comparing continuous forest sites (Morro Grande State Reserve, Cotia, SP) and nearby fragments. In 36,000 trap-hours of sampling, 70 species of six Nymphalidae subfamilies were captured, summing 1,810 individuals (661 of 54 species in the reserve and 1,149 of 64 species in the fragments, with 48 species in common). Unlike most butterfly population studies, the sex ratio observed for most of the species was not male-biased. Recapture rate was moderate (less than 30%) in both landscapes. Different temporal distribution patterns were found for the most abundant families, possibly related to three main factors: voltinism, larval resource availability, and predator/parasitoid abundance. The null hypothesis of distributional homogeneity between the two landscapes was accepted in 21 of the 35 species with eight or more individuals recorded; four were more abundant in the reserve and 10 in the fragments. In the species that had significant differences in distribution, all Brassolinae were more abundant in the reserve, and all Biblidinae and Charaxinae in the fragments. The species-abundance distributions fitted both logseries and lognormal models for the total fauna of reserve and fragments and for each sampling unit independently except for reserve - D, that did not fit the logseries model. Species accumulation curves did not reach asymptotes in any sampling unit, suggesting that communities were not totally sampled. Faunistic similarity between landscapes was high, both quantitative (90%) and qualitatively (81%). Despite this high similarity, cluster analysis separated reserve and fragment sampling units into different clusters, indicating forest fragmentation effects on the community composition of frugivorous butterflies. In this study, Satyrinae did not respond to forest fragmentation, being equally distributed in both landscapes. This subfamily also did not show correlation with any environmental variable, even those that could indirectly indicate some kind of disturbance. Larger butterflies like Brassolinae may be more sensitive to environment variation due to the fragmentation process, directly indicating effects on the landscape and indirectly the effects on vegetation variables. The subfamilies Biblidinae, Charaxinae and their components were clearly favored by forest fragmentation, correlating with variables that responded positively to fragmentation, and showing preferential occurrence in the fragmented landscape. Frugivorous butterfly species richness

was positively correlated with tree species richness, a variable that did not differ between landscapes, suggesting that this butterfly guild may act as a biodiversity indicator. Thus, fragmentation effects are present in the study area, and these effects are reflected in different ways at different scales (sampling unit versus landscape, specie versus subfamily, and populations versus guilds). These results can guide future works in both population biology and community ecology, and may be adopted as guidelines for a protocol on frugivorous butterfly inventory in the Atlantic Forests, to measure the conservation condition of forest habitats.

INTRODUÇÃO GERAL: BIOLOGIA DA CONSERVAÇÃO DE AMBIENTES FRAGMENTADOS

“The break up of a large landmass into smaller units would necessarily lead to the extinction or local extermination of one or more species and the differential preservation of others”

Alphonse de Candolle (1806-1893)

A biologia da conservação nasceu como uma resposta da comunidade científica às mudanças ambientais massivas que ocorrem atualmente em toda parte do planeta. Seus principais objetivos são fornecer ferramentas técnicas e intelectuais que permitam à sociedade antecipar, prevenir e reduzir danos ecológicos, além de gerar informações científicas a partir das quais políticas efetivas de conservação possam ser planejadas e implementadas (Soulé & Orians, 2001). Assim, se por um lado parte da prática da biologia da conservação lida com a detecção e o ‘salvamento’ de grupos taxonômicos, comunidades e habitats ameaçados, outra parte lida também preventivamente, para impedir que se atinja esse estado crítico, procurando antever os efeitos das atividades antrópicas, regulando e controlando-as de modo a impedir perdas adicionais da biota (New, 1995).

As atividades humanas vêm transformando os ambientes naturais há muitos séculos, de modo que a maior parte dos sistemas apresenta-se hoje alterada ou com diferentes graus de fragmentação (Dean, 1997). Wilcove *et al.* (1986) definem fragmentação como o processo pelo qual uma área grande e contínua de habitat é tanto reduzida em tamanho quanto dividida em dois ou mais fragmentos. Os principais componentes da fragmentação são a perda do habitat original, a redução do tamanho e o aumento do isolamento das manchas desse habitat (Wilcox & Murphy 1985; Saunders *et al.*, 1991). Há mais de uma década, Soulé & Kohm (1989), traçando diretrizes para pesquisa em biologia da conservação, afirmaram que um dos desafios centrais seria determinar a natureza da fragmentação, avaliar as taxas nas quais ela ocorre e definir as suas implicações para a perda da diversidade. Em concordância, Terborgh (1992) enfatizou que “nossa ignorância

a respeito desse importante tema deveria definir a agenda da biologia da conservação para a próxima década ou mais”. No entanto, embora a fragmentação tenha recebido recentemente enorme atenção como ameaça à diversidade biológica, a compreensão dos mecanismos e da importância desses impactos demanda muito mais estudos. A perda e fragmentação de habitats ainda constituem as mais sérias ameaças aos sistemas naturais, e entender suas conseqüências para a persistência de populações e comunidades nativas continua sendo um enorme desafio para os biólogos da conservação (Simberloff, 2000; Collinge, 2001).

Existem essencialmente três opções para a persistência de uma espécie em uma paisagem altamente fragmentada (Meffe & Carroll, 1997): 1 - sobreviver, ou até mesmo prosperar, na matriz antrópica (e.g. anfíbios na Amazônia – Gascon *et al.*, 1999); 2 – ser altamente móvel (e.g. aves no Kenia – Lens *et al.* 2002); 3 – manter populações viáveis e persistentes em fragmentos (e.g. borboletas na região de Campinas – Brown & Freitas, 2003). No cenário atual, áreas relativamente contínuas e fragmentos maiores de vegetação nativa nas paisagens alteradas, ainda podem funcionar como ‘refúgios’ para diversos organismos, sendo muitas vezes importantes para a manutenção da diversidade total e da troca dinâmica de organismos entre populações remanescentes (Hanski & Gilpin, 1997; Brown & Freitas, 2000). Segundo Laurance & Gascon (1997), o manejo dessas paisagens “seminaturais”, que dominam a maioria das regiões tropicais hoje, tem um papel vital na conservação de espécies, populações e processos ecológicos.

Dentro desse contexto, a variedade de processos que ameaçam os invertebrados é imensa, com praticamente qualquer nuance de alteração do habitat ou das comunidades possuindo potencial de afetar alguma espécie sensível ou especializada (New, 1995). O primeiro passo no sentido de verificar a proporção de espécies de invertebrados afetadas pela fragmentação deve ser a análise das respostas em uma comunidade tropical diversa (Didham *et al.*, 1998). Dentre os invertebrados, borboletas (Lepidoptera) constituem um dos grupos taxonômicos mais indicados para uso na avaliação e monitoramento ambiental, pois são fáceis de se amostrar, têm a sistemática bem conhecida, são comuns em todas as estações do ano e respondem bem a certos elementos particulares do sistema (Brown 1991, 1997). Medidas de diversidade e métodos para avaliação do *status* nas comunidades desses insetos estão bem avançados, e um monitoramento não destrutivo pode ser efetuado com satisfatória confiança (New, 1997). Adicionalmente, borboletas possuem um grande apelo popular, tendo sido inclusive utilizadas com êxito em programas de monitoramento que

contam com o envolvimento da população leiga (e.g. Pollard & Yates, 1993; Brown & Freitas, 1995), propiciando o fortalecimento do elo sociedade - conservação.

Em florestas neotropicais, os diversos tipos de perturbação associados à atividade humana têm efeitos específicos na comunidade de borboletas, usualmente resultando na perda de uma parte ou de todas as espécies mais frágeis, e o aparecimento de elementos sinantrópicos agressivos que podem ainda eliminar outros elementos nativos (Brown, 1997). Para borboletas, a fragmentação ocasiona mudanças na área, qualidade e quantidade dos habitats, e aumenta a distância entre habitats semelhantes. Quando pouco intensa, a fragmentação resulta em um mosaico de ambientes e, conseqüentemente, numa grande heterogeneidade, com aparente aumento da diversidade total devido ao aumento do número de espécies de estágios sucessionais iniciais, mas com perda de espécies de clímax e da diversidade genética (Brown, 1991). No entanto, muitos grupos de borboletas aparentam ser notavelmente resistentes aos efeitos de fragmentação (Brown, 1997; Lewis, 2001), possuindo populações viáveis mesmo em pequenos fragmentos localizados em matriz urbana (Brown & Freitas, 2003), sugerindo que a conservação e o manejo de paisagens, mesmo as profundamente fragmentadas, poderia contribuir para a manutenção de comunidades desses insetos ao longo do tempo. Segundo Ehrlich & Murphy (1987), biólogos da conservação trabalhando com borboletas e outros organismos vágéis deveriam sempre preocupar-se com o padrão de uso das terras adjacentes às reservas, e trabalhar para tornar essas áreas mais adequadas aos organismos que dispersam para fora de áreas protegidas. Assim, a compreensão dos efeitos causados pelas atividades humanas na biota é essencial, para que seja possível remediar os seus impactos e efetivamente conservar a diversidade biológica (McGeoch, 1998).

BORBOLETAS DA MATA ATLÂNTICA DO ESTADO DE SÃO PAULO

A Floresta Atlântica é considerada um 'Hot Spot' no conceito internacional, em função de sua altíssima diversidade de espécies associada à elevada taxa de endemismo, e a diminuta proporção de florestas remanescentes, lhe conferem prioridade máxima para conservação (Myers *et al.*, 2000). Outrora responsável pela cobertura de 12% do território nacional, ela encontra-se hoje reduzida a cerca de 5% do seu *status* original (Lino, 1992). Discutindo as conseqüências da fragmentação de habitats sobre a perda da diversidade em

florestas tropicais, Terborgh (1992) afirmou que o caso da Mata Atlântica “está entre os mais desesperadores do mundo”. Apesar do quadro de extrema redução da área florestal, pouco se conhece sobre as comunidades animais das florestas nativas remanescentes, e praticamente nada sobre a maioria das espécies do mais diversificado grupo associado a essas florestas: os invertebrados. O desconhecimento a respeito dos invertebrados da Mata Atlântica torna imprescindível o inventário nas florestas remanescentes, e a avaliação de possibilidades de proteção e manejo, que propiciariam uma fundamentação para a conservação efetiva de áreas prioritárias (MMA, 2000).

A Região da Mata Atlântica possui uma fauna de borboletas muito diversa, representando cerca de 2/3 das espécies brasileiras, muitas das quais raras e difíceis de encontrar (Brown, 1996). Ao contrário da maioria das espécies da Floresta Amazônica, cujos habitats permanecem relativamente íntegros, grande parte das populações de borboletas da Mata Atlântica encontra-se hoje em fragmentos menores que 1000 ha (Brown, 1996; Brown & Freitas, 2000). Nesses ambientes complexos e variáveis, a instabilidade local das populações é muito alta, fazendo com que as comunidades de borboletas estejam sempre em fluxo, tipicamente com até metade das espécies locais tendo presença errática (Brown & Freitas, 1999, 2000, 2003).

Em 1997, no início do projeto “Lepidoptera do Estado de São Paulo: diversidade, distribuição, recursos, e uso em análise e monitoramento ambiental” (Biota-Fapesp, processo 98/05101-8), um total de 1538 espécies de borboletas haviam sido registradas para o estado de São Paulo (Brown & Freitas, 1999). Até o momento, esse número já superou 1600 espécies e continua aumentando lentamente, à medida que novas ocorrências são registradas e novas espécies são descobertas (K.S. Brown, A.V.L Freitas, com.pess.). Os padrões de distribuição geográfica de muitas borboletas da Mata Atlântica de São Paulo estão razoavelmente elucidados, como resultado dos extensos inventários realizados no estado ao longo do último século por vários lepidopterologistas, e nos últimos anos pelo grupo de pesquisas de Lepidoptera ligado à Unicamp (Brown & Freitas, 1999, 2001; Francini & Freitas, 1999). No entanto, para muitas espécies ainda existe pouca ou nenhuma informação sobre aspectos tão gerais como ciclo de vida, plantas hospedeiras, morfologia, sistemática, ecologia química, etologia, ecologia de populações e uso do habitat. Infelizmente, segundo Brown & Freitas (1999), grandes áreas do interior do estado, com alta diversidade genética, algumas certamente ainda abrigando espécies ameaçadas, poderão tornar-se “desconhecíveis” (i.é. destruídas antes de conhecidas) com

relação à comunidade de borboletas, devido à conversão quase total da vegetação original em sistemas agro-industriais, queimados, poluídos e muito pobres em diversidade biológica.

Do total de borboletas registradas para o estado, aproximadamente 350 das espécies de Nymphalidae, Papilionidae e Pieridae (“NPP”), são exclusivas ou apresentam parte da área de ocorrência na Mata Atlântica (*sensu latu*) (Brown & Freitas, dados não publicados). As borboletas dessas famílias estão entre as mais estudadas, são relativamente fáceis de reconhecer no campo, e portanto são muito úteis na elaboração de inventários locais não destrutivos. Adicionalmente, alguns subgrupos de Nymphalidae (Satyrinae, Biblidinae e Charaxinae) são bons previsores da fauna total de borboletas em Mata Atlântica, e constituem opções adequadas para o estudo ao longo do tempo, espaço e em gradientes de perturbação, podendo ser aplicados satisfatoriamente em programas de monitoramento ambiental (Brown & Freitas, 2000), que constitui um dos elementos vitais a qualquer programa de conservação (Kremen *et al.*, 1994).

OBJETIVOS DA DISSERTAÇÃO

O objetivo deste estudo foi caracterizar a guilda de borboletas que se alimentam de frutas fermentadas em uma área grande e contínua de Mata Atlântica e uma paisagem fragmentada adjacente a ela, e usar esse grupo de insetos como organismos focais para:

- Comparar descritores populacionais de algumas espécies e subfamílias (**Capítulo 1**);
- Descrever a diversidade e composição de espécies e comparar entre paisagens (**Capítulo 2**);
- Identificar os recursos e condições que explicam a distribuição das borboletas, e avaliar a condição de indicadores ecológicos dos componentes dessa guilda em relação aos efeitos de fragmentação florestal (**Capítulo 3**).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brown Jr., K.S. (1991). Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. Pp. 349-404 in: Collins, N.M. & J.A. Thomas (eds.). **The conservation of insects and their habitats**. Royal Entomological Society Symposium XV. London: Academic Press.
- Brown Jr., K.S. (1996). Conservation of threatened species of Brazilian butterflies. Pp. 45-62. Ae, S.A., T. Hirowatari, M. Ishii & L.P. Brower (eds.). **Decline and conservation of butterflies in Japan**. Yadoriga special issue. Osaka: Lepidopterist Society of Japan.
- 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 (1995). **Manual de monitoramento ambiental com borboletas: Reserva Extrativista do Alto Juruá**. Campinas: impressão particular.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas (1999). Lepidoptera. Pp. 225-244 in Brandão, C.R. & E.M. Cancellato (eds.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento ao final do século XX**, v. 5: Invertebrados terrestres. São Paulo: Fapesp.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas. (2000). Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. **Biotropica** 32 (special issue): 934-956.
- Brown Jr., K. S. & A. V. L. Freitas (2003). Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: Structure, instability, environmental correlates, and conservation. **Journal of Insect Conservation**. no prelo.
- Collinge, S.K. (2001). Spatial ecology and biological conservation. **Biological Conservation** 100: 1-2.
- Dean, W.B. (1997). **With broadax and firebrand: The destruction of the Brazilian Atlantic Forest**. Berkeley: University of California Press.
- Didham, R.K., P.M. Hammond, J. H. Lawton, P. Eggleton & N.E. Stork (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation. **Ecological Monographs** 68: 295-323.
- Ehrlich, P.R. & D.D. Murphy (1987). Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. **Conservation Biology** 1 (2): 122-131.
- Francini, R. B. & A. V. L. Freitas. (1999). **Borboletas da Baixada Santista**. URL: <http://www.unisantos.com.br/~metropms/xixova/a.htm>

- Gascon C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard, J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher & S. Borges (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. **Biological Conservation** 91: 223-229.
- Gilbert L.E. & M.C. Singer (1975). Butterfly ecology. **Annual Review of Entomology**: 365-397.
- Hanski, I.A. & M.E. Gilpin (eds.) (1997). **Metapopulation Biology: Ecology, genetics, and evolution**. London: Academic Press.
- 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.
- Laurance, W.F. & C. Gascon (1997). How to creatively fragment a landscape. **Conservation Biology** 11: 577-579.
- Lens L., S. Van Dongen, K. Norris, M. Githiru & E. Matthysen (2002). Avian persistence in fragmented rainforest. **Science** 298: 1236-1238.
- Lewis, O.T. (2001). Effect of experimental selective logging on tropical butterflies. **Conservation Biology** 15: 389-400.
- Lino, C.F. (ed.) (1992). **Reserva da Biosfera da Mata Atlântica**. Plano de Ação. Campinas: Consórcio Mata Atlântica/UNICAMP.
- McGeoch, M.A. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. **Biological Reviews** 73: 181-201.
- Meffe, G.K. & C.R. Carroll (eds.) (1997). **Principles of Conservation Biology**. Massachussets: Sianuer.
- MMA (2000). **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos**. Brasília: Conservation International do Brasil, Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, SEMAD/Instituto Estadual de Florestas-MG, MMA/SBF.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. Fonseca & J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403: 853-858.
- New, T.R. (1995). **An introduction to invertebrate conservation biology**. Oxford: Oxford University Press.

- New, T.R. (1997). Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? **Journal of Insect Conservation** 1: 5-12.
- Pollard, E. & T.J. Yates (1993). **Monitoring butterflies for ecology and conservation**. London: Chapman and Hall.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology** 5: 18-32.
- Simberloff, D. (2000). What do we really know about habitat fragmentation? **Texas Journal of Science** 52 (supplement): 5-22.
- Soulé, M.E. & K.A. Kohm (eds.) (1989). **Research priorities for conservation biology**. Washington: Island Press.
- Soulé, M. E. & G. H Orians (eds.) (2001). **Conservation Biology – Research priorities for the next decade**. Washington: Island Press.
- Terborgh, J. (1992). Maintenance of diversity in tropical forests. **Biotropica** 24: 283-292.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan, & A.P. Dobson (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. Pp. 237–256 in Soulé, M.E. (ed.). **Conservation biology: The science of scarcity and diversity**. Sunderland: Sinauer Associates.
- Wilcox, D.S. & D.D. Murphy (1985). Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. **American Naturalist** 125:879-887.
-

CAPÍTULO 1
BIOLOGIA POPULACIONAL DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS EM
REMANESCENTES FLORESTAIS DO PLANALTO ATLÂNTICO DE
SÃO PAULO

INTRODUÇÃO

O resultado inevitável da expansão das atividades humanas sobre áreas florestadas é a redução dos habitats nativos e a criação de um mosaico de remanescentes florestais em uma matriz de habitats antrópicos. Consequências ecológicas muito sérias de tais mudanças na paisagem devem ser esperadas, e têm sido demonstradas nos últimos anos (Bierregaard *et al.*, 2001). A fragmentação florestal é atualmente um dos processos que mais contribuem para a perda da diversidade e aumento das taxas de extinção de espécies em vários níveis escalares, desde o local ao regional até bioma. Percebem-se de modo geral três componentes principais da fragmentação: a perda do habitat original, a diminuição da área dos fragmentos e aumento do isolamento dos habitats remanescentes (Wilcox & Murphy, 1985; Saunders *et al.*, 1991), todos exercendo efeitos diretos e indiretos sobre a biota. Embora vários estudos tenham sido conduzidos sobre esses efeitos (revisões em Saunders *et al.*, 1991; Turner, 1996; Debinski & Holt, 2000; Laurance *et al.*, 2002), ainda é grande a carência de dados básicos para o grupo que representa a maior riqueza e abundância em ambientes tropicais: os insetos. Efeitos de fragmentação florestal sobre populações de insetos ainda são pouco entendidos, e os dados empíricos são difusos e contrastantes (Didham *et al.*, 1996). Ao traçar prioridades para o estudo de ecossistemas fragmentados, Bierregaard *et al.* (1997) salientam que informações fundamentais da história natural da maioria das espécies da fauna são inexistentes em ambientes tropicais, e mesmo para grupos de insetos ditos “carismáticos”, como as borboletas, esses dados são muito fragmentários.

Para que os esforços de conservação biológica tenham êxito, é necessário que ecólogos e biólogos evolutivos entendam os padrões e processos das mudanças das paisagens, bem como as respostas que populações apresentarem a essas modificações de grande escala (Collinge, 2001). Assim, os objetivos deste estudo foram: a) Descrever os seguintes parâmetros da biologia de borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae): razão sexual, distribuição temporal, recaptura, tamanho dos indivíduos, incidência de dano nas asas e estrutura etária. b) Amostrando essas borboletas em uma paisagem contínua e uma fragmentada, investigar se existem possíveis efeitos de fragmentação florestal nos parâmetros citados.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo está localizada no distrito de Caucaia do Alto, município de Cotia, estado de São Paulo (23°35'S - 23°50'S, 46°45'W - 47°15'W). A altitude na região varia de 800 a 1000 metros, e o clima é temperado chuvoso, macrotérmico de inverno seco, do tipo Cwa segundo classificação de Köppen (1948), com temperaturas médias mensais variando entre 11° C e 27° C, e média de precipitação de 1.400 mm (SABESP 1997). As matas originais da região foram definidas, segundo Veloso *et al.* (1991), como floresta ombrófila densa.

Na região de estudo encontra-se a Reserva Estadual do Morro Grande (23°39'S - 23°50'S, 46°55'W - 47°01'W), uma das maiores áreas de mata fora das encostas das serras litorâneas. A reserva possui mais de 10.000 ha, grande parte em estágios avançados de sucessão, contendo também áreas bem preservadas de floresta nativa. Na paisagem fragmentada, a matriz é composta essencialmente por pequenos pomares, horticulturas e chácaras. Em alguns locais as áreas agrícolas misturam-se à matas em estágios iniciais de regeneração (2 a 8 anos) e com reflorestamentos de *Eucalyptus* e *Pinus*. Uma interpretação de fotografias aéreas (pares estereoscópicos) de abril de 2000, na escala 1:10.000, mostrou que a paisagem fragmentada ainda possui cerca de 35% de vegetação natural, na sua maioria em estágios iniciais e intermediários de regeneração (Metzger *et al.*, 2002).

BORBOLETAS FRUGÍVORAS

Borboletas podem ser separadas basicamente em duas guildas, quando considerado o modo de alimentação dos adultos (DeVries, 1987): 1) borboletas que se alimentam de néctar: Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Hesperidae e algumas subfamílias de Nymphalidae; 2) borboletas Nymphalidae, pertencentes à linhagem satiróide (*sensu* Freitas, 1999; Freitas & Brown, 2003), que se alimentam de frutas fermentadas e exudatos de plantas: Satyrinae, Brassolinae, Morphinae, Charaxinae, Biblidinae, e a tribo Coloburini (Nymphalinae).

A amostragem de borboletas frugívoras apresenta algumas vantagens práticas, que facilitam o estudo de suas populações (Freitas *et al.*, 2003). Elas são facilmente capturadas em armadilhas contendo isca fermentada, de modo que a amostragem pode ser simultânea e o esforço pode ser padronizado em diferentes áreas. Os indivíduos podem ser soltos depois

de identificados, com um mínimo de manuseio, permitindo que um estudo não destrutivo seja efetuado com confiança. Ademais, a atração da borboleta pela isca, um recurso alimentar, reduz a possibilidade de capturas ao acaso, presentes em outros métodos.

Algumas espécies de Nymphalidae, pertencentes à guilda de borboletas que se alimentam de néctar, como Cyrestidini, Apaturinae, Limenitidinae e Ithomiinae são eventualmente capturadas em iscas fermentadas (DeVries *et al.*, 1999). Por fazer parte de outra guilda, e sofrer influência da presença de flores próximas às armadilhas, tais espécies não foram consideradas neste trabalho.

AMOSTRAGEM

Foram selecionados quatro ambientes florestais dentro da Reserva Estadual do Morro Grande (Figura 1.1 A, B, C e D) e cinco fragmentos com áreas de 14, 28,88, 52,17, 99,39 e 175,1 hectares (Figura 1.1 E, F, G, H e I respectivamente). Os tamanhos dos fragmentos foram selecionados obedecendo a uma progressão baseada aproximadamente em segunda ordem. No presente estudo, a Reserva Estadual do Morro Grande foi considerada como floresta contínua, não-fragmentada.

Em cada uma das nove áreas foi estabelecida uma unidade amostral (doravante UA), constituída por cinco armadilhas portáteis com funil interno (modelo em Shuey, 1997). A adoção de cinco sub-amostras por unidade visou minimizar o efeito da posição da armadilha e da atratividade das iscas sobre a probabilidade de captura das borboletas (conforme DeVries & Walla, 2001). As armadilhas foram dispostas linearmente em trilhas no sub-bosque de cada área, entre 1,80 e 2,20m de altura, a uma distância mínima de 20 metros umas das outras e a pelo menos 50 metros da borda. A distância média entre armadilhas não diferiu significativamente entre as UAs (Kruskal-Wallis $H = 12,75$, $p = 0,121$, $gl = 8$).



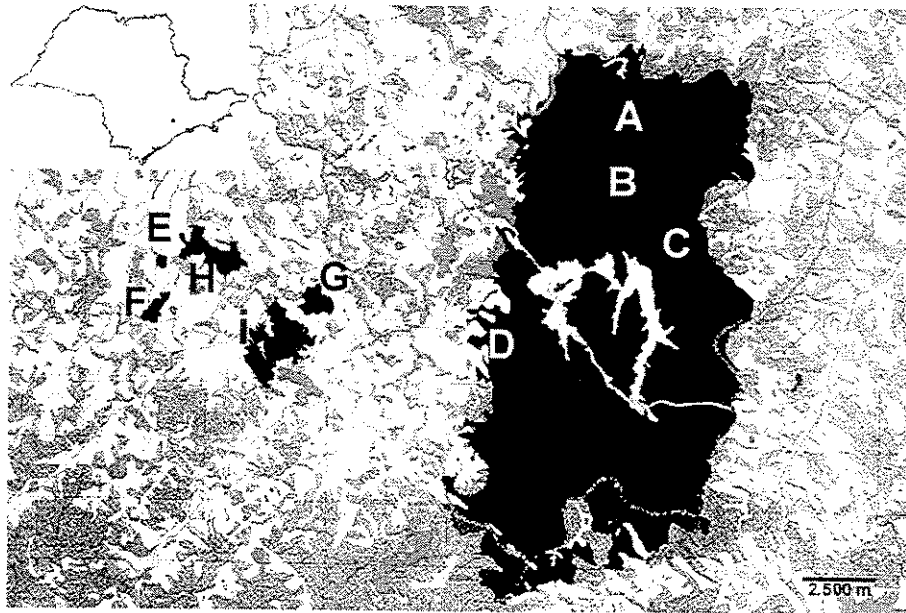


Figura 1.1. Localização das áreas de estudo na Reserva do Morro Grande (A-D) e na paisagem fragmentada de Caucaia do Alto (E-I). Escala aproximada 1: 250.000. Fonte: Kronka *et al.* (1993).

Tabela 1.1. Características dos locais de estudo.

			Distância entre a primeira e a última armadilha (m)	Distância média ($\pm$ DP) entre armadilhas (m)	Altitude local (m)
Local (nome)		Área			
Reserva	A	contínua*	145 m	$36,3 \pm 12,6$	890
	B	contínua	160 m	$40,0 \pm 9,1$	900
	C	contínua	150 m	$37,5 \pm 8,7$	920
	D (Quilombo)	contínua	155 m	$38,8 \pm 11,8$	985
Fragmentos	E (Lacerda)	14 ha	105 m	$26,3 \pm 8,1$	930
	F (Lila)	28,88 ha	175 m	$43,8 \pm 13,3$	940
	G (Miyoko)	52,17 ha	115 m	$28,8 \pm 4,8$	935
	H (Takimoto)	99,39 ha	123 m	$30,8 \pm 14,9$	930
	I (Pedroso)	175,1 ha	200 m	$50,0 \pm 14,6$	950

* Área total da Reserva do Morro Grande: > 10.000 ha

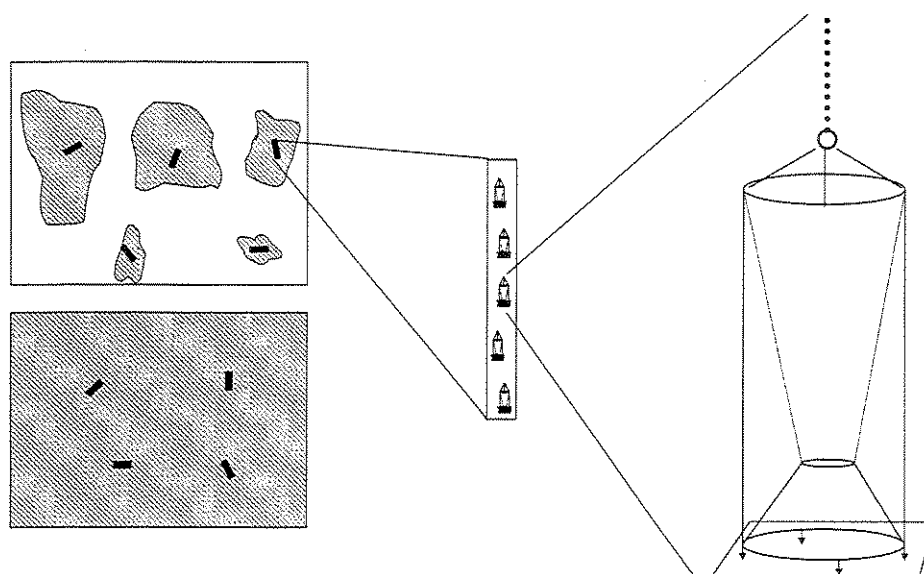


Figura 1.2. Esquema do delineamento amostral. A) Paisagem fragmentada (acima) e Reserva do Morro Grande (abaixo); B) Unidade amostral; C) Armadilha.

Cada armadilha foi instalada em um ponto com abertura de dossel suficiente para promover a entrada de luz durante boa parte do dia, mas sem expor isca e borboletas a um calor excessivo, e com espaço suficiente em sua volta para permitir que os indivíduos rodeassem e adentrassem. Segundo Gomes-Filho (2003), esforços de amostragem de borboletas frugívoras concentrados em bordas e trilhas/clareiras são suficientes para a obtenção de estimativas próximas da riqueza total de uma dada área. Características de cada UA são apresentadas na Tabela 1.1, e um esquema do delineamento amostral é apresentado na Figura 1.2.

Uma mistura padronizada de banana amassada com caldo de cana, fermentada no mínimo por 48 horas, foi utilizada como atrativo. Essa isca foi acondicionada dentro das armadilhas em potes plásticos que tiveram suas tampas perfuradas, para evitar que as borboletas entrassem em contato direto com o líquido, para que outros insetos (principalmente moscas) não se alimentassem dele, e para reduzir a sua taxa de evaporação (segundo Hughes *et al.*, 1998). As armadilhas foram revisadas a cada 48 horas, em grupos selecionados pela proximidade: pontos A, B e C da reserva em um dia, ponto D e

fragmentos em outro (Figura 1.1). O intervalo de 48 horas entre as revisões permitiu melhor alocação do tempo utilizado, propiciando um aumento no número de locais a ser estudado (Hughes *et al.* 1998). As iscas foram substituídas a cada revisão, para que mantivessem sempre uma atratividade alta e homogênea. As armadilhas foram mantidas no campo durante períodos de 12 ou 14 dias, num total de 800 horas, ou 36000 armadilhas/hora, considerando 10 horas efetivas de amostragem por dia. As amostragens foram realizadas entre novembro de 2001 e junho de 2002, período que compreende os meses mais favoráveis à captura de borboletas frugívoras na paisagem estudada (Brown, 1992, obs. pess.).

O registro de espécies capturadas, com os respectivos números de indivíduos, foi feito no local, em formulário próprio. As seguintes características foram registradas: sexo, comprimento da asa anterior, dano nas asas e categoria etária, estimada a partir do desgaste alar, sendo: A (recém-emergida), B (nova), C (intermediária), D (velha) e E (muito velha). As categorias foram posteriormente reagrupadas em apenas três para análise: novas (A + B), intermediárias (C) e velhas (D + E). Antes de ser solta, cada borboleta recebeu uma marca alfanumérica individualizada, feita com caneta de retro-projetor na face ventral das asas anteriores.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para comparar o tamanho de asa das espécies entre paisagens e entre sexos foi aplicado o teste t, e para comparar razão sexual, danos e desgastes nas asas, recaptura, foi usado o teste G (Sokal & Rohlf, 1995). As análises foram realizadas tanto para machos quanto para fêmeas, quando o tamanho amostral de ambos os sexos permitiu. Para a análise de recapturas, indivíduos encontrados mortos na armadilha, ou que foram sacrificados para identificação não foram contabilizados nas capturas. Como *Hamadryas epinome* (Biblidinae) foi a espécie mais abundante em oito das nove unidades amostrais, dados de recaptura (deslocamento entre armadilhas e tempo de permanência *sensu* Freitas, 1996) e variação temporal foram analisados em maior detalhe para essa espécie.

Conjuntos de dados com frequência observada igual a zero, no caso do teste G, e com heterocedasticidade de variâncias, no caso do teste t, não foram considerados nas análises. Quando análises comparativas com o teste G foram realizadas com apenas duas categorias, utilizou-se a correção de Williams, que minimiza erros do tipo 1 (rejeitar uma hipótese nula quando ela é verdadeira) (Sokal & Rohlf, 1995).

Para todos os testes, quando comparações múltiplas foram feitas e resultados significativos encontrados, o método sequencial de Bonferroni (Rice, 1989) foi aplicado com $\alpha = 0,05$, para corrigir possíveis erros do tipo 1.

RESULTADOS

Setenta espécies pertencentes a seis subfamílias de Nymphalidae foram amostradas, num total de 1810 indivíduos (Tabela 1.2, Apêndice 1). Desse total, quatorze espécies representando 76,6 % do total de indivíduos tiveram um número de capturas que permitiu a descrição dos parâmetros populacionais escolhidos ($N > 30$) (Figura 1.3). As demais foram consideradas apenas nas análises onde os dados foram agrupados por subfamília.

A razão sexual da maioria das espécies estudadas não foi significativamente diferente de 1:1 nas duas paisagens após a correção sequencial de Bonferroni (Tabela 1.3). Nos fragmentos, somente *Hamadryas epinome* (Biblidinae) teve a razão sexual desviada para excesso de machos. Na reserva, machos foram significativamente mais abundantes que fêmeas em *H. epinome*, *H. fornax* e *Dasyophthalma creusa* (Brassolinae). Quando comparada entre paisagens, a proporção de fêmeas foi maior nos fragmentos do que na reserva para *H. epinome* e *Myscelia orsis* (Biblidinae) (Tabela 1.3).

Os padrões de distribuição temporal de indivíduos ao longo do período de estudo foram distintos nas quatro subfamílias mais abundantes (Figura 1.4). Na subfamília Brassolinae, ocorreu grande concentração de indivíduos no mês de fevereiro, influenciada pelo pico de abundância de *Dasyophthalma creusa*, uma espécie univoltina que voa de janeiro a março (Brown, 1992) (Figura 1.4). A subfamília Satyrinae apresentou maior número de indivíduos entre os meses de março e junho. Nas subfamílias Biblidinae e Charaxinae, os indivíduos ocorreram de modo relativamente regular ao longo do tempo, sem apresentar um pico ou tendência aparente (Figura 1.4).

Hamadryas epinome apresentou maior abundância no início do período de estudo (novembro e dezembro) e uma diminuição progressiva subsequente. Essa relação é distinta entre os sexos, com um decréscimo dos machos seguindo o padrão geral, e um aumento do número de fêmeas na amostragem de abril, em relação aos demais meses (Figura 1.5)

Tabela 1.2. Número de espécies e indivíduos de diferentes subfamílias de borboletas frugívoras (Nymphalidae) amostradas na Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada durante o período de estudo.

Subfamília	Riqueza de Espécies		Número de Indivíduos	
	Reserva	Fragmentos	Reserva	Fragmentos
Satyrinae	17	20	201	309
Biblidinae	14	17	292	583
Charaxinae	10	14	56	172
Brassolinae	10	9	105	62
Morphinae	2	2	6	15
Nymphalinae: Coloburini	1	2	1	8
TOTAL	54	64	661	1149

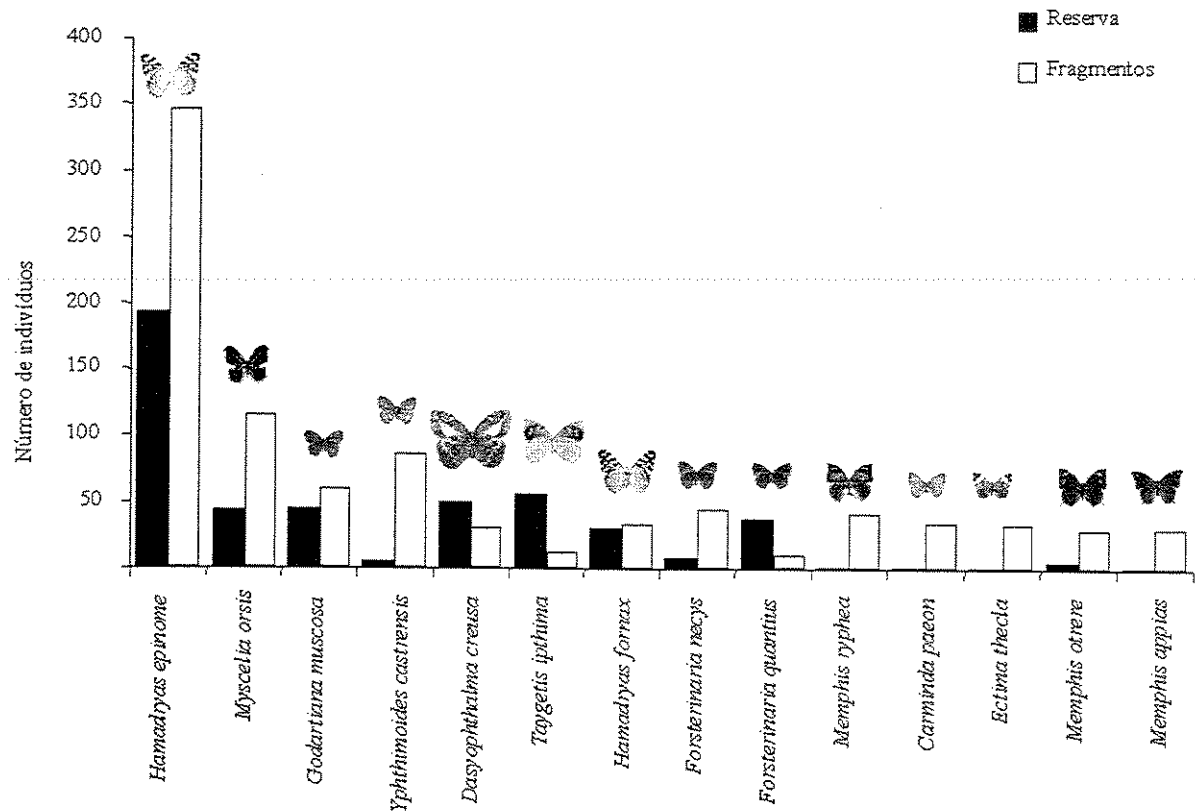


Figura 1.3. Número de indivíduos das espécies mais abundantes na Reserva do Morro Grande e na paisagem fragmentada.

Tabela 1.3. Razão sexual de borboletas frugívoras (Nymphalidae) na Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada. BRA = Brassoliniæ, SAT = Satyriniæ, CHA = Charaxiniæ, BIB = Biblidiniæ. Um número em **negrito** representa valor significativo de p cujo α permaneceu inalterado (0,05) após a correção de Bonferroni (Rice, 1989).

Espécie	Subfamília	Reserva			Fragmentos			Res. x Frag.		
		Razão Sexual (♂:♀)		G	p	N	Razão Sexual (♂:♀)		G	p
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	7,00	16,228	> 0,001	48	-	-	-	-	-
<i>Carminda paeon</i>	SAT	-	-	-	-	0,68	0,555	0,456	32	-
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	-	-	-	-	1,73	1,480	0,224	41	-
<i>Forsterinaria quantius</i>	SAT	3,00	4,762	0,029	36	4,00	1,868	0,172	10	0,103 0,749
<i>Godartina muscosa</i>	SAT	2,31	4,301	0,038	53	1,73	2,569	0,109	71	0,556 0,456
<i>Taygetis ipthima</i>	SAT	1,94	2,772	0,096	53	5,00	2,893	0,089	12	1,428 0,232
<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	-	-	-	-	0,69	1,390	0,238	81	-
<i>Ectima thecla</i>	BIB	-	-	-	-	3,57	5,467	0,019	32	-
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	11,53	87,055	> 0,001	188	5,25	94,640	> 0,001	350	7,314 0,007
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	6,50	9,484	0,002	30	4,67	7,995	0,005	34	0,216 0,643
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	0,34	5,426	0,020	43	1,02	0,004	0,948	115	8,073 0,005
<i>Memphis appias</i>	CHA	-	-	-	-	2,10	1,978	0,160	31	-
<i>Memphis otrere</i>	CHA	4,00	0,866	0,352	5	1,07	0,017	0,897	29	1,349 0,245
<i>Memphis ryphea</i>	CHA	-	-	-	-	1,16	0,108	0,743	41	-

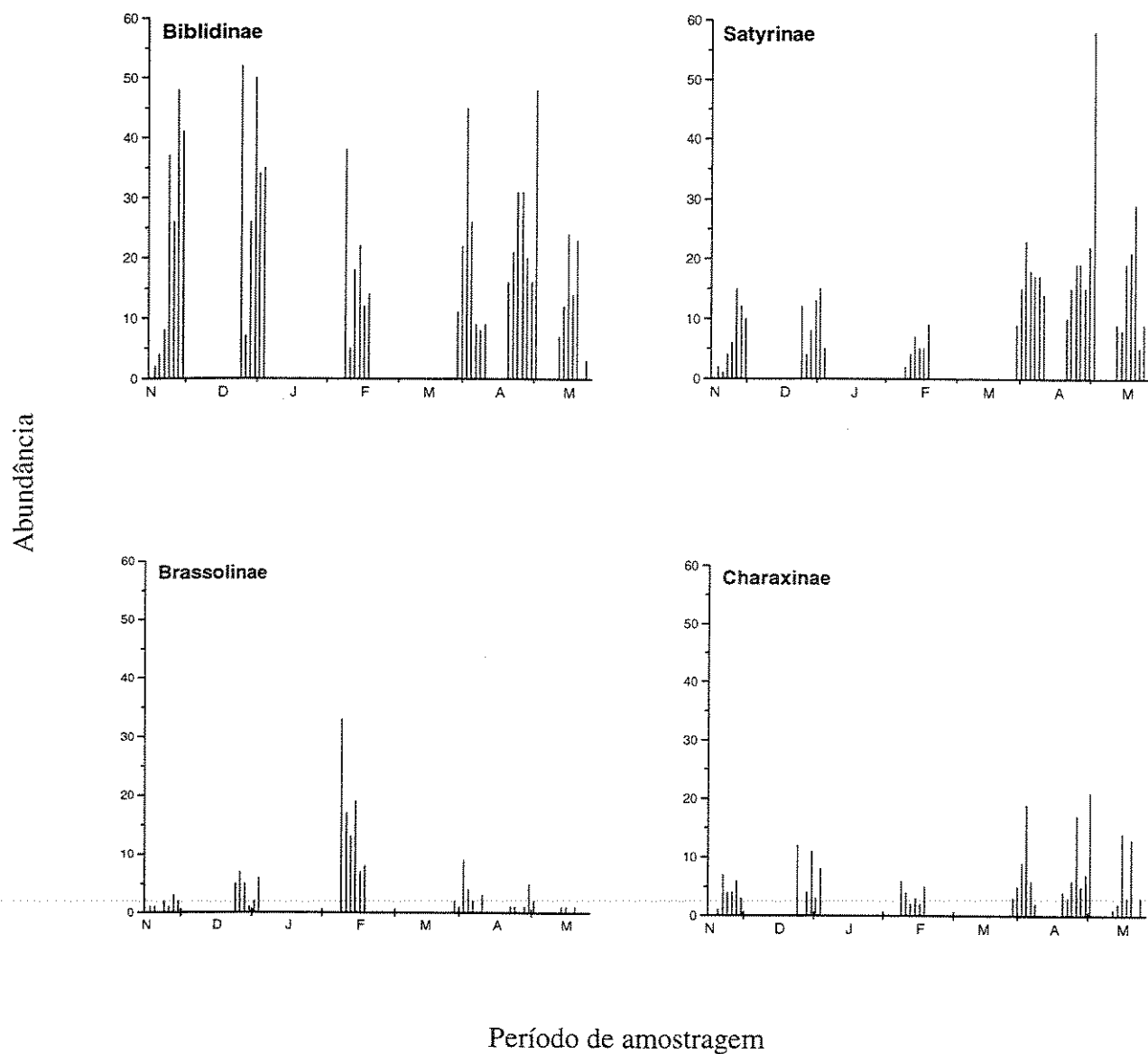


Figura 1.4. Variação temporal no número de indivíduos das 4 subfamílias mais abundantes durante o período de estudo.

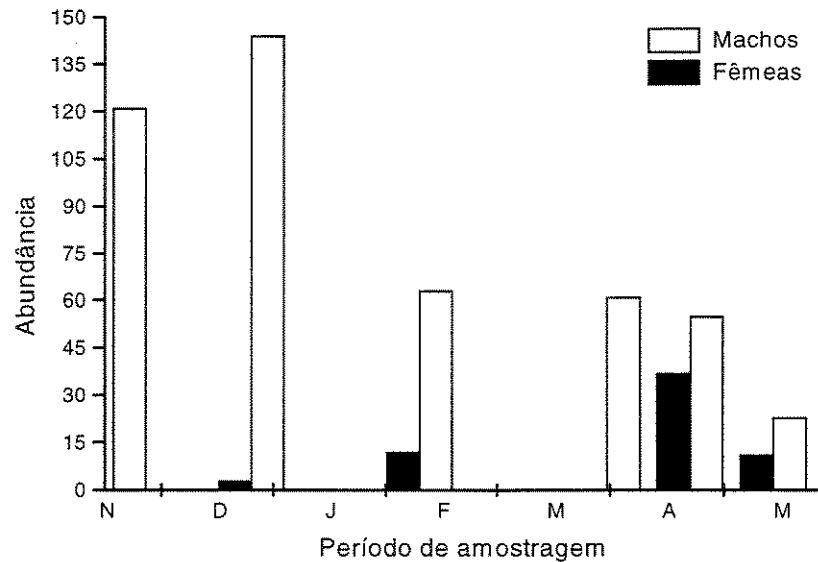


Figura 1.5. Variação temporal no número de indivíduos de machos e fêmeas de *Hamadryas epinome* durante o período de estudo.

Para as quatro espécies mais abundantes (ambos os sexos) e para *Dasyophthalma creusa* (apenas machos), a proporção de indivíduos recapturados variou de 7,5 a 25,8 % na paisagem fragmentada e de 0 a 28,2 % na paisagem contínua. Quando comparadas entre as paisagens (excluindo *Ypthimoides castrensis*, que não teve machos na reserva), essas proporções não diferiram significativamente (Tabela 1.4 A). Da mesma forma, não houve diferença de recaptura entre sexos, quando cada paisagem foi analisada separadamente (Tabela 1.4 B). Embora indivíduos de várias espécies (e.g. *Morpho* spp., *Hamadryas* spp., *Memphis* spp.) tenham sido observados voando pela matriz na paisagem fragmentada e nas estradas da Reserva do Morro Grande, não foram registradas recapturas entre as UAs.

A maioria dos indivíduos machos de *Hamadryas epinome* nunca foi recapturada em ambas as paisagens (Tabela 1.5), e porcentagem de recapturas nas UAs variou de 17,2 a 41,7% na reserva e de 16,7 a 27,6% nos fragmentos. O número máximo de recapturas múltiplas foi de 4 para um macho desta espécie, e a frequência de recaptura individual (i. é, o número de vezes que cada indivíduo foi recapturado), não diferiu entre paisagens, com a maioria das recapturas sendo única ($G = 2,03$; $p = 0,567$; g.l. = 4) (Tabela 1.5).

Tabela 1.4. Recaptura de espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) na paisagem fragmentada e na Reserva Estadual do Morro Grande. BRA = Brassolinae, SAT = Satyrinae, BIB = Biblidinae. **A.** Comparação entre paisagem fragmentada e Reserva Estadual do Morro Grande. **B.** Comparação entre sexos.

A.	Espécie	Subf.	Sexo	Reserva		Fragmentos		Reserva x Fragmentos	
				Captura	Recaptura (%)	Captura	Recaptura (%)	G	p
	<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	♂	33	1 (3,03)	18	3 (16,67)	2,504	0,114
	<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	♂	26	6 (23,08)	31	8 (25,81)	0,055	0,815
			♀	9	2 (22,22)	18	2 (11,11)	0,016	0,899
	<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	♂	163	46 (28,22)	283	60 (21,20)	2,755	0,097
			♀	15	2 (13,33)	48	8 (16,67)	0,091	0,763
	<i>Myscelia orsis</i>	BIB	♀	28	1 (3,57)	51	4 (7,84)	0,545	0,460

B.	Espécie	Subf	Reserva		Fragmentos	
			G	p	G	p
	<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	0,003	0,960	1,538	0,215
	<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	-	-	0,024	0,876
	<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	1,685	0,194	0,530	0,467
	<i>Myscelia orsis</i>	BIB	-	-	1,390	0,239

Tabela 1.5. Captura, recaptura, frequência de recaptura individual, número de deslocamentos entre armadilhas e tempo de permanência (número de dias entre a primeira captura e a última recaptura) de machos de *Hamadryas epinome*.

		Reserva	Fragmentos
Captura		163	283
Recaptura		46 (28,22%)	60 (21,20%)
Frequência de recaptura individual	1	24 (52,2%)	39 (65%)
	2	16 (34,8%)	14 (23,3%)
	3	3 (6,5%)	4 (6,7%)
	4	3 (6,5%)	3 (5%)
Nº de deslocamentos	0	31 (67,4%)	31 (51,6%)
	1	13 (28,2%)	28 (46,7%)
	2	2 (4,3%)	1 (1,7%)
média ± desvio		8,83 ± 11,36	11,70 ± 19,06
Tempo de permanência (dias)	mediana	4	4
	moda	2	2
	amplitude	2 a 44	2 a 120

Embora o tempo máximo de permanência tenha chegado a 44 dias na reserva e 120 dias nos fragmentos, o tempo de permanência modal foi o mínimo, ou seja, dois dias, em concordância com a frequência de recapturas. O tempo médio não diferiu entre paisagens (Mann-Whitney U = 1379; p = 0,995; N = 106) (Tabela 1.5). Um indivíduo foi recapturado no máximo em três armadilhas diferentes, e esse número de deslocamentos não diferiu entre as paisagens (G = 39,306; p = 0,1401; g.l. = 2).

Uma vez que não houve diferenças de tamanho de asa entre paisagens tanto para indivíduos machos como para fêmeas das espécies analisadas (Tabela 1.6), a comparação de tamanho entre sexos foi feita agrupando-se os dados das duas paisagens. Fêmeas foram significativamente maiores que machos em seis das oito espécies analisadas, com o tamanho da asa não diferindo entre sexos somente para *Hamadryas fornax* e *Memphis otrere* (Tabela 1.7).

De modo geral, machos e fêmeas da maioria das espécies analisadas em ambas

paisagens apresentaram uma estrutura etária equilibrada, ou seja, não houve predomínio de uma categoria de desgaste alar. As exceções a esse padrão, todas elas tendendo para um excesso de “novas”, foram em machos de *Hamadryas epinome* e de *Taygetis ipthima* na Reserva do Morro Grande, e machos de *H. epinome*, *Godartiana muscosa*, *Memphis appias* e ambos os sexos de *Myscelia orsis* nos fragmentos (Tabela 1.8 A). Quando as borboletas foram agrupadas por subfamílias, Satyrinae apresentou estrutura etária significativamente diferente entre as paisagens, com maior número de indivíduos da categoria “intermediárias” e “velhas” nos fragmentos (Tabela 1.8 B).

A porcentagem de indivíduos com danos nas asas das nove espécies mais abundantes variou de 0 a 30,77% na reserva e de 4,55 a 37,50% nos fragmentos. A frequência de danos não foi significativamente diferente entre paisagens. Também não houve diferença quando os dados foram agrupados por subfamílias (Tabela 1.9 A e B). Borboletas da subfamília Brassolinae apresentaram proporção de danos mais alta que os demais grupos tanto na reserva ($G = 26,61$, $p < 0,001$, g.l. = 3 $N = 636$) quanto nos fragmentos ($G = 27,83$, $p < 0,001$, g.l. = 3 $N = 1106$).

Tabela 1.6. Tamanho de asa de borboletas frugívoras (Nymphalidae) na paisagem fragmentada e na Reserva Estadual do Morro Grande. BRA = Brassoliniinae, SAT = Satyrinae, BIB = Biblidinae. Um número seguido de * representa valor significativo de p cujo α foi alterado ($> 0,05$) após a correção de Bonferroni.

Espécie	Subf.	Sexo	Reserva			Fragmentos			Reserva x Fragmentos		
			$\bar{X}$ (mm)	dp	N	$\bar{X}$ (mm)	dp	N	t	gl	p
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	♂	45,44	1,33	25	45,44	1,48	39	0,012	55,4	0,991
<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	♂	23,58	2,33	36	22,35	1,89	31	2,438	65	0,017*
		♀	25,87	1,63	23	23,91	1,97	11	2,861	16,8	0,011*
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	♂	24,04	1,43	26	24,00	1,63	7	0,057	8,6	0,956
<i>Forsterinaria quantius</i>	SAT	♂	25,13	1,96	8	25,08	1,38	26	0,065	9,3	0,95
<i>Taygetis ipthima</i>	SAT	♂	35,78	0,83	9	36,97	2,66	31	-2,151	37,6	0,038*
<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	♀	19,51	1,30	47	20,20	0,84	5	-1,643	6,3	0,149
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	♂	35,95	1,45	262	36,06	1,93	156	-0,623	258,8	0,534
		♀	36,96	1,37	47	37,67	1,11	15	-2,028	28,7	0,052
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	♂	36,46	1,35	28	36,62	1,33	26	-0,415	51,8	0,680
		♀	36,80	0,45	5	37,75	0,96	4	-1,831	4	0,140
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	♂	25,58	1,12	57	24,60	2,07	10	1,462	9,9	0,175
		♀	27,13	1,87	53	27,29	1,57	31	-0,414	71,8	0,680

Tabela 1.7. Tamanho de asa para machos e fêmeas de borboletas frugívoras (Nymphalidae). BRA = Brassolinae, SAT = Satyrinae, CHA = Charaxinae, BIB = Biblidinae. Um número em **negrito** representa valor significativo de p cujo α permaneceu inalterado (0,05) após a correção de Bonferroni.

Espécie	Subfamília	♂			♀			♂ x ♀		
		$\bar{X}$ (mm)	dp	N	$\bar{X}$ (mm)	dp	N	t	gl	p
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	45,44	1,41	64	52,17	1,17	6	13,233	6,5	< 0,001
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	24,03	1,45	33	25,47	1,19	15	3,621	32,7	0,001
<i>Forsterinaria quanti</i>	SAT	25,09	1,50	34	26,55	1,21	11	3,254	20,9	0,004
<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	23,02	2,17	66	25,24	1,95	34	5,176	73,3	< 0,001
<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	18,63	1,33	27	19,58	1,27	52	3,040	50,6	0,004
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	35,99	1,64	418	37,13	1,34	62	6,077	90,7	< 0,001
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	36,54	1,33	54	37,22	0,83	9	2,068	15,8	0,055
<i>Memphis otrere</i>	CHA	30,00	3,25	16	32,27	2,05	15	2,339	25,5	0,027

Tabela 1.8. Desgaste alar de borboletas frugívoras (Nymphalidae) na Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada. **A.** Machos e fêmeas das 14 espécies estudadas. **B.** Comparação entre paisagens, agrupadas por subfamílias. BRA = Brassolini, SAT = Satyrinae, CHA = Charaxinae, BIB = Biblidinae. Nov = novas, Int = intermediárias, Vel = velhas. Um número em **negrito** representa valor significativo de p cujo α permaneceu inalterado (0,05) após a correção de Bonferroni.

A)	Espécie	Subf. Sexo	Reserva					Fragmentos				
			Nov	Int	Vel	G	p	Nov	Int	Vel	G	p
	<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA ♂	8	22	9	4,274	0,118	7	13	7	1,233	0,540
		♀	6	0	0	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Carminda paeon</i>	SAT ♂	1	0	0	-	-	2	4	7	1,5269	0,466
		♀	0	0	0	-	-	10	8	1	5,349	0,069
	<i>Forsterinaria necys</i>	SAT ♂	4	2	2	0,460	0,795	9	13	4	2,639	0,267
		♀	-	-	-	-	-	10	5	0	-	-
	<i>Forsterinaria quantius</i>	SAT ♂	19	6	2	9,074	0,011	2	5	1	1,603	0,449
		♀	1	6	2	2,267	0,322	2	0	0	-	-
	<i>Godartiana muscosa</i>	SAT ♂	4	13	5	2,779	0,249	20	15	1	13,326	0,001
		♀	4	7	0	-	-	7	12	3	3,02	0,221
	<i>Taygetis iphima</i>	SAT ♂	27	2	6	15,668	<0,001	7	3	0	-	-
		♀	13	4	1	7,006	0,030	0	0	0	-	-
	<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT ♂	-	-	-	-	-	7	11	15	1,514	0,469
		♀	2	2	1	0,229	0,892	13	26	0	-	-
	<i>Memphis appias</i>	CHA ♂	0	0	1	-	-	18	2	1	13,014	0,002
		♀	-	-	-	-	-	3	5	2	0,69	0,708

Tabela 1.8. (continuação)

<i>Memphis otrere</i>	CHA	♂	1	0	3	-	-	7	7	1	3,581	0,167
		♀	1	0	0	-	-	9	3	2	2,860	0,239
<i>Memphis ryphea</i>	CHA	♂	-	-	-	-	-	15	4	3	5,556	0,062
		♀	1	0	0	-	-	14	3	1	8,273	0,016
<i>Ectima thecla</i>	BIB	♂	0	0	0	-	-	23	2	0	-	-
		♀	2	0	0	-	-	7	0	0	-	-
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	♂	99	46	28	22,840	<0,001	197	61	36	72,376	<0,001
		♀	14	1	0	-	-	46	2	0	-	-
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	♂	23	3	0	-	-	17	11	0	-	-
		♀	0	0	0	-	-	3	3	0	-	-
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	♂	8	1	1	4,631	0,099	43	12	2	27,035	<0,001
		♀	16	12	4	4,299	0,117	30	21	4	12,991	<0,001

B)	Subfamília	Reserva			Fragmentos			Reserva x Fragmentos		
		Nov	Int	Vel	Nov	Int	Vel	G	p	
	Brassolinae	39	39	18	15	25	17	4,113	0,128	
	Satyrinae	114	57	26	116	137	48	18,773	<0,001	
	Charaxinae	39	5	9	103	40	24	5,925	0,052	
	Biblidinae	180	70	35	403	125	47	5,265	0,072	

Tabela 1.9. Danos nas asas de borboletas frugívoras (Nymphalidae) na Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada. **A.** Machos e fêmeas das nove espécies mais abundantes. **B.** Dados agrupados por subfamílias. BRA = Brassolinae, SAT = Satyrinae, CHA = Charaxinae, BIB = Biblidinae.

A.

Espécie	Subf.	Sexo	% com dano (n)		Reserva x Fragmentos	
			Reserva	Fragmentos	G	p
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	♂	5,90 (39)	5,93 (27)	0,001	0,982
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	♂	25,00 (8)	7,69 (26)	1,531	0,216
<i>Forsterinaria quantius</i>	SAT	♂	11,11 (27)	37,50 (8)	2,648	0,104
<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	♂	18,18 (33)	13,89 (36)	0,237	0,627
		♀	10,00 (11)	4,55 (22)	0,252	0,616
<i>Taygetis ipthima</i>	SAT	♂	5,71 (35)	30,00 (10)	3,845	0,500
<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	♀	20,00 (5)	12,50 (48)	0,199	0,655
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	♂	28,00 (175)	20,95 (296)	2,994	0,084
		♀	13,33 (15)	8,33 (48)	0,310	0,580
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	♂	30,77 (26)	25,00 (28)	0,224	0,636
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	♂	0,00 (10)	13,79 (58)	2,723	0,099
		♀	21,88 (32)	19,30 (57)	0,084	0,772

B.

Subfamília	% com dano (n)		Reserva x Fragmentos	
	Reserva	Fragmentos	G	p
Brassolinae	41,67 (96)	57 (45,61)	0,227	0,634
Satyrinae	14,21 (197)	14,38 (306)	0,003	0,959
Charaxinae	18,97 (58)	23,95 (167)	0,628	0,428
Biblidinae	23,51 (285)	18,40 (576)	3,038	0,081

DISCUSSÃO

Ao contrário da maior parte dos estudos de campo realizados com populações de borboletas (e.g. Gilbert & Singer, 1975; Ehrlich, 1984; Tyler *et al.* 1994), a razão sexual observada para a maioria das espécies do presente estudo não apresentou desvio para machos em nenhuma das paisagens estudadas. Esse resultado é salientado pelo fato de não existir diferença entre a recaptura de machos e fêmeas para as espécies analisadas, e vai ao encontro da hipótese de capturabilidade diferencial entre sexos para espécies de borboletas. Segundo essa hipótese, proposta por autores amostrando borboletas com redes entomológicas, a diferença de captura entre os sexos ocorreria por causa de diferenças comportamentais dos adultos, com machos voando nos mesmos locais freqüentados pelos pesquisadores (trilhas abertas, com maior incidência da luz solar e espaço para vôo), e fêmeas mais dispersas pelo habitat, à procura de plantas hospedeiras (e.g. Ehrlich, 1984; Freitas, 1996; Ramos & Freitas, 1999). Mesmo tendo amostrado em trilhas, como esses estudos, o efeito de capturabilidade pôde ser atenuado para muitas das espécies porque o método utilizado emprega um recurso alimentar como atrativo. Esse resultado salienta a importância do uso de armadilhas em estudos sobre ecologia de populações de borboletas, sejam elas frugívoras obrigatórias ou não (e.g. Ithomiinae – Uehara-Prado *et al.*, dados não publicados). O aumento da proporção de fêmeas de *Hamadryas epinome* e *Myscelia orsis* nos fragmentos em relação à reserva é um indício do favorecimento diferencial que a fragmentação pode trazer para algumas espécies. Esse favorecimento poderia se dar através de vários fatores, como o aumento na disponibilidade de recursos (plantas hospedeiras e alimento) e/ou a diminuição de competidores e predadores.

A moderada taxa de recaptura encontrada, sempre menor que 30% em ambas as paisagens, pode ser atribuída a várias características particulares de cada espécie, como grande tamanho populacional, capacidade de vôo, tempo de vida relativamente curto ou territorialismo. No presente trabalho, é impossível identificar quais fatores são responsáveis pelo padrão observado. Analisando-se mais detalhadamente *H. epinome*, observa-se que seu tempo médio de permanência foi muito baixo, mesmo com amplitudes máximas de 45 e 120 dias para reserva e fragmentos respectivamente. Esse resultado pode indicar que essa espécie tem um tempo de vida relativamente curto e por isso os indivíduos são recapturados poucas vezes, ou que *H. epinome* não possui filopatria, dispersando após

curto período de residência em um local, padrão já observado no campo para outras borboletas (e.g. *Morpho achilles* – A.V.L. Freitas, com. pess.), e que poderia ser extrapolado para muitas espécies da amostra.

Existe também a possibilidade de que as taxas de recaptura e permanência estejam ambas refletindo a metodologia empregada, que pode ter sido ‘traumática’ para muitas das espécies. Estudando os efeitos de captura e marcação na frequência de recaptura de borboletas em ambientes temperados, Morton (1982) encontrou que o manuseio dos indivíduos afetava a taxa de recaptura em quatro das cinco espécies estudadas, todas capturadas com rede entomológica. No presente estudo, o longo tempo entre revisões (48 horas) aliado ao manuseio para marcação pode ter contribuído para que a maioria dos indivíduos tenha adquirido aversão à armadilha (“trap shyness”) após a primeira captura, diminuindo assim sua taxa de recaptura. Até o momento, nenhum estudo semelhante ao de Morton (*op. cit.*) foi realizado em ambientes tropicais, nem com rede entomológica, nem com armadilhas.

Uma vez que indivíduos de algumas espécies foram observados voando pela matriz na paisagem fragmentada e nas estradas da reserva, a ausência de recapturas entre UAs provavelmente reflete apenas a pequena probabilidade de capturas múltiplas do mesmo indivíduo, e não impermeabilidade da matriz ou baixa mobilidade.

Os diferentes padrões de distribuição temporal encontrados para as subfamílias mais abundantes estão aparentemente relacionados a três fatores principais: voltinismo, disponibilidade de recurso alimentar para as larvas e abundância de predadores e parasitóides. A importância dos dois primeiros fatores fica clara quando se observa o padrão de distribuição regular de Charaxinae e Biblidinae (Figura 1.4), que são borboletas multivoltinas, e cujas plantas hospedeiras das espécies mais abundantes são as euforbiáceas *Croton* spp. (*Memphis* spp.) e *Dalechampia* spp. (*Hamadryas* spp. e *Myscelia orsis*), que normalmente têm folhas disponíveis para as larvas o ano todo. No entanto, dentro dessa aparente regularidade, a abundância pode variar muito ao longo do tempo quando as espécies são consideradas separadamente, como demonstrado para machos e fêmeas de *Hamadryas epinome*.

A sincronia do tempo de emergência e a grande abundância apresentada por *Dasyophthalma creusa* (Brassolinae), tiveram forte influência sobre o padrão de distribuição concentrado em fevereiro, apresentado para toda a subfamília (Figura 1.4). Assim, mesmo que os recursos alimentares das lagartas de Brassolinae estejam disponíveis

o ano todo (bambus, palmeiras), os dados de *D. creusa* indicam que a distribuição temporal da subfamília é influenciada principalmente por fatores associados a condições ideais de emergência, pelo menos para espécies univoltinas. Dados sobre a biologia das borboletas dessa subfamília são praticamente inexistentes na literatura, e mais estudos são necessários para a confirmação dessa hipótese.

Assim como em Brassolinae, os recursos alimentares das lagartas da subfamília Satyrinae estão disponíveis o ano todo (gramíneas). No entanto, uma vez que o aumento da incidência de Satyrinae no final do período de amostragem (maio-junho) não poderia ser creditado ao voltinismo, já que as espécies são todas multivoltinas (A.V.L. Freitas, com. pess.), é provável que o aumento da abundância nesse período seja resultado da diminuição do número de predadores e parasitóides tanto das larvas quanto dos adultos, associado à diminuição da temperatura e umidade (K. S. Brown & A.V.L. Freitas, com. pess.). Esse mesmo padrão de distribuição temporal foi encontrado por Dutra & Freitas (em prep.) para espécies de Satyrinae amostradas em um ambiente ruderal.

A regularidade das categorias etárias está em concordância com a característica multivoltina apresentada pela maioria das espécies analisadas. Assim, à medida que novas gerações são adicionadas ao conjunto da população, espera-se que toda a variação entre indivíduos novos e velhos esteja presente e, naturalmente, para espécies onde os indivíduos adultos são adicionados continuamente a uma grande taxa, o acúmulo de indivíduos da categoria “novas” é proporcionalmente maior que as outras, como observado em alguns casos (Tabela 1.8).

O maior número de Satyrinae na categoria intermediária nos fragmentos indica que a fragmentação exerce algum efeito sobre o desgaste alar das borboletas dessa subfamília, provavelmente devido ao aumento da atividade dos indivíduos na paisagem fragmentada. Esse aumento poderia estar relacionado à maior incidência de luz e conseqüente aumento de temperatura nos fragmentos, efeito de fragmentação descrito por Turton & Freiburger (1997). Como quase todas as espécies de Satyrinae voam nos estratos inferiores da floresta, principalmente próximo ao chão (DeVries, 1987), o aumento da temperatura e incidência de luz poderiam ser proporcionalmente mais importantes para os indivíduos dessa subfamília. Outra possibilidade é que a maior incidência de luz aumente diferencialmente a conspicuidade dos indivíduos mais novos, que ficariam mais sujeitos à predação.

A ocorrência de maior proporção de dano nas asas de Brassolinae em relação aos demais grupos pode refletir principalmente o tamanho grande, característico de muitas

espécies dessa subfamília. Uma explicação simples seria que, sendo maiores, os indivíduos apresentam mais danos apenas porque batem mais na vegetação. Explicações comportamentais também poderiam ser evocadas, uma vez que muitas Brassolinae costumam procurar alimentos voando próximo ao chão de manhã, durante o forrageamento (Brown, 1992), o que provavelmente as tornaria alvos conspícuos para predadores. Outra explicação para maior proporção de danos seria o comportamento altamente territorial que algumas espécies apresentam, investindo sobre qualquer coisa que se mova em seu território (Brown, 1992; Freitas *et al.*, 1997). Ademais, ao contrário da maioria das espécies das outras subfamílias, é provável que o tamanho grande dos indivíduos de Brassolinae em relação aos predadores contribua para que eventuais ataques não sejam fatais, deixando apenas marcas.

Embora as informações aqui apresentadas sejam fragmentárias e insuficientes para o entendimento da estrutura e dinâmica populacional das espécies individualmente, elas são os únicos dados registrados para a maioria das borboletas frugívoras amostradas, e podem servir de linhas-guia para futuros trabalhos, tanto com biologia populacional quanto com efeitos de fragmentação sobre esse grupo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bierregaard, R.O., Jr., W.F. Laurance, J.W. Sites, A.J. Lynam, R.K. Didham, M. Andersen, C. Gascon, M.D. Tocher, A.P. Smith, V.M. Viana, T.E. Lovejoy, K.E. Sieving, E.A. Kramer, C. Restrepo & C. Moritz (1997). Key priorities for the study of fragmented tropical ecosystems. Pp. 515-525 in Laurance, W.F. & R.O. Bierregaard (eds.). **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago & London: The University of Chicago Press.
- Bierregaard, Jr., R.O., W.F. Laurance, C. Gascon, J. Benitez-Malvido, P.M. Fearnside, C.R. Fonseca, G. Ganade, J.R. Malcolm, M.B. Martins, S. Mori, M. Oliveira, J. Rankin-de Mérona, A. Scariot, W. Spironello & B. Williamson. (2001). Principles of Forest Fragmentation and Conservation in the Amazon. Pp. 371-385 in R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds.). **Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest**. New Haven: Yale University Press.

- Brown Jr., K.S. (1992). Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. Pp. 142-186 in L.P.C. Morellato (org.). **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp.
- Collinge, S.K. (2001). Introduction: spatial ecology and biological conservation. **Biological Conservation** 100:1-2.
- Debinski, D.M. & R.D. Holt. (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology** 14: 342-355.
- DeVries, P.J. (1987). **The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae**. Princeton : Princeton University Press.
- DeVries, P.J., T.R. Walla & H.F. Greeney (1999). Species diversity in spatial and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community from two Ecuadorian rainforest. **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.
- Didham, R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork & A.J. Davis (1996). Insects in fragmented forests: A functional approach. **Trends in Ecology and Evolution** 11: 255-260.
- Ehrlich, P.R. (1984). The structure and dynamics of butterfly populations. Pp. 25-40 in R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (eds.). **The Biology of Butterflies**. London: Academic Press.
- Freitas, A.V.L. (1996). Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae: Ithomiinae). **Journal of the Lepidopterists' Society** 50: 273-289.
- Freitas, A.V.L. (1999). Nymphalidae (Lepidoptera), filogenia com base em caracteres de imaturos, com experimentos de troca de plantas hospedeiras. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Freitas, A.V.L., W.W. Benson, O.J. Marini-Filho & R.M. Carvalho (1997). Territoriality by the dawn's early light: the Neotropical butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassoliniinae). **Journal of Research on the Lepidoptera** 34: 14-20.
- Freitas, A.V.L. & K.S. Brown Jr. (2003). The phylogeny of Nymphalidae. **Systematic Biology** no prelo.
- Freitas, A.V.L., R.B. Francini & K.S. Brown Jr. (2003). Insetos como indicadores ambientais. Capítulo 10 In: **Manual Brasileiro em Biologia da Conservação**. Cullen,

- L, R. Rudran & C. Valladares-Pádua (eds.). Smithsonian Institution Press, no prelo.
- Gilbert, L.E. & M.C. Singer. (1975). Butterfly ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** 6: 365-397.
- Gomes-Filho, A. (2003). A comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, com ênfase na flutuação populacional de *Anaea ryphea* (Cramer) e sua relação com as plantas hospedeiras. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Hughes, J.B., G.C. Daily & P.R. Ehrlich. (1998). Use of bait traps for monitoring of butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). **Revista de Biología Tropical** 46: 697-704.
- Köppen, W. (1948). **Climatologia**. Mexico: Fondo Cultura Economica.
- Kronka, F.J.N., C.K. Matsukuma, M.A. Nalon, H.D. Calil, M. Rossi, I.F.A. Mattos & A.A.B. Pontinha (1993). **Inventário Florestal do Estado de São Paulo**. São Paulo: SMA/CINP/Instituto Florestal.
- Laurance, W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance & E. Sampaio. (2002). Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: A 22-Year Investigation. **Conservation Biology** 16: 605-618.
- Metzger J.P., C. Simonetti, A. Uezu, A. Diederichsen & W. Goulart (2002). Estrutura da paisagem em Caucaia do Alto (Planalto de Ibiúna, SP). Relatório FAPESP de Acompanhamento Anual do Programa BIOTA/FAPESP: Conservação da biodiversidade em uma paisagem fragmentada no Planalto Atlântico Paulista. São Paulo: Processo No 99/05123-4.
- Morton, A.C. (1982). The effects of marking and capture on recapture frequencies of butterflies. **Oecologia** 53: 105-110.
- New, T.R. (1995). **Introduction to invertebrate conservation biology**. Oxford: Oxford University Press.
- Rice, W.W. (1989). Analyzing tables of statistical tests. **Evolution** 43: 223-225.
- Ramos, R. R. & A. V. L. Freitas. (1999). Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). **Journal of the Lepidopterists' Society** 53: 11-21.
- SABESP (1997). Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. São Paulo: SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável.

- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology** 5: 18-32.
- Shuey, J. A. (1997). An optimizing portable bait trap for quantitative sampling of butterflies. **Tropical Lepidoptera** 8: 1-4.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (1995). **Biometry - The principles and practice of statistics in biological research**. 3rd ed. New York : W. H. Freeman.
- Turner, I.M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology** 33: 200-209
- Turton, S.M. & H.J. Freiburger (1997). Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, northeast Australia. Pp. 45-54 in Laurance, W.F. & R.O. Bierregaard (eds.). **Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press.
- Tyler, H.A., K.S. Brown Jr. & K.H. Wilson (1994). **Swallowtail Butterflies of the Americas. A Study in Biological Dynamics, Ecological Diversity, Biosystematics and Conservation**. Gainesville: Scientific Publ.
- Veloso, H.P., A.L.R. Rangel Filho & J.C.A. Lima. (1991). **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE.
- Wilcox, D.S. & D.D. Murphy (1985). Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. **American Naturalist** 125:879-887.

CAPÍTULO 2:
ESTRUTURA E DIVERSIDADE DA GUILDA DE BORBOLETAS
FRUGÍVORAS EM REMANESCENTES FLORESTAIS DO
PLANALTO ATLÂNTICO PAULISTA

INTRODUÇÃO

Entre as ações críticas para a conservação de paisagens Neotropicais, é importante a identificação das conseqüências de diferentes intervenções humanas nos sistemas naturais, através do estudo de comunidades que sejam sensíveis aos efeitos dessas intervenções (Kremen, 1992). Dependendo do sistema, do tipo e intensidade da intervenção, e do grupo taxonômico considerado, essas comunidades podem ser fracamente afetadas, enriquecidas, transformadas, inibidas, simplificadas ou completamente desestruturadas (Brown, 1991).

A rápida conversão dos ambientes naturais em ambientes antrópicos tem levado à fragmentação dos habitats, que se tornou nos dias de hoje uma das maiores ameaças à diversidade biológica (Davies *et al.* 2001). Nos últimos anos, estudos sobre efeitos de fragmentação têm sido realizados para diferentes grupos animais e vegetais, em muitas paisagens diferentes (Turner, 1996; Debinski & Holt, 2000; Laurance *et al.*, 2002), e têm obtido resultados que formam a base para tomada de decisões importantes sobre o manejo dessas localidades (Bierregaard *et al.*, 2001).

Como para muitos outros organismos, a degradação e destruição de habitats estão entre os agentes de declínio mais importantes, e amplamente reconhecidos, para comunidades de borboletas (New, 1995, 1997a). Embora borboletas estejam entre os grupos taxonômicos mais adequados para uso em avaliação ambiental, devido à facilidade de amostragem, sistemática bem conhecida, conspicuidade e por apresentarem respostas adequadas a elementos particulares do sistema (Brown 1991; Kremen *et al.*, 1993; Sparrow *et al.*, 1994; New, 1997b; Brown & Freitas, 2000), poucos estudos sobre efeitos de fragmentação florestal em comunidades de borboletas foram conduzidos em ambiente tropical (Singer & Ehrlich, 1991; Daily & Ehrlich, 1995; Brown & Hutchings, 1997; Shahabuddin & Terborgh, 1999; Ramos, 2000; Accacio, 2002), de modo que considerações a respeito de sua utilização como grupo indicador desse tipo de perturbação continuam muito restritas.

O estudo da distribuição de espécies e indivíduos de borboletas em paisagens de diferentes graus de perturbação tem gerado dados controversos na literatura científica. Vários trabalhos nos Neotrópicos têm encontrado maior riqueza e abundância de borboletas em ambientes perturbados, o que tem sido atribuído a características específicas desses ambientes, que poderiam favorecer tanto espécies do ambiente original quanto espécies

“invasoras” (e.g. Sparrow *et al.*, 1994; Brown & Hutchings, 1997; DeVries *et al.* 1997, 1999; Ramos, 2000). Outros trabalhos, no entanto, têm encontrado maior riqueza e abundância em ambientes mais preservados, creditando a diminuição em ambientes perturbados à destruição de habitats e recursos (e.g. Daily & Ehrlich, 1995; Shahabuddin & Terborgh, 1999; Fermon *et al.* 2000; Rogo & Odulaja, 2001).

Segundo Turner (1996), entre as prioridades de pesquisa sobre fragmentação de florestas tropicais está a identificação dos grupos de organismos mais afetados pelos seus efeitos. Uma maneira de abordar essa questão é responder como a fragmentação afeta a estrutura e diversidade de uma comunidade, ou mais especificamente, de uma guilda (Terborgh & Robinson, 1986; Simberloff & Dayan, 1991; DeVries & Walla, 2001). Essa abordagem funcional pode proporcionar maior generalidade aos resultados do que uma abordagem similar usando grupos taxonômicos (Didham *et al.*, 1996). Assim, o objetivo deste estudo foi comparar descritores da estrutura e composição de espécies da guilda de borboletas frugívoras em uma paisagem contínua e em fragmentos florestais do Planalto Atlântico Paulista.

MÉTODOS

As áreas de estudo e os métodos de amostragem usados foram os mesmos citados no primeiro capítulo. Para as análises de dados, apenas a primeira captura de cada indivíduo foi considerada.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Segundo Tokeshi (1993), a aplicação de modelos espécie-abundância em indicação ambiental pode ser útil quando se sabe *a priori* que uma mudança no padrão pode ser associada a algum tipo de degradação ambiental. Para verificar a estrutura da diversidade das diferentes guildas na Reserva do Morro Grande e na paisagem fragmentada, foi testado o ajuste (*goodness of fit*) da distribuição espécie-abundância de cada unidade amostral (doravante UA) e de ambas paisagens aos modelos log-normal truncada e log-série, conforme o método de Pielou (1975). O modelo log-normal representa distribuições onde espécies de abundância intermediária são mais comuns, enquanto log-série pressupõe que espécies raras ocorrem mais freqüentemente em uma amostra, ou seja, existe dominância

por poucas espécies (Gotelli & Graves, 1996). Para evitar superestimativa das espécies raras e violação de independência entre classes de abundância (“oitavas”), as curvas foram traçadas seguindo o método proposto por Williams (1964), onde as oitavas são construídas em $\log_3$, com limites entre intervalos em $3^{n/2}$ (n = número da oitava). Veja Lobo & Favila (1999) para considerações sobre diferentes métodos de construção de oitavas.

A curva de acúmulo de espécies de cada UA foi traçada utilizando-se o programa EstimateS 6.0, configurado em 100 aleatorizações (Colwell, 2000), para verificar quão representativas foram as amostras de borboletas. A aleatorização remove o efeito da ordem de amostragem, produzindo uma curva média de acúmulo de espécies, com o respectivo desvio-padrão.

Como medida da variação temporal das guildas durante o estudo, foi aplicado um índice de substituição de espécies (Russell *et al.* 1995; Norris, 1999) entre dois períodos consecutivos de amostragem:

$$T_n = \frac{E_n + I_n}{S_y + S_{y+n}},$$

onde E_n é o número de espécies que desaparecem no intervalo n , I_n é o número de aparecimentos observados no mesmo período, S_y representa o número de espécies no primeiro período (y) e S_{y+n} é o número de espécies no segundo período. O índice varia de 0 (nenhuma substituição) a 1 (substituição total de espécies), e foi multiplicado por 100 para que os resultados fossem apresentados em porcentagem. Uma vez que não há nenhum teste estatístico formal para comparação entre índices de substituição, estas foram feitas através da inspeção dos gráficos.

A diversidade α entre diferentes sítios foi comparada através de dois métodos: riqueza de espécies (método da rarefação) e índice de informação de Shannon-Wiener (Magurran, 1988).

As curvas de rarefação foram feitas utilizando-se o programa Analytic Rarefaction 1.3 (Holland, 2001), que executa os cálculos de acordo com Hurlbert (1971):

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

onde $E(S)$ = número esperado de espécies, N = número total de indivíduos amostrado, S = número de espécies amostradas, N_i = número de indivíduos da espécie i na amostra, n = número de indivíduos na sub-amostra. Em outras palavras, $E(S)$ é a riqueza esperada de

espécies em uma sub-amostra de n indivíduos selecionados aleatoriamente a partir de uma amostra contendo N indivíduos e S espécies (Hurlbert, 1971; Heck *et al.* 1975). Quando a rarefação é feita para a comunidade total de uma paisagem, ela fornece um parâmetro para a comparação de seus subconjuntos (Gotelli & Graves, 1996; Hayek & Buzas, 1997; DeVries & Walla, 2001), no caso deste estudo, as UAs. A significância dessas comparações foi avaliada através dos intervalos de confiança de 95%, calculados como $\pm 1,96 * \sqrt{S}$ (Heck *et al.*, 1975).

Como medida adicional de diversidade α , foi utilizado o índice de informação de Shannon-Wiener: $H' = -\sum p_i \ln p_i$, onde p_i é a abundância relativa da i -ésima espécie ($\sum p_i = 1,0$). Juntamente com a riqueza de espécies, o índice de Shannon-Wiener é a medida de diversidade mais usada em estudos de ecologia de comunidades, a despeito da ‘diversidade’ de críticas em relação à sua aplicação (e.g Hurlbert, 1971; May, 1975; Gotelli & Graves, 1996, mas veja Lande, 1996; Hubálek, 2001). Uma das críticas feitas a esse índice é que ele é muito viciado em amostras pequenas (exceto quando $N \gg S/2$) (Lande, 1996). Para avaliar possíveis efeitos do número de amostras e da abundância no desempenho desse índice, foram criadas curvas de diversidade de Shannon para cada UA, aleatorizadas 100 vezes no programa EstimateS 6.0 (Colwell, 2000), antes de se executar os testes de comparação. Uma vez que o comportamento das curvas médias foi similar em todas UAs, atingindo 90% do valor total no máximo em 380 horas, decidiu-se pela utilização do índice. As comparações dos valores de Shannon entre as UAs foram feitas par a par, usando o teste t descrito em Magurran (1988). Os índices foram calculados no programa PAST 0.97 (Hammer *et al.*, 2001, 2002), e incluem o termo de correção apresentado por Poole (1974). Devido à execução de comparações múltiplas, o método seqüencial de Bonferroni (Rice, 1989) foi aplicado para corrigir possíveis erros do tipo I.

A similaridade na composição de espécies entre paisagens foi calculada através de dois índices (Magurran, 1988):

$$1) \text{ índice qualitativo de Sørensen: } C_s = \frac{2j}{(a+b)},$$

onde j é o número de espécies em comum entre dois sítios, a é o número de espécies no sítio A e b é o número de espécies no sítio B;

$$2) \text{ índice quantitativo de Morisita-Horn: } C_{MH} = \frac{2\sum(a_{ni} * b_{ni})}{(da + db) aN * bN},$$

onde aN é o número de indivíduos no sítio A, bN é o número de indivíduos no sítio B, an_i é o número de indivíduos na i -ésima espécie no sítio A, bn_i é o número de indivíduos na i -ésima espécie no sítio B, $da = \sum (an_i^2) / aN^2$ e $db = \sum (bn_i^2) / bN^2$. Ambos índices foram posteriormente multiplicados por 100, para expressar os resultados em porcentagem.

Para verificar de que forma os sítios estavam relacionados segundo a composição de espécies, foi feita uma análise de agrupamento, usando o método de Ward como regra de agregação (Ward, 1963). Também conhecido como método da variância mínima, ele primeiro determina quanta variação existe dentro de cada grupo ('cluster'); em cada passo seguinte da análise, a união de todos os pares de grupos é considerada, e os grupos cuja fusão resultar no menor aumento da variância serão combinados. Desse modo, os grupos resultantes tendem a ser os mais distintos possíveis, uma vez que o critério de agrupamento é apresentar a menor quantidade de variação. Nesse método, a distância do centróide é calculada pelo quadrado da distância euclidiana (Ward, 1963). Como a ordem de entrada dos dados pode afetar o resultado da análise em alguns casos (Kovach, 2000; McGarigal *et al.*, 2000), ela foi aleatorizada para verificar se havia comportamento caótico de agrupamento. A análise foi executada com matriz qualitativa no programa MVSP 3.12a (Kovach, 2000)

A hipótese nula de que os indivíduos estariam distribuídos de modo equitativo nas duas paisagens foi testada através da distribuição binomial, calculada com o software Binomial Test 1.01 (Engels, 2000) para cada espécie que tivesse abundância ≥ 8 e as respectivas subfamílias, com o valor esperado corrigido para o número de UAs. O teste binomial é aplicável a amostras de qualquer tamanho vindas de populações nas quais os fatores (neste caso, as espécies) ocorrem independentemente em apenas duas classes, com frequências relativas complementares p e q (sendo $p + q = 1$) (Sokal & Rohlf, 1995). O método sequencial de Bonferroni (Rice, 1989) foi posteriormente aplicado para corrigir possíveis erros do tipo I.

RESULTADOS

Após 36.000 armadilhas/hora de amostragem, 70 espécies pertencentes a seis subfamílias de Nymphalidae foram capturadas, num total de 1810 indivíduos. Cinquenta e quatro espécies foram capturadas na reserva contínua e 64 nos fragmentos, com 48 espécies em comum entre as duas paisagens (Apêndice 2). A subfamília com maior número de representantes foi Satyrinae (22 espécies; 510 indivíduos), seguida de Biblidinae (19; 875), Charaxinae (14; 228) e Brassolinae (11; 167). A distribuição espécie-abundância das guildas ressalta a grande importância das espécies pouco frequentes em ambas paisagens (Figura 2.1). Borboletas que ocorreram com uma frequência igual ou menor que cinco representaram 61% das espécies na reserva e 52% nos fragmentos.

Hamadryas epinome foi a espécie com maior número de indivíduos em oito das nove UAs. A ordem de abundância a partir da segunda espécie com mais indivíduos foi diferente para todas as UAs, com exceção de *Godartiana muscosa*, segunda mais abundante na UA A da reserva e no fragmento F. Somente *Hamadryas epinome*, *H. fornax*, *Myscelia orsis* (Biblidinae), *Taygetis ipthima*, *Godartiana muscosa* (Satyrinae) e *Dasyophthalma creusa* (Brassolinae) ocorreram em todas as unidades amostrais (Apêndice 2). A proporção de unicatas e duplicatas foi de 38,9% na reserva e 31,3% nos fragmentos. O número de espécies únicas, ou seja, representadas por apenas um indivíduo considerando-se ambas paisagens, foi quatro na reserva e sete nos fragmentos ($G = 0,39$, $p = 0,56$, $n = 11$). Espécies únicas não foram encontradas nas UAs D, E e F. Não houve diferença no número médio de espécies ($t = 1,023$; $p = 0,343$; g.l. = 6,5) e de indivíduos ($t = 1,24$; $p = 0,264$; g.l. = 5,7) entre as paisagens, nem do número de unicatas ($U = 11,5$, $p = 0,711$) e duplicatas ($U = 13,5$, $p = 0,385$). Foi encontrada uma relação positiva significativa entre a área e o número de espécies nos fragmentos ($R^2 = 0,80$, $p = 0,04$, $N = 5$), mas não entre área e número de indivíduos ($R^2 = 0,48$, $p = 0,192$, $N = 5$) (Figura 2.2).

As distribuições espécie-abundância ajustaram-se tanto ao modelo log-normal como ao log-série, para ambas paisagens e para cada unidade amostral separadamente, exceto a área D da reserva, que não ajustou ao modelo log-normal e teve um ajuste fraco ao log-série (Tabela 2.1). A estimativa do número total de espécies segundo o modelo log-normal (S^*) foi de 67 para a reserva e 72 para os fragmentos.

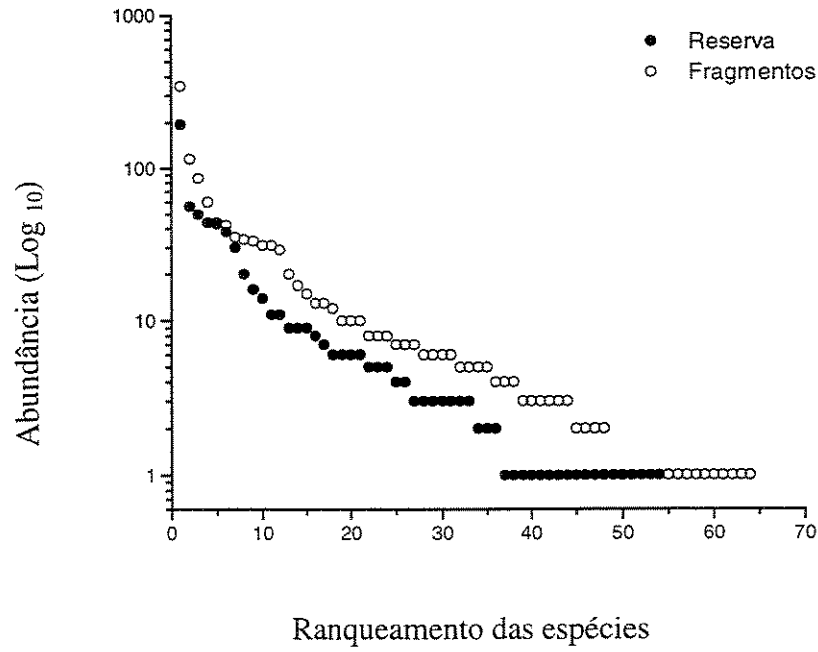


Figura 2.1. Distribuição da abundância das espécies amostradas nas duas paisagens.

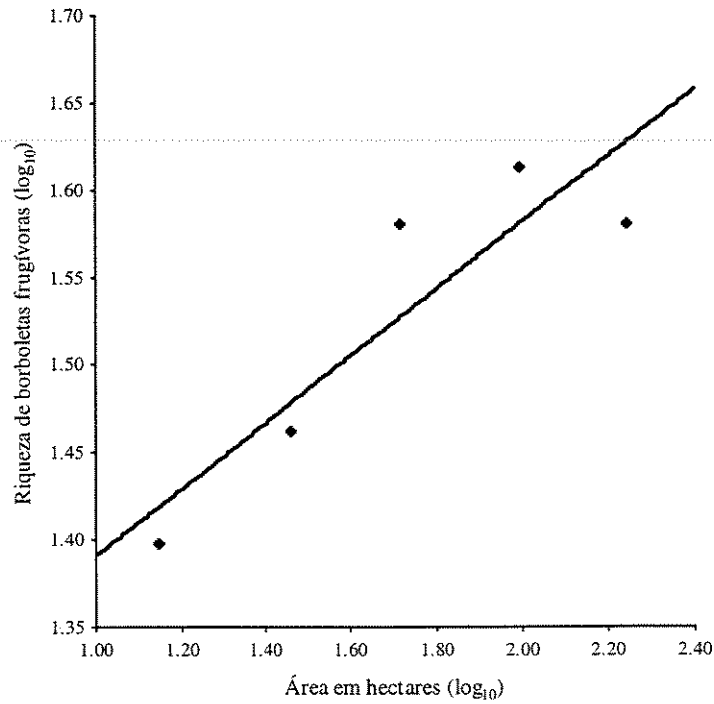


Figura 2.2. Relação entre riqueza de espécies e área dos fragmentos.

Tabela 2.1. Parâmetros dos modelos log-normal e log-série, ajustados à distribuição espécie-abundância nas unidades amostrais da Reserva do Morro Grande (A-D), dos fragmentos (E-I), e agrupadas por paisagem. Valor de p em **negrito** representa distribuição diferente do modelo.

Unidades		log-normal				log-série					
Amostrais	$\bar{X}$	S^2	S^*	χ^2	g.l.	p	x	α	χ^2	g.l.	p
A	0,389	0,253	58,179	2,942	2	0,230	0,948	11,517	7,971	4	0,093
B	0,483	0,187	33,714	0,085	1	0,959	0,939	11,071	0,884	3	0,829
C	0,417	0,199	38,397	2,316	2	0,314	0,941	11,317	3,413	4	0,491
D	0,328	0,195	37,850	6,069	1	0,014	0,905	10,632	7,199	3	0,066
E	0,267	0,119	29,216	3,088	1	0,079	0,854	12,993	3,315	3	0,346
F	0,475	0,268	38,890	0,485	2	0,785	0,959	9,067	1,760	4	0,780
G	0,496	0,261	47,530	2,735	2	0,255	0,963	11,510	4,361	4	0,359
H	0,611	0,255	44,638	0,964	2	0,618	0,967	12,049	0,254	4	0,993
I	0,403	0,210	48,699	1,934	2	0,380	0,939	13,591	2,988	4	0,560
Reserva	0,612	0,340	67,072	3,845	3	0,279	0,979	13,910	5,195	5	0,393
Fragmentos	0,745	0,376	72,456	3,135	3	0,371	0,987	14,622	3,785	5	0,581

Assim como descrito por vários autores trabalhando com borboletas em ambientes tropicais (Brown & Hutchings, 1997), a cada período de amostragem, todas as UAs apresentaram algumas espécies que não haviam sido previamente registradas, enquanto outras que haviam ocorrido anteriormente não eram mais encontradas. A substituição temporal entre períodos consecutivos de amostragem variou de 33,3 a 82,6%, mas em média não diferiu entre as unidades amostrais (Figura 2.3). Os índices apresentaram pequena variação quando agrupados para reserva e fragmentos, e a substituição média ficou em torno de 40%, também não diferindo entre as paisagens (Figura 2.3).

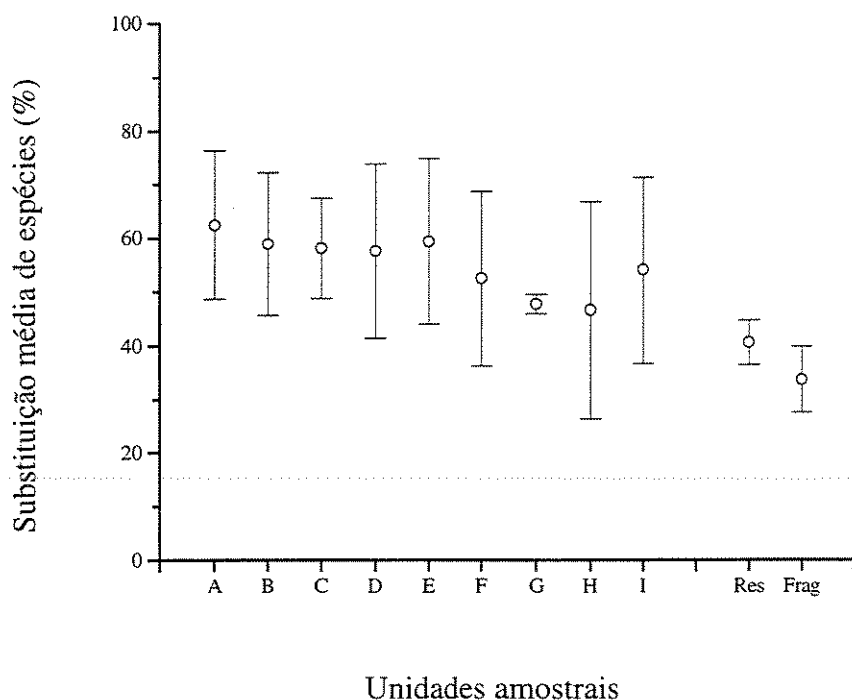


Figura 2.3. Substituição temporal ($\bar{X} \pm DP$) das espécies de borboletas frugívoras nas diferentes unidades amostrais da reserva (A-D) e da paisagem fragmentada (E-I) durante o período de estudo. Res = Reserva do Morro Grande; Frag = fragmentos.

Todas as unidades da reserva apresentaram riqueza de espécies dentro do esperado segundo o intervalo de confiança da curva de rarefação (Figura 2.4, a). No caso da paisagem fragmentada, resultados distintos foram obtidos para as diferentes UAs. Assim como na reserva, os fragmentos **E** e **I** apresentaram riqueza de espécies dentro do esperado, enquanto os fragmentos **F**, **G** e **H** apresentaram menos espécies do que o esperado (Figura 2.4, b). Usando a curva de rarefação da reserva como parâmetro (“controle”), todas as UAs da paisagem fragmentada tiveram riqueza de espécies dentro do esperado, com exceção do fragmento **F** (Figura 2.4, c). Quando as curvas de rarefação de cada paisagem foram comparadas entre si, a riqueza total de espécies não foi significativamente diferente (Figura 2.4, d).

A diversidade de Shannon-Wiener das UAs ficou entre 2,36 e 2,92, e foi diferente apenas entre o fragmento **H** e as demais unidades, embora as UAs **B** e **I** não tenham mantido o α de 0,05 após a correção de Bonferroni (Tabela 2.2). Resultado muito semelhante foi obtido comparando-se os intervalos de confiança de 95%, obtidos por re-amostragem (*bootstrap*) do índice de Shannon-Wiener. As curvas de acúmulo de espécies não atingiram uma assíntota em nenhuma das UAs estudadas, mesmo quando agrupadas por paisagem (Figura 2.5 a, b, c), indicando que as guildas não foram amostradas na sua totalidade.

Foi observada uma grande similaridade na composição de espécies entre paisagens, tanto quando calculada pelo índice quantitativo de Morisita-Horn ($C_{MH} = 90\%$), quanto pela composição específica, através do índice qualitativo de Sørensen ($C_S = 81\%$). Quando as espécies com cinco ou menos indivíduos foram removidas da análise, o índice de Morisita manteve o mesmo valor, enquanto o de Sørensen subiu para 96%. A análise de agrupamento segregou as unidades amostrais da Reserva do Morro Grande e dos fragmentos em dois grupos distintos (Figura 2.6). Dentro do *cluster* da paisagem fragmentada, os fragmentos maiores (**H** e **I**) e menores (**E**, **F** e **G**) formaram grupos separados. A aleatorização da sequência de entrada dos dados não alterou a ordem de ramificação do dendrograma, eliminando a possibilidade de estar ocorrendo um comportamento de agrupamento caótico (Kovach, 2000). Aparentemente, a distância linear entre UAs não influenciou a formação dos grupos de cada paisagem (veja Figura 1.1, capítulo 1).

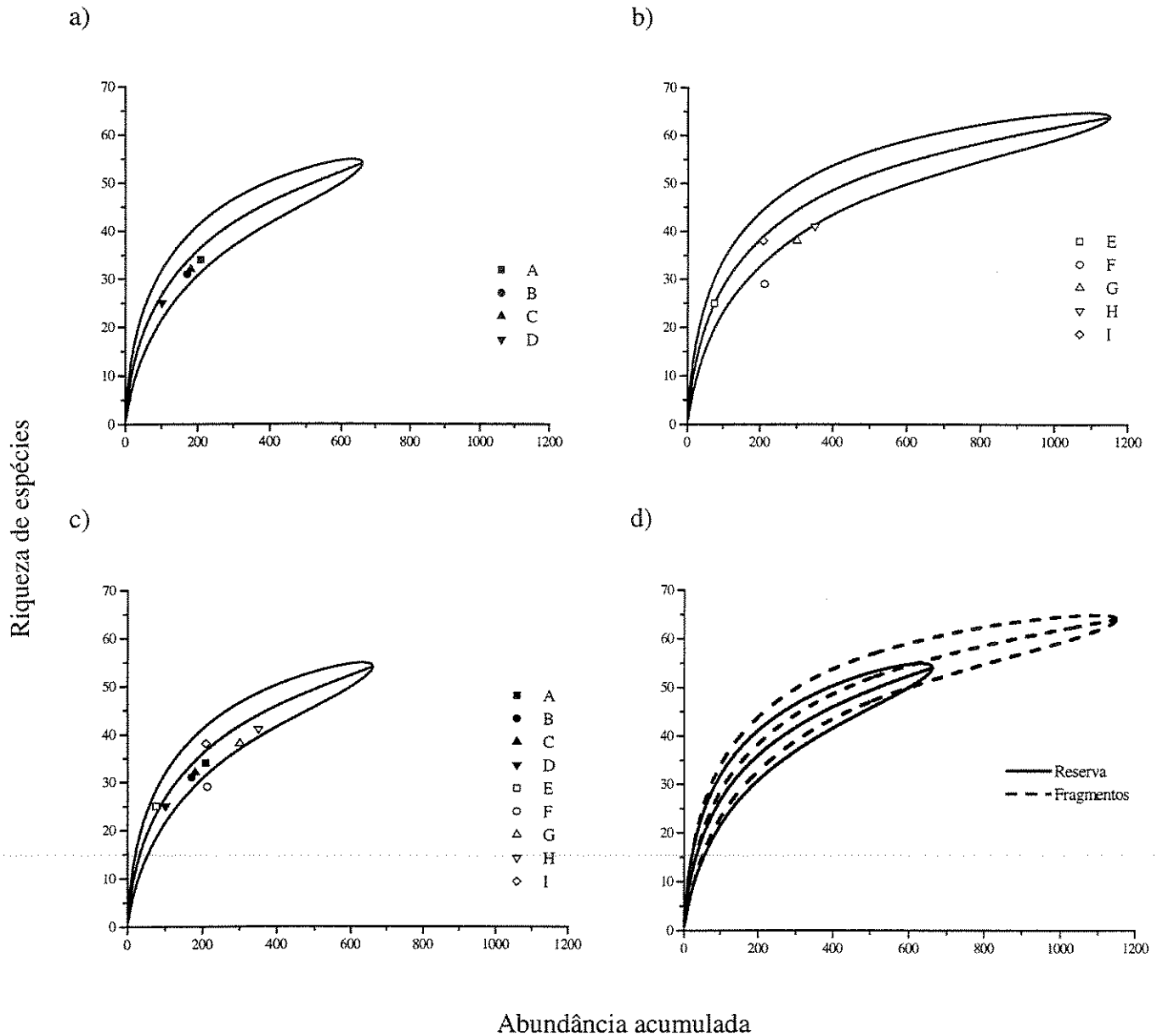


Figura 2.4. Riqueza de espécies observada nas diferentes unidades amostrais, plotada contra a curva de rarefação (linha central) e respectivos intervalos de 95% (linhas laterais). a) Reserva do Morro Grande; b) Paisagem fragmentada; c) Riqueza dos fragmentos plotada contra a curva de rarefação da reserva; d) Curvas de ambas paisagens sobrepostas.

Tabela 2.2. Teste t do índice de Shannon-Wiener para diferentes pares de unidades amostrais da reserva (A-D) e da paisagem fragmentada (E-I). Um número em **negrito** representa valor significativo de p cujo α permaneceu inalterado (0,05) após a correção de Bonferroni (Rice, 1989).

		Valores de p								
		A	B	C	D	E	F	G	H	I
Valores de t	A		0,029	0,882	0,927	0,872	0,738	0,358	< 0,001	0,106
	B	-2,188		0,055	0,060	0,074	0,008	0,157	0,039	0,606
	C	-0,149	1,926		0,961	0,785	0,636	0,477	< 0,001	0,164
	D	0,092	-1,892	0,049		0,822	0,690	0,465	< 0,001	0,167
	E	0,161	-1,800	-0,273	0,226		0,933	0,399	0,001	0,167
	F	0,334	-2,664	-0,474	0,400	0,084		0,181	< 0,001	0,042
	G	-0,920	-1,417	0,712	-0,733	-0,846	-1,341		< 0,001	0,411
	H	-4,417	2,074	3,972	-3,810	-3,284	-5,152	-3,828		0,011
	I	-1,618	0,516	-1,394	-1,386	-1,390	-2,040	-0,823	2,553	

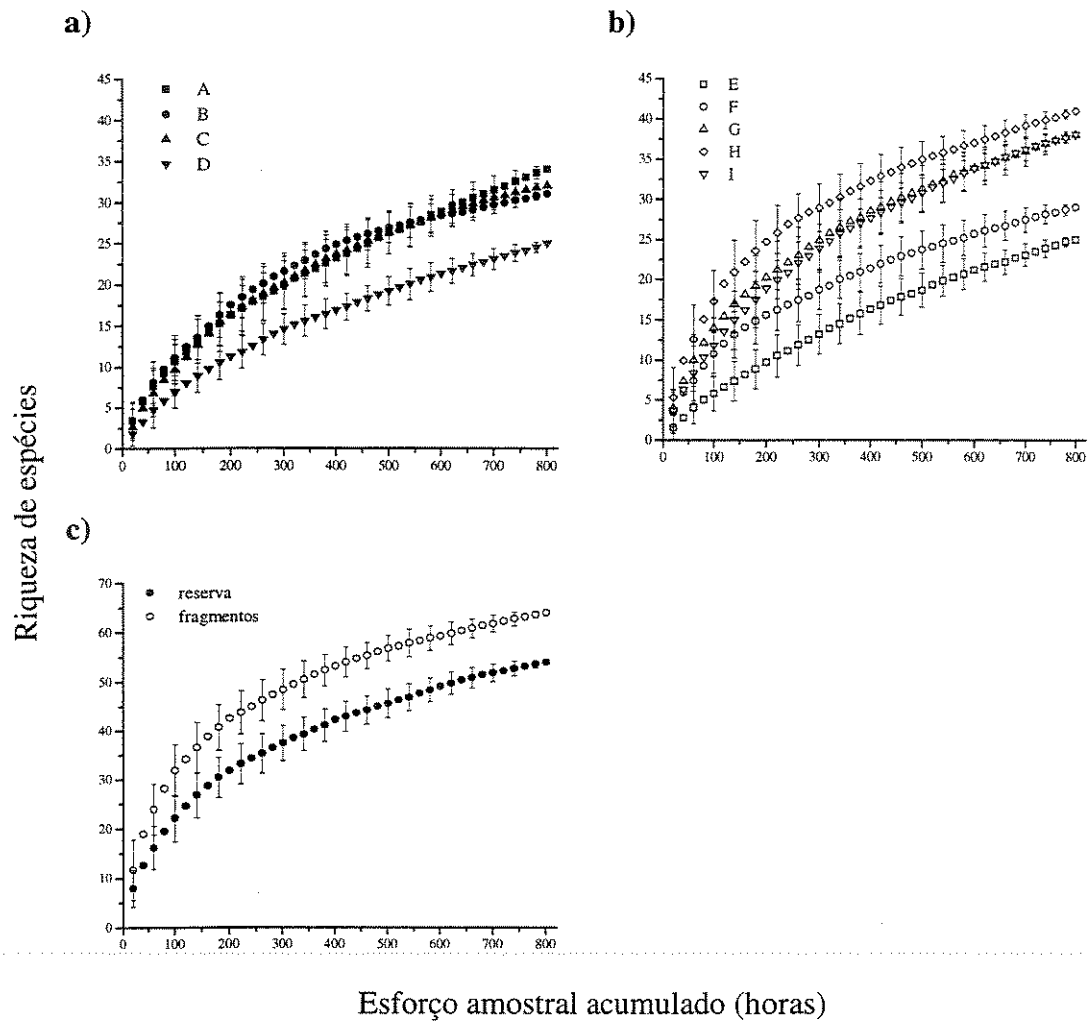


Figura 2.5. Curvas de acúmulo de espécies. a) Reserva do Morro Grande; b) Fragmentos; c) Dados agrupados por paisagem.

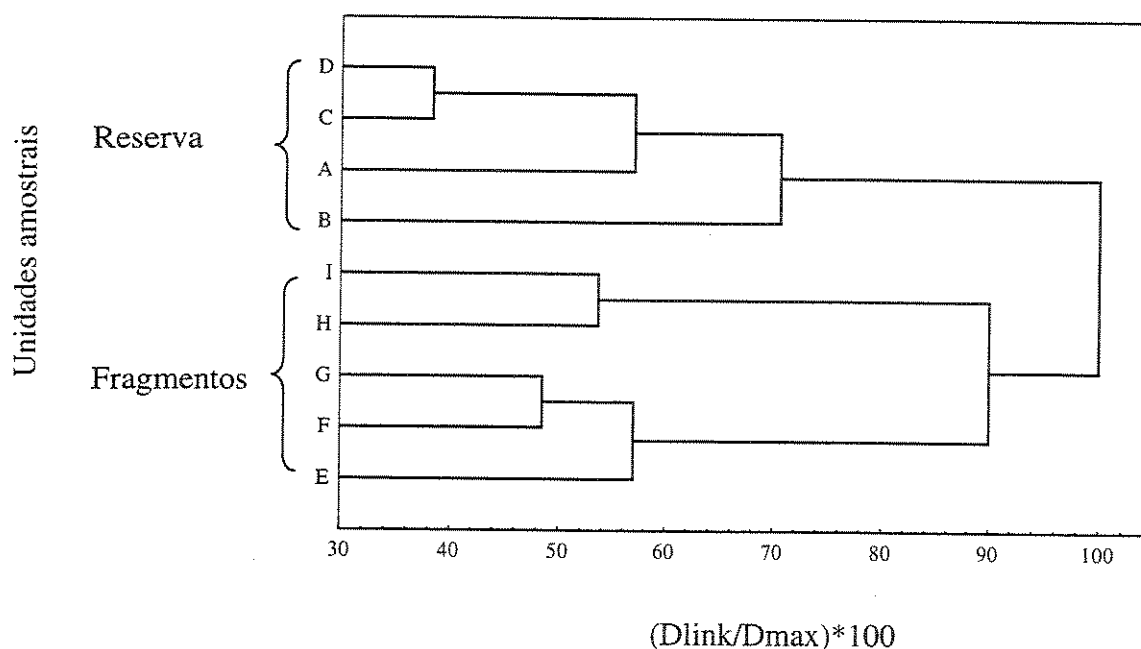


Figura 2.6. Análise de agrupamento da guilda de borboletas frugívoras na área de estudo (método de Ward, quadrado da distância euclidiana). A-D, unidades da Reserva do Morro Grande; E-I, unidades da paisagem fragmentada. Note que a escala inicia em 30.

A hipótese nula de que os indivíduos estariam distribuídos homogeneamente entre as duas paisagens foi aceita em 21 das 35 espécies com abundância ≥ 8 . Das restantes, quatro espécies apresentaram maior número de indivíduos na reserva e 10 nos fragmentos (Tabela 2.3 A). Nenhuma espécie de Brassolinae teve maior abundância na paisagem fragmentada, e nenhuma espécie de Biblidinae ou Charaxinae teve maior abundância na reserva. Entre Satyrinae, duas espécies foram mais abundantes na reserva, quatro nos fragmentos e seis foram indiferentes (Tabela 2.3 A). Confirmando essa tendência, apenas a subfamília Satyrinae apresentou homogeneidade de distribuição entre paisagens (Tabela 2.3 B). As 14 espécies que apresentaram alguma tendência na distribuição representaram 70% do total de indivíduos, dos quais 23,6% na reserva e 46,4% nos fragmentos.

Tabela 2.3. Repartição das borboletas frugívoras (Nymphalidae) na Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada. A) Espécies de abundância ≥ 8 ; B) Subfamílias. A repartição da abundância de cada espécie foi testada contra a hipótese nula de distribuição homogênea entre as paisagens. BRA = Brassolinae, MOR = Morphinae, SAT = Satyrinae, CHA = Charaxinae, BIB = Biblidinae. Um número em **negrito** representa valor significativo de p cujo α permaneceu inalterado (0,05) após a correção de Bonferroni (Rice, 1989).

A)	Subfamília	Reserva	Fragmentos	p
<i>Caligo arisbe</i>	BRA	6	3	0,111
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	50	31	< 0,001
<i>Eryphanis reevesi</i>	BRA	20	5	< 0,001
<i>Opoptera syme</i>	BRA	11	13	0,160
<i>Opsiphanes invirae</i>	BRA	9	1	0,004
<i>Morpho catenarius</i>	MOR	5	10	0,146
<i>Archeuptychia cluena</i>	SAT	14	8	0,034
<i>Carminda paeon</i>	SAT	1	35	< 0,001
<i>Eteona tisiphone</i>	SAT	2	6	0,163
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	8	44	< 0,001
<i>Forsterinaria quantius</i>	SAT	38	10	< 0,001
<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	44	60	0,072
<i>Hermeuptychia hermes</i>	SAT	1	7	0,058
<i>Moneuptychia soter</i>	SAT	1	10	0,014
<i>Splendeuptychia doxes</i>	SAT	3	20	0,001
<i>Taygetis acuta</i>	SAT	9	1	0,004
<i>Taygetis ipthima</i>	SAT	56	13	< 0,001
<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	5	86	< 0,001
<i>Archaeoprepona amphinachus</i>	CHA	16	6	0,005
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	CHA	3	15	0,011
<i>Archaeoprepona demophon</i>	CHA	6	8	0,210
<i>Hypna clytemnestra</i>	CHA	9	17	0,097
<i>Memphis appias</i>	CHA	1	31	< 0,001

Tabela 2.3. (continuação)

<i>Memphis arginussa</i>	CHA	3	7	0,172
<i>Memphis otrere</i>	CHA	5	29	< 0,001
<i>Memphis ryphea</i>	CHA	1	42	< 0,001
<i>Zaretis itys</i>	CHA	11	6	0,049
<i>Catonephele numilia</i>	BIB	6	7	0,216
<i>Ectima thecla</i>	BIB	2	33	< 0,001
<i>Epiphile oreia</i>	BIB	4	8	0,175
<i>Hamadryas amphinome</i>	BIB	3	12	0,035
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	194	346	< 0,001
<i>Hamadryas februa</i>	BIB	3	5	0,260
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	30	34	0,922
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	43	115	< 0,001

B)	Reserva	Fragmentos	p
Brassolinae	105	62	< 0,001
Morphinae	6	15	0,062
Satyrinae	201	309	0,002
Charaxinae	56	172	< 0,001
Biblidinae	292	583	< 0,001
Coloburini	1	8	0,036

DISCUSSÃO

A riqueza de espécies de borboletas frugívoras encontrada no estudo pode ser considerada alta para a região do Planalto Atlântico, uma vez que a amostragem usada limitou a captura às espécies de borboletas de habitats florestais, sub-amostrando espécies de borda, campo e grandes clareiras, que poderiam acrescentar pelo menos 15 espécies ao total encontrado. Apesar das curvas de acúmulo de espécies não terem atingido uma assíntota, demonstrando que as guildas não foram amostradas na sua totalidade, a frequência com que essas espécies de habitat aberto ocorreram, e a proporção de espécies naturalmente raras encontradas, levam a crer que não seria esperado um acréscimo expressivo à riqueza total em curto prazo. Corroborando esse resultado, Gomes-Filho (2003), trabalhando em um fragmento de mata semidecídua do interior de São Paulo, encontrou pouca influência da estação do ano na estimativa da riqueza de espécies de borboletas frugívoras, afirmando que com intensidades de amostragem relativamente altas essas guildas podem ser satisfatoriamente amostradas em menos de um ano. No entanto, uma vez que a dinâmica climática de ambos sistemas é diferente, apenas um estudo de longo prazo na região do Planalto Paulista poderia elucidar essa questão.

Apesar da distribuição espécie-abundância ser considerada a descrição matemática mais completa para dados de uma comunidade (Magurran, 1988), em geral é praticamente impossível ajustar um único modelo para uma amostra (Hayek & Buzas, 1997). De acordo com Hayek & Buzas (1997), mesmo pequenas amostras advindas de uma distribuição sabidamente normal, frequentemente não se ajustam ao modelo. Segundo Magurran (1988), muitas distribuições de frequência de comunidades biológicas podem se ajustar tanto à distribuição log-normal quanto a log-série. Entretanto, ainda que valores de significância ('p') sejam apresentados para os dois modelos, eles não devem ser comparados entre si, uma vez que o poder do teste não é o mesmo para ambos (Hammer *et al.*, 2001, 2002). Assim, não se pode afirmar, como muitos autores (e.g. Lewis, 2001; DeVries & Walla, 2001; Rogo & Odulaja, 2001), que a distribuição espécie-abundância "ajustou melhor" a um modelo que a outro com base na probabilidade obtida. O fato da maioria dos dados deste trabalho terem se ajustado a ambas distribuições pode representar apenas um artefato matemático, uma vez que amostras pequenas de uma distribuição log-normal costumam ser indistinguíveis do modelo log-série (Tokeshi, 1993; Gotelli &

Graves, 1996). Alternativamente, as UAs estudadas (com exceção da UA **D**) podem possuir uma estrutura de diversidade intermediária entre os dois modelos, admitindo-se que o modelo log-normal tenda a refletir comunidades mais complexas que o log-série (Magurran, 1988; Gotelli & Graves, 1996, mas veja Nummelin, 1998; Watt, 1998). De qualquer forma, se os modelos espécie-abundância realmente forem “poderosos indicadores de perturbação em florestas tropicais” (Hill & Hamer, 1998), os resultados obtidos neste estudo indicam que a paisagem fragmentada não representa uma perturbação para as guildas de borboletas frugívoras.

Mesmo com os altos valores alcançados pelos índices de substituição temporal (Figura 2.3), a taxa média manteve-se constante para todas as UAs, indicando que a influência da fenologia das diferentes espécies de borboleta foi a mesma entre as áreas, independente da paisagem, e provavelmente exerceu pouca influência na amostragem. Essa variação na substituição temporal enfatiza a importância de se conduzir amostragens da guilda de borboletas frugívoras o mais intensivamente possível, principalmente quando estas forem realizadas por um período curto.

No levantamento da fauna total de borboletas que é realizado na Reserva do Morro Grande desde o ano de 2000, 76 espécies passíveis de ser capturadas pelo mesmo método foram inventariadas, das quais 31 não foram amostradas neste estudo (Brown, Freitas & Uehara-Prado, dados não publicados). Como nove das 54 espécies capturadas pelas armadilhas durante o estudo não constam no inventário, a fauna total de borboletas frugívoras para a reserva atualmente é de 85 espécies. Esse número, consideravelmente maior que a estimativa dada pelo modelo log-normal (67 espécies), deve-se principalmente a espécies raras ou de áreas abertas (Brown, Freitas & Uehara-Prado, dados não publicados). Há que se ressaltar no entanto que, segundo DeVries & Walla (2001), amostragens de borboletas feitas apenas no sub-bosque, como no presente estudo, produzem estimativas pobres da riqueza total da comunidade. Amostrando borboletas frugívoras no sub-bosque e dossel de matas do Equador, esses autores encontraram diferenças significativas na estratificação vertical em várias espécies. Estudos específicos sobre estratificação em borboletas de Mata Atlântica são inexistentes, e poderiam confirmar se o padrão descrito por DeVries & Walla (2001) se repete em matas de menor porte.

O fato de todas as UAs da Reserva do Morro Grande terem apresentado riqueza de espécies dentro do esperado pela curva de rarefação comprova que essas guildas fazem parte de um mesmo conjunto amostral, ou seja, que são subconjuntos naturais da

comunidade total da paisagem contínua. Isso oferece consistência ao uso da reserva como área controle para efeitos de fragmentação. No caso dos fragmentos, parte das UAs apresentou o número esperado de espécies e parte não, refletindo a grande heterogeneidade apresentada pelos ambientes dessa paisagem. Ao se plotar a riqueza observada dos fragmentos contra a curva de rarefação da reserva, a maioria das UAs (UA F como exceção) ficou dentro do intervalo de confiança de 95%, indicando que a riqueza de espécies dessas guildas não foi afetada pela fragmentação. A semelhança da diversidade de Shannon-Wiener entre as UAs reforça a tendência observada pelas análises anteriores, da ausência de um efeito generalizado de fragmentação sobre a guilda de borboletas frugívoras.

Até este ponto, e na escala considerada, o presente estudo apóia a existência de uma certa “resistência e tenacidade” das populações de borboletas da Mata Atlântica frente à modificação dos seus habitats. Essa “resistência” é creditada por Brown (1991) à evolução destes insetos em ambientes naturalmente heterogêneos. Similarmente, Lewis (2001), estudando o efeito de corte seletivo da floresta sobre borboletas frugívoras em Belize, na América Central, encontrou grande similaridade na composição de espécies de borboletas entre floresta intacta e seletivamente cortada, atribuindo esse padrão à alta frequência de perturbação natural por furacões e fogo nesta área. Assim, segundo Brown (1991) e Lewis (2001), uma vez que estas populações de borboletas estariam adaptadas a ambientes naturalmente heterogêneos ou perturbados, elas tenderiam a ser menos afetadas pelos efeitos de perturbação antrópica do que populações de outros sistemas. No entanto, apesar de todos os resultados referentes à diversidade das borboletas indicarem que a reserva do Morro Grande e os fragmentos são semelhantes, a simples manutenção do número original de espécies não significa necessariamente que essas guildas sejam imunes aos efeitos de fragmentação (DeSouza *et al.*, 2001). De fato, a despeito da similaridade na composição de espécies entre paisagens ter sido qualitativa e quantitativamente alta, sugerindo um amplo compartilhamento da fauna entre as paisagens, a análise de agrupamento segregou as unidades amostrais da Reserva do Morro Grande e dos fragmentos em grupos claramente distintos, indicando efeito de fragmentação florestal sobre a composição da guilda de borboletas frugívoras. O aumento substancial da similaridade de Sørensen entre as paisagens após a remoção das espécies com cinco ou menos indivíduos mostra que o efeito na composição específica é devido às borboletas raras. Trabalhando em fragmentos florestais de 3,6 a 2115 ha na Espanha central, Baz & Garcia-Boyer (1995) encontraram

uma concentração de espécies raras em fragmentos pequenos, e sugeriram que isso pode ter ocorrido devido a “mudanças de habitat às quais as borboletas são particularmente sensíveis”. Shahabuddin & Terborgh (1999), amostrando borboletas frugívoras em ilhas de floresta de 0.10 a 1.15 hectares no Lago Guri, Venezuela, encontraram “efeitos adversos” da fragmentação florestal, e esses efeitos foram refletidos também na composição específica. Esses autores afirmam que respostas específicas, relacionadas à capacidade de dispersão, comportamento e distribuição da planta hospedeira de cada espécie, podem ser responsáveis pelas respostas diferenciais aos efeitos de fragmentação.

A idéia de que os efeitos de fragmentação sejam refletidos pelas borboletas raras em cada paisagem é reforçada quando a distribuição da abundância de cada espécie é analisada individualmente. Espécies abundantes nos fragmentos, como *Memphis* spp. (Charaxinae), *Ectima thecla* (Biblidinae) e *Ypthimoides castrensis* (Satyrinae) foram praticamente ausentes na reserva, enquanto espécies comuns na reserva, como *Dasyophthalma creusa* (Brassolinae) foram pouco abundantes nos fragmentos. Esse padrão é consistente para subfamílias, uma vez que nenhuma das espécies de Brassolinae analisadas teve maior abundância na paisagem fragmentada, e nenhuma das espécies de Biblidinae ou Charaxinae apresentou maior abundância na reserva (Tabela 2.3).

Segundo Gotelli & Colwell (2001), diferenças no número de indivíduos por si só podem refletir padrões de disponibilidade de recursos ou condições de crescimento biologicamente significativos. No entanto, padrões de respostas a mudanças em ambientes naturais exibidas por diferentes espécies da mesma guilda podem não ser iguais, mesmo entre grupos proximamente relacionados (Lindenmayer *et al.* 2002). Isso fica evidente em Satyrinae, cujas distribuições de abundâncias não foram consistentes nas duas paisagens, e mais particularmente para as duas espécies do gênero *Forsterinaria*, uma mais abundante na reserva (*F. quantius*) e outra nos fragmentos (*F. necys*) (Tabela 2.6). A maior abundância de *F. necys* nos fragmentos provavelmente reflete o fato dessa espécie alimentar-se de bambu e capim (muito abundante em paisagens perturbadas) durante o estágio larval, enquanto lagartas de *F. quantius* alimentam-se apenas de bambu (Brown, 1992). Esse resultado indica que estudos que agrupam dados de abundância de espécies do mesmo gênero (e.g. Hill *et al.*, 1995) podem estar distorcendo os resultados obtidos. No caso de *Forsterinaria* spp., se as espécies fossem agrupadas para análise, não haveria diferença significativa de abundância entre paisagens ($p = 0,076$).

DeVries *et al.* (1997), estudando borboletas frugívoras em uma floresta equatoriana,

encontraram maior abundância na borda da floresta, com grande dominância de uma única espécie, *Cissia penelope* (Satyrinae). Em estudo subsequente conduzido em outra floresta, DeVries *et al.* (1999) obtiveram menor abundância de borboletas frugívoras na borda da floresta com um lago, e atribuíram a diferença entre os estudos aos diferentes tipos de borda, uma natural, outra antrópica. A abundância exacerbada de *C. penelope* na borda antrópica é, segundo esses autores, um “caso espetacular de liberação competitiva”. Traçando um paralelo com o presente estudo, é possível que a abundância muito maior de algumas espécies na paisagem fragmentada em relação à Reserva do Morro Grande (e.g. *Memphis* spp.), mesmo sendo amostradas no mesmo tipo de ambiente, deva-se a uma compensação de densidade (*sensu* McArthur *et al.*, 1972) dessas espécies em fragmentos. Assim, embora boa parte das borboletas do presente estudo tenha respondido como se as UAs formassem um único ambiente contínuo, a mudança de certas propriedades desses ambientes pela fragmentação pode ter favorecido apenas algumas espécies, que se tornaram dominantes. Uma evidência que corrobora essa hipótese é a relação positiva encontrada entre o tamanho dos fragmentos e a riqueza de espécies, que não foi encontrada para abundância, ou seja, quanto menor o fragmento, menos espécies, mas não menos indivíduos.

Os resultados obtidos permitem concluir que existem efeitos de fragmentação na região de estudo e que, como em outras localidades, esses efeitos são sentidos de modo distinto por diferentes espécies e subfamílias de borboletas frugívoras. Para possibilitar que esse grupo seja empregado como indicador de fragmentação florestal na escala da paisagem estudada, é necessária a identificação dos recursos e condições biologicamente significativos a que se referiram Gotelli & Colwell (2001), para desvendar a sua importância relativa, e correlacioná-los às respostas específicas que resultaram na distribuição dos distintos grupos na reserva e na paisagem fragmentada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Accacio, G.M. (2002). Borboletas frugívoras de fragmentos florestais e sistemas silviculturais da região de Una, BA. Tese de doutorado, Instituto de Biociências. São Paulo: Universidade de São Paulo.

- Baz, A. & A. Garcia-Boyero (1995). The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. **Journal of Biogeography** 22:129-140.
- Bierregaard, Jr., R.O., W.F. Laurance, C. Gascon, J. Benitez-Malvido, P.M. Fearnside, C.R. Fonseca, G. Ganade, J.R. Malcolm, M.B. Martins, S. Mori, M. Oliveira, J. Rankin-de Mérona, A. Scariot, W. Spironello & B. Williamson. (2001). Principles of Forest Fragmentation and Conservation in the Amazon. Pp. 371-385 In: R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds.). **Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest**. New Haven: Yale University Press.
- Brown Jr., K.S. (1991). Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. Pp. 349-404 in Collins, N.M. & J.A. Thomas (eds.). **The conservation of insects and their habitats**. Royal Entomological Society Symposium XV. London: Academic Press.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas. (2000). Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. **Biotropica** 32 (special issue): 934-956.
- Brown Jr., K.S. & R.W. Hutchings (1997). Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian butterflies. Pp 91-110 in Laurance W.F. & Bierregaard Jr, R.O. (eds.) **Tropical forest remnants**. Chicago: University of Chicago Press.
- Colwell, R.K. (2000). EstimateS version 6.0 users guide: statistical estimation of species richness and shared species from samples. <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Daily, G.C. & P.R. Ehrlich (1995). Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. **Biodiversity and Conservation** 4: 35-55.
- Davies, K. F., C. Gascon & C.R. Margules (2001). Habitat fragmentation. Pp. 81-97 in Soulé, M.E. & G.H. Orians (eds.). **Conservation biology. Research priorities for the next decade**. Island Press, Washington DC.
- Debinski, D.M. & R.D. Holt (2000). Habitat fragmentation experiments: a global survey and overview. **Conservation Biology** 14: 342-355.
- DeSouza, O.G., J.H. Schoereder. V. Brown & R.O Bierregaard (2001). A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. Pp. 13-21 in Bierregaard, R.O, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds.). **Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest**. New Haven & London: Yale University Press.

- 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: 343-364.
- DeVries, P.J., T.R. Walla & H.F. Greeney (1999). Species diversity in spatial and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community from two Ecuadorian rainforest. **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.
- Didham, R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork & A.J. Davis (1996). Insect in fragmented forests: a functional approach. **Trends in Ecology and Evolution** 11: 255-260.
- Engels, W.R. (2000). Binomial test: a multi-purpose binomial distribution test program v. 1.01. In: Categorical statistics package. <http://engels.genetics.wisc.edu/pstat>
- Gomes-Filho, A. (2003). A comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, com ênfase na flutuação populacional de *Anaea ryphea* (Cramer) e sua relação com as plantas hospedeiras. Tese de doutorado, Instituto de Biologia. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Gotelli N.J. & Colwell RK (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters** 4: 379-391
- Gotelli N.J. & G.R. Graves (1996). **Null models in ecology**. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P. D. Ryan (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica** 4. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan (2002). PAST - PAleontological STatistics, ver. 1.06. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Hayek, L.C. & M.A. Buzas (1997). **Surveying natural populations**. New York: Columbia University Press.
- Heck, K.L., Jr., G. Van Belle & D. Simberloff (1975). Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. **Ecology** 56:1459-1461.
- Hill, J.K. & K.C. Hamer (1998). Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical rainforests. **Journal of Applied Ecology** 35: 458-460.

- Holland S.M. (2001). Analytic Rarefaction, ver 1.3
<http://www.uga.edu/~strata/software/AnRareReadme.html>
- Hubálek, Z. (2001). Measures of species diversity in ecology: an evaluation. **Folia Zoologica** 49: 241 – 260.
- Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. **Ecology** 52: 577-586.
- Kovach, W. L. (2000). MVSP: A multivariate statistical package for Windows, version 3.12a. Kovach Computing Services, Pentraeth, Anglesey.
- Kremen, C. (1992). Assessing indicator species assemblages for natural areas monitoring: guidelines from a study of rain forest butterflies in Madagascar. **Ecological Applications** 2: 203-217.
- Kremen, C., R. Colwell, T. L. Erwin, D. D. Murphy, R. F. Noss & S. Muttulingam (1993). Terrestrial arthropod assemblages: their use as indicators for biological inventory and monitoring programs. **Conservation Biology** 7: 796-808.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13
- Laurance, W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance & E. Sampaio. (2002). Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: A 22-Year Investigation. **Conservation Biology** 16: 605-618.
- Lewis, O.T. (2001). Effects of experimental selective logging on tropical butterflies. **Conservation Biology** 15: 389-400.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R. & Botkin, D.B. (2000). Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. **Conservation Biology** 14: 941-950.
- 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.
- Magurran, A.E. 1988. **Ecological diversity and its measurement**. London: Croom Helm.
- May, R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. Pp 81-120 in Cody, M.L. & J.M Diamond (eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press.
- MacArthur, R.H., J.M. Diamond, & J.R. Karr (1972). Density compensation in island faunas. **Ecology** 53: 330-342.

- McGarigal, K., S. Cushman & S. Stafford (2000). **Multivariate statistics for wildlife and ecology research**. New York: Springer.
- New, T.R. (1995). **Introduction to invertebrate conservation biology**. Oxford: Oxford University Press.
- New, T.R. (1997a). **Butterfly Conservation** 2nd ed. Oxford: Oxford University Press.
- New, T.R. (1997b). Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? **Journal of Insect Conservation** 1: 5-12.
- Norris, K.C. (1999). Quantifying change through time in spider assemblages: sampling methods, indices and sources of error. **Journal of Insect Conservation** 3: 309-325.
- Nummelin, M. (1998). Log-normal distribution of species abundances is not an universal indicator of rainforest disturbance. **Journal of Applied Ecology** 35: 454-457.
- Pielou, E.C. (1975). **Ecological Diversity**. New York : Wiley.
- Poole, R.W. (1974). **An introduction to quantitative ecology**. New York: McGraw-Hill.
- Ramos, F.A. (2000). Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. **Journal of Research on the Lepidoptera** 35: 29-41.
- Rice, W.W. (1989). Analyzing tables of statistical tests. **Evolution** 43: 223-225.
- Rogo, L. & A. Odulaja (2001). Butterfly populations in two forest fragments at the Kenya coast. **African Journal of Ecology** 39: 266-275.
- Russell, G. J., J. R. Diamond, S. L. Pimm & T. M. Reed (1995). A century of turnover: community dynamics at three time scales. **Journal of Animal Ecology** 64:628-641.
- Shahabuddin, G. & J.W. Terborgh (1999). Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. **Journal of Tropical Ecology** 15: 703-722.
- Simberloff, D. & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics** 22: 115-143.
- Singer, M.C. & P.R. Ehrlich (1991). Host specialization of satyrine butterflies, and their responses to habitat fragmentation in Trinidad. **Journal of Research on Lepidoptera** 30 (3-4): 248-256.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. (1995). **Biometry - The principles and practice of statistics in biological research**. 3rd ed. New York : W. H. Freeman.
- Sparrow, H.R., T.D. Sisk, P.R. Ehrlich, D.D. & Murphy (1994). Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. **Conservation Biology** 8: 800-809.

- Terborgh, J. & S. Robinson (1986). Guilds and their utility in ecology. Pp 65-90 in Kikkawa, J. & D.J. Anderson (eds.). **Community ecology. Pattern and process.** Blackwell Scientific Publication.
- Tokeshi, M. (1993). Specie abundance patterns and community structure. **Advances in Ecological Research** 24: 111-185.
- Turner, I.M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology** 33: 200-209.
- Ward, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American Statistical Association** 58: 236-245.
- Watt A.D. (1998). Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the use of species–abundance models and indicator measures in general. **Journal of Applied Ecology** 35: 467–469
- Williams, C.B. (1964). **Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology.** London: Academic Press.

CAPÍTULO 3:
PROPRIEDADES INDICADORAS DA GUILDA DE BORBOLETAS
FRUGÍVORAS EM REMANESCENTES FLORESTAIS DO
PLANALTO ATLÂNTICO PAULISTA

INTRODUÇÃO

Afirmar que uma espécie está adaptada ao seu ambiente é um “*cliché* auto-evidente”, segundo Mayr (1977). De modo geral, qualquer espécie ‘indica’ a existência de um conjunto particular de condições ambientais, às quais se adaptou ao longo do processo evolutivo e que, *a priori*, em seu habitat original seriam próximas às ideais para ela. Perturbações antrópicas impostas a esses sistemas naturais levam à desestruturação do conjunto de ‘condições ideais’ para muitos organismos, que podem responder de diversas maneiras, desde indiferença até eliminação total, ou mesmo favorecimento (Brown, 1991; Meffe & Carrol, 1997).

Abordagens práticas de questões relativas à integridade ecológica da biota ou da paisagem requerem a seleção de espécies ou grupos de espécies como um ‘atalho’, uma representação dos outros membros do sistema, e dos processos ecológicos que os envolvem (Feinsinger, 2001). A bioindicação é basicamente uma sub-disciplina da biologia da conservação, cujo objetivo principal é a aplicação do conhecimento científico para o manejo ecológico, ou seja, a manutenção das relações particulares entre as espécies, suas distribuições e abundâncias (Caughley & Gunn, 1996 *apud* McGeoch, 1998).

McGeoch (1998) divide indicadores biológicos em três categorias: 1) Indicadores ambientais: espécie, ou grupo de espécies, que responde previsivelmente à perturbação ambiental ou a alguma mudança nas condições do ambiente, de forma facilmente observável e quantificável; 2) Indicadores ecológicos: grupo que possui sensibilidade a fatores de estresse ambiental identificados, que demonstra o efeito desses fatores na biota, e cuja resposta é representativa de pelo menos um subconjunto de outros *taxa* presentes no habitat; 3) Indicadores de biodiversidade: uma taxocenose ou um grupo funcional cuja diversidade reflete alguma medida da diversidade de outros *taxa* em um habitat ou conjunto de habitats.

Segundo Dale & Beyeler (2001), embora o propósito da indicação influencie a escolha de indicadores biológicos, freqüentemente um balanço entre custos, factibilidade e aspectos desejáveis do indicador determina a sua escolha. Diversos grupos taxonômicos vêm sendo utilizados para fins de bioindicação em diferentes ambientes, e dentre eles, animais invertebrados de modo geral apresentam considerável destaque na literatura científica. Segundo New (1995), o papel principal dos invertebrados na avaliação da conservação biológica é a indicação dos níveis de perturbação ou mudança de um sistema.

Essa indicação pode se dar pela diminuição da diversidade de espécies especialistas, pelo aumento da abundância dos outros *taxa* ou, de forma mais genérica, alguma mudança na composição faunística a partir de um estado não perturbado (New, 1995).

Insetos são particularmente adequados para o monitoramento de mudanças nas paisagens, devido a sua abundância, riqueza de espécies, ampla ocorrência e importância no funcionamento dos sistemas naturais (Rosenberg *et al.*, 1986). Diferentes grupos de inseto já foram investigados em relação ao seu potencial como indicadores biológicos no inventário e monitoramento da diversidade e integridade de paisagens naturais no Brasil e em outras regiões tropicais, apresentando maior ou menor êxito em demonstrar efeitos de perturbação antrópica (e.g. Clark & Samways, 1996; Andersen, 1997; Didham *et al.*, 1998; New, 1999; Kitching *et al.*, 2000; Andersen *et al.*, 2001; Tonhasca *et al.*, 2002). Dentre eles, a comunidade de borboletas como um todo e alguns de seus componentes mais facilmente amostrados distinguem-se pela utilidade em indicar muitos aspectos da paisagem em modificação (e.g. Brown, 1991, 1997; Pinheiro & Ortiz, 1992; Sparrow *et al.*, 1994; Brown & Freitas, 1999, 2000a; DeVries & Walla, 2001). Entretanto, embora um número grande de *taxa* tenha sido proposto como indicadores biológicos, freqüentemente as condições ou entidades específicas que se supõe que eles indiquem não são mencionadas claramente (Lindenmayer *et al.*, 2000). Assim, os objetivos deste estudo foram: a) Identificar os recursos e condições que explicam a distribuição de borboletas frugívoras (Nymphalidae) em uma paisagem contínua e em fragmentos florestais do Planalto Atlântico Paulista; b) Avaliar e propor diferentes classificações de indicadores ecológicos (*sensu* McGeoch, 1998) para os componentes dessa guilda, em relação aos efeitos de fragmentação florestal.

MÉTODOS

As áreas de estudo e os métodos de amostragem usados foram os mesmos citados no primeiro capítulo. Para as análises de dados, apenas a primeira captura de cada indivíduo foi considerada.

VARIÁVEIS AMBIENTAIS

a) Bióticas

A coleta de dados para a caracterização da estrutura da vegetação de cada “unidade amostral” (UA) foi realizada entre março e abril de 2002 e fevereiro e março de 2003 (maiores detalhes em Alves & Metzger, 2003). Em cada UA, foram estabelecidos de 2 a 4 transectos de 130 x 10 m, dependendo do tamanho do fragmento. Ao longo de cada transecto, 13 parcelas de 5 x 5 m foram estabelecidas para estimar as seguintes variáveis:

- Densidade de árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 5 cm;
- Proporção de árvores com DAP ≥ 5 cm ocupadas por bromélias;
- Proporção de árvores com DAP ≥ 5 cm ocupadas por lianas lenhosas com diâmetro ≥ 2 cm;
- Porcentagem da área da parcela coberta pelo estrato herbáceo até 50 cm de altura, variando de 0-4, sendo 0 = sem cobertura, 1 = 1-25%, 2 = 26-50%, 3 = 41-75% e 4 = 76-100%;
- Grau de dominância do estrato herbáceo por uma espécie, variando de 0-4, sendo 1 = 1-25% da área da parcela; 2 = 26-50%; 3 = 41-75% e 4 = 76-100%;
- Profundidade da serapilheira (em cm);
- Grau de abertura do dossel, estimada com densiômetro esférico (Jennings *et al.*, 1999);
- Riqueza de espécies arbóreas com DAP ≥ 5 cm.
- Número de árvores mortas em pé e tombadas (desenraizadas) com DAP ≥ 10 cm;
- Área ocupada por bambuzais, em metros.

b) Abióticas

Os parâmetros abióticos considerados (Silva, 2003) foram:

- Orientação da vertente em relação ao norte geográfico: Média de orientação da vertente, obtida com uma bússola em cada quadrante da vegetação;
- Declividade média: Relação entre a amplitude e o comprimento de rampa. Média de 100 medidas obtidas no campo utilizando-se um clinômetro apoiado em uma prancheta;
- Altitude média: Obtida por geoprocessamento (software ArcviewTM), posicionando os locais de amostra (a partir das coordenadas geográficas obtidas no campo) na base cartográfica do IGC (escala 1:10000). Os valores de altitude foram definidos pela média de cinco medidas ao longo de cada local.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A avaliação da guilda de borboletas frugívoras como indicadora foi feita através da correlação de Spearman (Sokal & Rohlf, 1995) entre variáveis ambientais e cada uma das seguintes medidas: a) proporção de indivíduos em cada UA para as espécies mais abundantes ($N \geq 30$); b) proporção de espécies das quatro subfamílias mais abundantes nas UAs; c) riqueza de espécies nas UAs. Nessa avaliação foi levada em conta se a distribuição dos indivíduos era preferencial em uma das paisagens ou indiferente (teste binomial - Sokal & Rohlf, 1995).

As variáveis ambientais bióticas e abióticas foram comparadas entre UAs através do teste de Kruskal-Wallis e de Qui-Quadrado, dependendo da natureza dos dados, e entre paisagens através do teste de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1995). Para comparação dos dados de orientação da vertente entre UAs, foi usado o programa de estatística circular Oriana (Kovach, 1994).

A classificação dos sítios segundo as variáveis ambientais foi verificada através de uma análise de agrupamento, usando o método de Ward como regra de agregação (Ward, 1963 – veja capítulo 2). Os dados foram previamente padronizados, de modo que cada variável tivesse média igual a zero e desvio padrão igual a um. Essa transformação é particularmente útil quando as variáveis são medidas em diferentes escalas (Kovach, 2000; McGarigal *et al.*, 2000). Dessa análise foram excluídas: a área (evitando tendências gerais para a reserva), e a orientação de vertentes das UAs (por se tratar de dados não-lineares). Uma análise de correspondência (CA) foi feita apenas com variáveis bióticas que cumpriam pressupostos do teste (normalidade e homocedasticidade; veja McGarigal *et al.*, 2000).

RESULTADOS

VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Exceto pelo tamanho dos fragmentos ($\chi^2 = 229,72$, $p < 0,001$), as variáveis abióticas não apresentaram diferença quando comparadas entre UAs (Tabela 3.1). A orientação das vertentes apresentou distribuição uniforme tanto na reserva (teste de uniformidade de Rayleigh, $p = 0,33$) quanto nos fragmentos ($p = 0,23$), com vertentes médias apontadas aproximadamente para nordeste e noroeste, respectivamente. Entre as variáveis bióticas, somente a riqueza de espécies arbóreas ($\chi^2 = 8,06$, $p = 0,43$) e o número de árvores mortas (Kruskal-Wallis = 8,83, $p = 0,36$) não diferiram entre UAs (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Comparação das variáveis ambientais medidas nas unidades amostrais da Reserva do Morro Grande e nos fragmentos.

A) Variáveis bióticas. B) Variáveis abióticas. Valores em parênteses representam a amplitude dos dados. * = Diferiram significativamente entre unidades amostrais (Kruskal-Wallis e χ^2 , $p < 0,05$)

A)	Reserva						Fragmentos					
	A	B	C	D	E	F	G	H	I			
Densidade arbórea* ¹	3,98 ± 2,20 (0-11)	4,23 ± 2,03 (0-9)	3,02 ± 1,42 (0-6)	2,71 ± 1,63 (0-6)	2,50 ± 1,30 (0-5)	2,90 ± 1,80 (0-9)	3,54 ± 1,91 (0-8)	2,67 ± 1,38 (0-5)	4,58 ± 2,10 (1-12)			
Ocupação por bromélias (%)*	2,29 ± 2,15 (0-9)	2,29 ± 2,15 (0-9)	3,23 ± 1,99 (0-9)	2,21 ± 1,86 (0-8)	0,15 ± 0,46 (0-2)	0,38 ± 0,78 (0-3)	0,29 ± 0,64 (0-3)	0,08 ± 0,33 (0-2)	0,65 ± 1,19 (0-7)			
Ocupação por lianas lenhosas (%)*	0,71 ± 1,13 (0-5)	1,62 ± 1,25 (0-5)	0,87 ± 0,93 (0-3)	1,13 ± 1,21 (0-5)	1,31 ± 0,97 (0-4)	1,38 ± 1,33 (0-6)	2,33 ± 1,63 (0-8)	2,12 ± 1,35 (0-5)	2,69 ± 1,58 (0-8)			
Cobertura herbácea* ¹	1,04 ± 1,12 (0-4)	1,50 ± 1,24 (0-4)	2,08 ± 0,86 (0-3)	0,56 ± 0,75 (0-3)	1,46 ± 1,10 (0-3)	1,51 ± 1,07 (0-3)	1,92 ± 1,03 (0-3)	1,13 ± 1,14 (0-3)	1,63 ± 1,03 (0-3)			
Dominância do estrato herbáceo* ¹	0,44 ± 0,85 (0-3)	0,71 ± 1,05 (0-3)	0,88 ± 1,11 (0-3)	0,31 ± 0,64 (0-3)	0,77 ± 1,14 (0-3)	1,36 ± 1,20 (0-3)	1,35 ± 1,31 (0-3)	0,83 ± 1,20 (0-3)	0,58 ± 0,98 (0-3)			
Profundidade da serrapilheira (cm)*	3,09 ± 0,92 (1,5-5)	3,20 ± 1,00 (1,5-7)	4,27 ± 1,77 (2-11)	7,80 ± 2,79 (3-15)	3,98 ± 1,30 (2,5-8)	3,62 ± 1,01 (1,5-6)	3,78 ± 2,12 (1,5-15)	3,50 ± 1,26 (1,5-9)	2,83 ± 0,94 (1,5-6,5)			
Abertura do dossel (%) *	1,49 ± 1,55 (0-8,06)	0,99 ± 1,04 (0-4,94)	2,79 ± 1,72 (0,52-7,8)	0,59 ± 1,17 (0-7,54)	2,20 ± 4,29 (0-17,2)	1,67 ± 2,46 (0-11,7)	2,29 ± 3,04 (0-14,6)	1,20 ± 1,35 (0-5,46)	1,63 ± 2,35 (0,26-15,6)			
Bambus (m)*	10 ± 11,43 (0-26)	15 ± 16,21 (0-30)	14,5 ± 17,82 (0-40)	3,75 ± 4,75 (0-9)	0 (0-23)	9,67 ± 11,93 (0-23)	0 (0-23)	0 (0-23)	0 (0-23)			

Tabela 3.1. (Continuação)

Árvores mortas	8 ± 4,24 (3-12)	9,75 ± 2,5 (6-11)	6,5 ± 2,38 (3-8)	8,5 ± 2,38 (7-12)	9 ± 2,83 (7-11)	9 ± 4,58 (4-13)	7,75 ± 3,10 (5-12)	11,5 ± 1,29 (10-13)	6 ± 1,41 (4-7)
Riqueza de espécies arbóreas	74	91	98	105	90	103	97	85	88

[†] – Para unidades, veja métodos.

B)	Reserva				Fragmentos					
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	
Área (ha) [†] *	10000	10000	10000	10000	14	28,88	52,17	99,39	175,10	
Altitude (m)	888,5	901,4	918,2	985,1	928,6	942,5	936,7	931,4	947,5	
Declividade (graus)	12,3	11,3	10,6	16,4	10,74	13,9	14,0	14,4	13,2	
Orientação média de vertente (graus)	65,57	264,90	49,08	112,04	196,07	225,29	89,64	262,42	307,88	

[†] – Somente fragmentos.

Tabela 3.2. Comparação das variáveis ambientais entre a paisagem fragmentada e a Reserva do Morro Grande. Valores significativos ($P < 0,05$) estão em **negrito**.

	Soma dos postos		Mann-Whitney U	p
	Reserva	Fragmentos		
Densidade arbórea	45569	46666	22135	0,502
Ocupação por bromélias	60854	31381	6850	< 0,001
Ocupação por lianas lenhosas	35565,5	56669,5	32138,5	< 0,001
Cobertura herbácea	41618,5	50616,5	26085,5	0,012
Dominância do estrato herbáceo	40954,5	51280,5	26749,5	< 0,001
Serrapilheira	50261	41974	17443	< 0,001
Abertura do dossel	44285	47950	23419	0,733
Bambus	350	211	58	0,001
Árvores mortas	265	296	143	0,799
Riqueza de espécies arbóreas	22	23	8	0,624
Altitude	15	30	15	0,221
Declividade	17	28	13	0,462

Quando as variáveis ambientais foram comparadas entre paisagens, a ocupação por bromélias e bambus foi significativamente maior, e a profundidade de serrapilheira maior na reserva, enquanto a ocupação por lianas e a cobertura e dominância do estrato herbáceo foram significativamente maiores nos fragmentos. As demais variáveis bióticas e abióticas não diferiram entre paisagens, inclusive densidade arbórea e abertura de dossel, que haviam diferido entre UAs (Tabela 3.2).

A análise de agrupamento das variáveis ambientais inicialmente segregou as UAs em conjuntos distintos, um com todos os fragmentos, sendo a UA **I** a menos semelhante entre eles, e outro com as unidades **A**, **B** e **C** da reserva. A UA **D**, na parte sul da reserva, foi diferente de todas as outras (Figura 3.1 a). Essa estrutura se modificou quando as variáveis abióticas declividade e altitude foram retiradas, com a UA **I** agrupando-se a **A**, **B** e **C** (Figura 3.1 b).

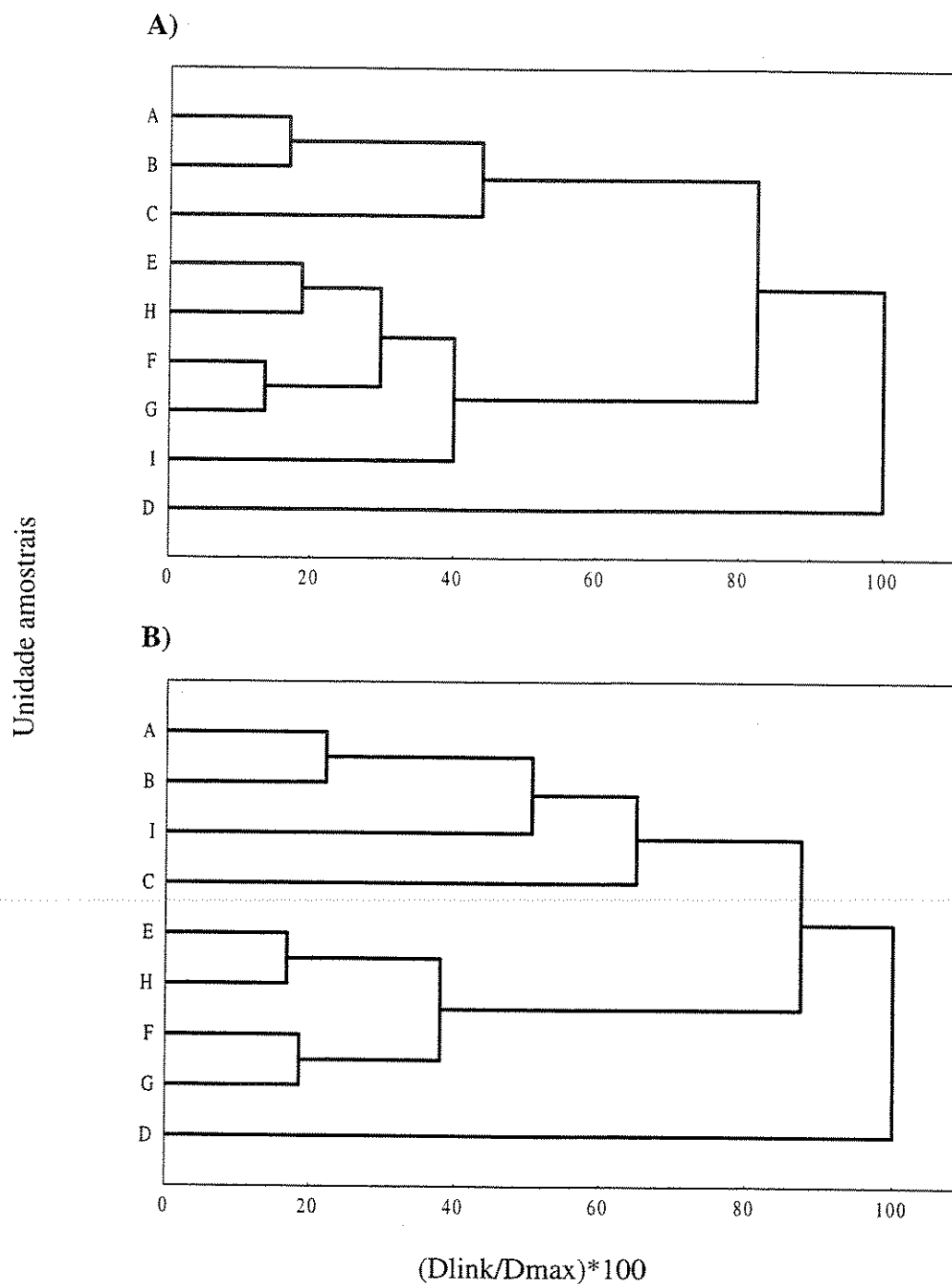


Figura 3.1. Análise de agrupamento das variáveis ambientais na área de estudo (método de Ward, quadrado da distância euclidiana). A-D, unidades da Reserva do Morro Grande; E-I, unidades da paisagem fragmentada. A) Todas variáveis ambientais B) Apenas variáveis bióticas. Veja texto para variáveis

Seis variáveis bióticas foram usadas na análise de correspondência: densidade arbórea, cobertura e dominância herbácea, proporção de árvores ocupadas por lianas lenhosas, abertura do dossel e número de árvores mortas. A paisagem fragmentada e a reserva apresentaram uma fraca tendência de separação ao longo do eixo 2 da CA (Figura 3.2), que foi explicado principalmente por ocupação por lianas (Tabela 3.3). Os dois primeiros eixos explicaram 77,36% da variação da distribuição das UAs no espaço de ordenação (Tabela 3.3).

BORBOLETAS FRUGÍVORAS

Foram amostradas ao todo 70 espécies de borboletas frugívoras nas duas paisagens, sendo 54 na Reserva do Morro Grande e 64 na paisagem fragmentada, num total de 1810 indivíduos. Quatorze espécies tiveram mais de 30 indivíduos, das quais apenas *Godartiana muscosa* (Satyrinae) e *Hamadryas fornax* (Biblidinae) apresentaram homogeneidade de distribuição entre paisagens (Tabela 3.4; veja Tabela 2.3, capítulo 2 para detalhes). As subfamílias com maior número de indivíduos foram Biblidinae (875 indivíduos), Satyrinae (510), Charaxinae (228) e Brassolinae (167). Dentre elas, apenas Satyrinae apresentou distribuição homogênea entre paisagens (Tabela 3.4).

Das 14 espécies incluídas nas correlações com as variáveis ambientais, seis foram Satyrinae, quatro Biblidinae, três Charaxinae e uma Brassolinae (Tabela 3.5). *Forsterinaria necys*, *F. quantius* e *Godartiana muscosa*, todas Satyrinae, e a própria subfamília Satyrinae não apresentaram nenhuma correlação significativa com as variáveis ambientais analisadas. Nenhuma espécie correlacionou-se significativamente com riqueza de árvores, profundidade de serrapilheira, densidade arbórea, número de árvores mortas ou altitude. Nenhuma subfamília apresentou correlação significativa com densidade arbórea, cobertura herbácea, número de árvores mortas, declividade ou altitude (Tabela 3.5).

Alguns componentes taxonômicos das borboletas frugívoras responderam negativamente à fragmentação, apresentando correlações negativas com variáveis ambientais favorecidas pela fragmentação e/ou positivas com variáveis avessas à fragmentação. Foi o caso de *Dasyophthalma creusa* e da subfamília Brassolinae como um todo, além de *Taygetis ipthima* (Satyrinae) e *Hamadryas fornax* (Biblidinae) (Tabela 3.5).

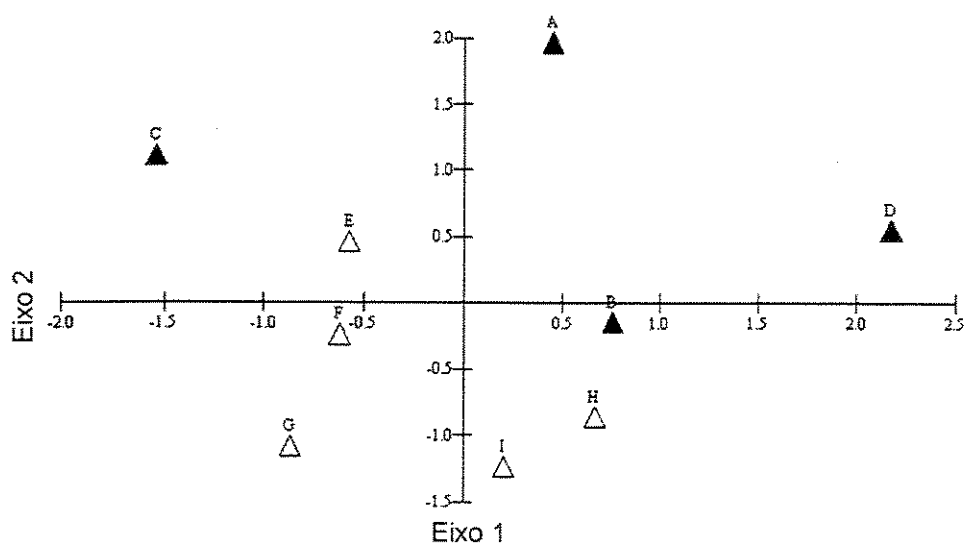


Figura 3.2. Análise de correspondência das variáveis bióticas. A-D, unidades da Reserva do Morro Grande; E-I, unidades da paisagem fragmentada. Veja tabela 3.3 para variáveis.

Tabela 3.3. Valores das variáveis bióticas na análise de correspondência. Números em **negrito** representam as variáveis com maior contribuição em cada eixo.

	<u>Eixos da análise de correspondência</u>	
	Eixo 1	Eixo 2
Densidade arbórea	0,079	0,043
Ocupação por lianas	0,074	-0,203
Cobertura herbácea	-0,136	-0,007
Dominância herbácea	-0,179	-0,088
Abertura do dossel	-0,200	0,067
Número de árvores mortas	0,101	0,052
Porcentagem de contribuição do eixo	51,359	25,997
Porcentagem acumulada	51,359	77,356

Inversamente, outros componentes taxonômicos responderam positivamente à fragmentação. Foi o caso de *Carminda paeon*, *Ypthimoides castrensis* (Satyrinae), *Ectima thecla*, *Myscelia orsis* (Biblidinae), todas as espécies de *Memphis* (Charaxinae), e as subfamílias Biblidinae e Charaxinae (Tabela 3.5). Por fim, alguns dos componentes taxonômicos correlacionaram-se com variáveis ambientais que não diferiram significativamente entre UAs ou paisagens. Foi o caso de *Hamadryas epinome* com abertura do dossel ($r_s = 0,85$) e com declividade ($r_s = -0,67$), a subfamília Charaxinae com riqueza de espécies arbóreas ($r_s = -0,69$), Biblidinae com abertura do dossel ($r_s = 0,77$) e riqueza de espécies de borboletas frugívoras com a riqueza de espécies arbóreas ($r_s = 0,69$) (Tabela 3.5).

Tabela 3.4. Distribuição de indivíduos das borboletas fugívoras entre as paisagens estudadas. A) Espécies com mais de 30 indivíduos; B) Subfamílias. Uma distribuição foi considerada preferencial quando rejeitada a hipótese nula de homogeneidade de distribuição, através do teste Binomial ($\alpha = 0,05$, com correção sequencial de Bonferroni)

A)	subfamília	Abundância		P
		Reserva	Fragmentos	
<i>Dasyophthalma creusa</i>	Brassolinae	50	31	< 0,001
<i>Carminda paeon</i>	Satyrinae	1	35	< 0,001
<i>Forsterinaria necys</i>	Satyrinae	8	44	< 0,001
<i>Forsterinaria quantius</i>	Satyrinae	38	10	< 0,001
<i>Godartiana muscosa</i>	Satyrinae	44	60	0,072
<i>Taygetis ipthima</i>	Satyrinae	56	13	< 0,001
<i>Ypthimoides castrensis</i>	Satyrinae	5	86	< 0,001
<i>Memphis appias</i>	Charaxinae	1	31	< 0,001
<i>Memphis otrere</i>	Charaxinae	5	29	< 0,001
<i>Memphis ryphea</i>	Charaxinae	1	42	< 0,001
<i>Ectima thecla</i>	Biblidinae	2	33	< 0,001
<i>Hamadryas epinome</i>	Biblidinae	194	346	< 0,001
<i>Hamadryas fornax</i>	Biblidinae	30	34	0,922
<i>Myscelia orsis</i>	Biblidinae	43	115	< 0,001

B)	Abundância		P
	Reserva	Fragmentos	
Brassolinae	105	62	< 0,001
Morphinae	6	15	0,062
Satyrinae	201	309	0,002
Charaxinae	56	172	< 0,001
Biblidinae	292	583	< 0,001
Coloburini	1	8	0,036

Tabela 3.5. Correlação de Spearman entre variáveis ambientais e borboletas frugívoras. (A) proporção de indivíduos de cada espécie nas guildas locais; (B) proporção de espécies nas subfamílias mais abundantes e riqueza de espécies nas unidades amostrais. Correlações significativas ($p < 0,05$) em **negrito**. Res = Reserva do Morro Grande; Frag = Paisagem fragmentada; Indif = Indiferente.

A) ¹	Espécies	bromélias ²	bambus ²	lianas ³	cobertura herbácea ³	dominância herbácea ³	abertura do dossel ⁴	declividade ⁴
Res	<i>Dasyophthalma creusa</i>	0,08	-0,06	-0,58	-0,73	-0,75	-0,40	0,07
	<i>Forsterinaria quantius</i>	0,47	0,51	-0,14	-0,22	-0,34	-0,54	-0,05
	<i>Taygetis ipthima</i>	0,80	0,64	-0,63	-0,10	-0,35	-0,12	-0,20
Frag	<i>Carninda paeon</i>	-0,61	-0,54	0,76	0,15	0,25	-0,03	0,15
	<i>Forsterinaria necys</i>	-0,33	-0,21	0,52	0,19	0,21	-0,01	-0,24
	<i>Ypthimoides castrensis</i>	-0,70	-0,77	0,63	0,10	0,18	0,12	0,48
	<i>Ectima thecla</i>	-0,64	-0,55	0,67	0,53	0,73	0,53	0,08
	<i>Hamadryas epinome</i>	0,00	0,07	-0,41	0,45	0,38	0,85	-0,67
	<i>Myscelia orsis</i>	-0,43	-0,24	0,27	0,52	0,82	0,60	0,15
	<i>Memphis appias</i>	-0,92	-0,83	0,53	0,00	0,27	0,22	0,29
	<i>Memphis otrere</i>	-0,33	-0,26	0,31	0,52	0,69	0,52	0,23
Indif.	<i>Memphis ryphea</i>	-0,90	-0,85	0,68	0,12	0,36	0,22	0,37
	<i>Godartiana muscosa</i>	0,23	0,46	-0,30	-0,27	-0,08	-0,25	0,07
	<i>Hamadryas fornax</i>	0,77	0,50	-0,25	0,18	-0,20	-0,12	-0,03

¹ – Não houve nenhuma correlação significativa com riqueza de árvores, profundidade de serrapilheira, densidade arbórea, número de árvores mortas e altitude. ² – Variáveis com maiores valores na reserva; ³ – Variáveis com maiores valores na paisagem fragmentada;

⁴ – Variáveis que não diferiram entre paisagens

B) ¹		bromélias ²		bambus ²		serrapilheira ³		lianas ³		dominância herbácea ³		abertura do dossel ⁴		riqueza de espécies arbóreas ⁴	
Distribuição preferencial na paisagem	Res	Brassolinae	0,70	0,67		0,33	-0,78	-0,55	-0,33	0,32					
	Fra	Charaxinae	-0,37	-0,26		-0,79	0,36	0,04	0,08	-0,69					
		Biblidinae	-0,18	-0,17		0,62	-0,08	0,78	0,77	0,50					
Indif	Satyrinae		0,09	-0,07		0,25	-0,03	-0,52	-0,47	0,14					
	Riqueza de espécies		-0,24	-0,08		0,59	0,03	0,55	0,27	0,69					

¹ – não houve nenhuma correlação significativa com densidade arbórea, cobertura herbácea, número de árvores mortas, declividade e altitude. ² – Variáveis com maiores valores na reserva; ³ – Variáveis com maiores valores na paisagem fragmentada; ⁴ – Variáveis que não diferiram entre paisagens

Baseado nas relações encontradas, as borboletas frugívoras deste estudo podem ser classificadas da seguinte maneira:

Informadoras de paisagem e variáveis ambientais

A) Sensíveis à fragmentação florestal:

- Apresentaram distribuição preferencial na reserva e correlacionaram-se com variáveis que responderam negativamente à fragmentação (*D. creusa*, *T. ipthima* e a subfamília Brassolinae);

B) Favorecidas pela fragmentação:

- Apresentaram distribuição preferencial na paisagem fragmentada e correlacionaram-se com variáveis que responderam positivamente à fragmentação (*C. paeon*, *Y. castrensis*, *E. thecla*, *M. orsis*, *Memphis* spp., subfamílias Biblidinae e Charaxinae)

- Apresentaram distribuição preferencial na paisagem fragmentada e correlacionaram-se com variáveis que não diferiram entre paisagens (*H. epinome*, subfamílias Charaxinae e Biblidinae)

Informadoras de paisagem apenas

- Apresentaram distribuição preferencial em alguma paisagem e não se correlacionaram com nenhuma variável ambiental (*F. necys* – paisagem fragmentada, *F. quantius* – reserva)

Informadoras de variáveis ambientais apenas

- Apresentaram distribuição homogênea entre paisagens, mas correlacionaram-se com alguma variável ambiental (*H. fornax* e riqueza total de espécies de borboletas frugívoras)

Indiferentes

Apresentaram distribuição homogênea entre paisagens, e não correlacionaram com nenhuma variável ambiental (*G. muscosa* e subfamília Satyrinae).

DISCUSSÃO

Apesar deste estudo ter sido conduzido em duas paisagens distintas, as variáveis abióticas não diferiram significativamente entre as UAs, conferindo uniformidade para a comparação dos sítios e maior legitimidade da Reserva do Morro Grande como área “controle”. A análise de agrupamento revelou que, em relação às respostas das variáveis de vegetação, o maior fragmento (I) é mais próximo a três sítios da reserva (A, B e C), indicando que características físicas, ecológicas e/ou históricas dessa unidade favoreceram a manutenção de condições semelhantes às da área contínua. A dessemelhança da unidade D, localizada no setor sul da reserva, com as demais UAs sugere que a área contínua apresenta variação em seu estado de conservação, o que poderia ser confirmado com amostragens adicionais em outros pontos desse setor. Com apenas seis variáveis bióticas, a CA confirmou de forma sutil a separação das duas paisagens.

Ao contrário do que foi descrito por Brown & Freitas (2000a) para borboletas de Mata Atlântica, no presente estudo a subfamília Satyrinae não foi indicadora de perturbação antrópica, distribuindo-se homogeneamente entre a paisagem fragmentada e a reserva. Essa subfamília também não apresentou correlação com nenhuma variável ambiental, mesmo aquelas que poderiam indicar indiretamente perturbação, principal fator apontado por esses autores para a redução na riqueza dessa subfamília. Três hipóteses podem explicar tal disparidade. É possível que os efeitos de perturbação sejam sentidos apenas na escala de estudo que os autores consideraram (Mata Atlântica *sensu latu*), ou seja, que a escala adotada no presente estudo não seja suficiente para detectar respostas do grupo como um todo. Por outro lado, dada a natureza qualitativa do índice usado pelos autores, é possível que a relação encontrada tenha sido influenciada pelos critérios de avaliação da perturbação. Esse mesmo raciocínio se aplica ao presente estudo, uma vez que as variáveis adotadas podem não ter abarcado toda a miríade de respostas que essa subfamília apresentaria frente a perturbações ambientais. Essa idéia é reforçada pelas espécies que apresentaram distribuição preferencial em uma das paisagens, mas não se correlacionaram com nenhuma variável ambiental. De qualquer forma, na escala deste estudo, fica claro que as espécies da subfamília Satyrinae não apresentam respostas homogêneas, e que deveriam ser analisadas separadamente para fins de indicação ambiental. Trabalhos comparando áreas de mata tropical com e sem corte seletivo também encontraram

resultados distintos quanto à resposta de Satyrinae. Willot *et al.* (2000), trabalhando em Bornéu encontraram maior abundância dessa subfamília em áreas com corte, enquanto Ghazoul (2002) encontrou o oposto trabalhando na Tailândia.

No presente estudo observou-se que borboletas grandes, como espécies de Brassolinae, podem apresentar maior sensibilidade a variações no ambiente devido ao processo de fragmentação florestal, sendo indicadoras tanto diretamente dos efeitos na paisagem quanto indiretamente dos efeitos em variáveis bióticas. Mesmo dentro da subfamília Satyrinae, que de modo geral não apresentou respostas consistentes, *Taygetis ipthima*, (notavelmente maior entre as espécies consideradas), apresentou resposta negativa à fragmentação. Respostas negativas também foram encontradas para espécies de *Taygetis* em ilhas de floresta no lago Guri, Venezuela (Shahabuddin & Terborgh, 1999). Por outro lado, vários estudos descreveram a invariância ou o aumento de abundância de espécies pequenas de Satyrinae frente à perturbação ambiental (e.g. Singer & Ehrlich, 1991; Daily & Ehrlich, 1995; DeVries *et al.*, 1997, 1999; Accacio, 2002). Shahabuddin & Terborgh (1999) sugerem que tal padrão pode ser atribuído às plantas hospedeiras dessas espécies (gramíneas), que são comuns em áreas perturbadas, e também à capacidade que espécies menores teriam de manter populações viáveis, mesmo em fragmentos pequenos de mata. Segundo García-Barros (2000), borboletas grandes tendem a possuir um tempo de desenvolvimento maior e usar plantas maiores ou estruturalmente mais complexas. Uma hipótese a se testar, tanto para Satyrinae quanto para as demais subfamílias, é se essa preferência de espécies grandes por maior complexidade se aplica apenas a plantas hospedeiras, ou também ao ambiente como um todo.

As subfamílias Biblidinae, Charaxinae e seus componentes foram claramente favorecidos pelos efeitos de fragmentação florestal na paisagem estudada. Dentro da primeira subfamília, estão as duas espécies mais abundantes em ambas paisagens, *Hamadryas epinome* e *Myscelia orsis*. A abundância e facilidade de amostragem tornam essas espécies opções viáveis para utilização em uma avaliação ambiental rápida, quando a amostragem for efetuada contra um controle não-perturbado. Daily & Ehrlich (1995), amostrando borboletas frugívoras na Costa Rica, descreveram um padrão inverso ao encontrado neste estudo, com ausência clara de Charaxinae e Nymphalinae (incluindo Biblidinae e Coloburini de Freitas & Brown, 2003) nos sítios mais perturbados. Uma questão a ser investigada é se, como sugerido pelo presente estudo, as espécies mais

abundantes de borboletas frugívoras em uma mata podem estar mais sujeitas à liberação competitiva (*ecological release*) frente à perturbação ambiental.

Apesar de ser considerada por Brown & Freitas (2000b) uma das espécies cuja presença indicaria um ambiente especial e merecedor conservação, *Hamadryas fornax* (Biblidinae) apresentou homogeneidade de abundância nas paisagens (Tabela 3.4), indicando que ela não sofre efeitos de fragmentação. No entanto, essa espécie correlacionou-se positivamente com a ocupação por bromélias epífitas, variável que respondeu negativamente à fragmentação, sugerindo que *H. fornax* apresenta sensibilidade a algum fator em comum com essas plantas. A mesma hipótese pode ser aplicada às demais borboletas que correlacionaram com a ocupação por bromélias (Tabela 3.5). De qualquer forma, embora todo fragmento de Mata Atlântica “mereça” ser conservado, devido ao estágio de degradação desse bioma, os resultados obtidos demonstram que *H. fornax* não é indicadora de ambientes especiais na paisagem estudada.

O número de espécies de borboletas frugívoras correlacionou-se positivamente à riqueza de espécies arbóreas, que não diferiu entre paisagens, sugerindo que, independente do ambiente, a riqueza de borboletas dessa guilda pode atuar como indicadora de biodiversidade (*sensu* McGeoch, 1998) na paisagem estudada. Esse resultado contraria a afirmação de que dentro de uma região florestal, as borboletas são características do tipo de perturbação (Wood & Gilman, 1998), sugerindo que essa relação varia com o nível taxonômico e funcional empregado.

Segundo Lindenmayer *et al.* (2000), “a seleção de indicadores errados ou inapropriados pode dar a falsa impressão de compreensão científica, conhecimento de manejo e sustentabilidade ecológica”. Assim, muita cautela deve ser tomada e muita informação levantada antes de se tecer considerações a respeito de indicação ambiental. As respostas obtidas a partir de estudos de fragmentação podem variar com a escala, bioma, e de acordo com o recorte taxonômico que é dado pelo pesquisador (e.g. Weaver, 1995; Hamer & Hill, 2001). O presente estudo teve caráter exploratório, e seus resultados incluíram a identificação de subfamílias e espécies de borboletas frugívoras com potencial para indicação de efeitos de fragmentação florestal, e também de algumas variáveis ambientais cujo *status* pode ser detectado por esses insetos, independentemente da qualidade da paisagem. Os procedimentos deste estudo podem ser usados para nortear a criação de um protocolo para inventários de borboletas frugívoras na Mata Atlântica, bem como para aferir a condição de conservação de ambientes florestais. No entanto, mais

estudos são necessários para que, somados aos resultados apresentados neste e em outros estudos já feitos no Brasil (Pinheiro & Ortiz, 1992; Ramos, 2000; Accacio, 2002; Gomes-Filho 2003), formem um corpo de dados, que seria uma base consistente para a tomada de decisões aplicadas, fundamentadas em informações obtida com a guilda de borboletas frugívoras, em ações de manejo e conservação em florestas neotropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Accacio, G.M. (2002). Borboletas frugívoras de fragmentos florestais e sistemas silviculturais da região de Una, BA. Tese de doutorado, Instituto de Biociências. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Alves, L.F. & J.P. Metzger (2003). Variação na estrutura da vegetação na paisagem de Caucaia do Alto: o efeito da fragmentação e da perturbação antrópica. Anexo XXII In Metzger, J.P. Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo. III Relatório Anual FAPESP (Programa BIOTA/FAPESP, Processo No 99/05123-4).
- Andersen A.N., J.A. Ludwig, L.M. Lowe & D.C.F. Rentz (2001). Grasshopper biodiversity and bioindicators in Australian tropical savannas: Responses to disturbance in Kakadu National Park. **Austral Ecology** 26: 213-222.
- Andersen, A.N. (1997). Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. **Conservation Ecology** [online] 1(1): 8.
<http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8>
- Brown Jr., K.S. (1991). Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. Pp. 349-404 in: Collins, N.M. & J.A. Thomas (eds.). **The conservation of insects and their habitats**. Royal Entomological Society Symposium XV. London: Academic Press.
- 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 (1999). Lepidoptera. Pp. 225-244 in Brandão, C.R. & E.M. Cancellato (eds.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX**, v. 5: Invertebrados terrestres. São Paulo: Fapesp.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas (2000a). Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. **Biotropica** 32 (special issue): 934-956.
- Brown Jr., K.S. & A.V.L. Freitas (2000b). Diversidade de Lepidoptera em Santa Teresa, Espírito Santo. **Boletim do Museu Mello Leitão** 11/12: 12-71.
- Clark, T.E. & M.J. Samways (1996). Dragonflies (Odonata) as indicators of biotope quality in the Krüger National Park, South Africa. **Journal of Applied Ecology** 33: 1001-1012.
- Daily, G.C. & P.R. Ehrlich (1995). Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. **Biodiversity and Conservation** 4: 35-55.
- Dale, V.H. & S.C. Beyeler (2001). Challenges in the development and use of ecological indicators. **Ecological Indicators** 1: 3-10.
- 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: 343-364.
- DeVries, P.J., T.R. Walla & H.F. Greeney (1999). Species diversity in spatial and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community from two Ecuadorian rainforest. **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.
- Didham, R.K., P.M.Hammond, J.H. Lawton , P. Eggleton & N.E. Stork (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation **Ecological Monographs** 68: 295–323.
- Feinsinger, P. (2001). **Designing field studies for biodiversity conservation**. Washington DC: The Nature Conservancy.
- Freitas, A.V.L. & K.S. Brown Jr. (2003). The phylogeny of Nymphalidae. **Systematic Biology**, no prelo.

- García-Barros, E. (2000). Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). **Biological Journal of the Linnean Society** 70: 251-284.
- Ghazoul, J. (2002). Impact of logging on the richness and diversity of forest butterflies in a tropical dry forest in Thailand. **Biodiversity and Conservation** 11:521-541.
- Gomes-Filho, A. (2003). A comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, com ênfase na flutuação populacional de *Anaea ryphea* (Cramer) e sua relação com as plantas hospedeiras. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Hamer, K.C. & J.K. Hill (2001). Scale-dependent effects of habitat disturbance on species richness in tropical forests. **Conservation Biology** 14: 1435-1440.
- Jennings, S.B., N.D. Brown & D. Sheil (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. **Forestry** 72: 59-73.
- Kitching R.L., A.G. Orr, L. Thalib, H. Mitchell, M.S. Hopkins & A.W. Graham (2000). Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. **Journal of Applied Ecology** 37: 284-297.
- Kovach, W. L. (1994). Oriana for Windows, version 1.6. Kovach Computing Services, Pentraeth, Anglesey.
- Kovach, W. L. (2000). MVSP: A multivariate statistical package for Windows, version 3.12a. Kovach Computing Services, Pentraeth, Anglesey.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R. & Botkin, D.B. (2000). Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. **Conservation Biology** 14: 941-950.
- Mayr, E., (1977). **Populações, espécies e evolução**. São Paulo: Edusp.
- McGarigal, K., S. Cushman & S. Stafford (2000). **Multivariate statistics for wildlife and ecology research**. New York: Springer.
- McGeoch, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. **Biological Reviews** 73, 181-201
- Meffe, G.K. & C.R. Carroll (eds.) (1997). **Principles of Conservation Biology**. Sunderland: Sianuer.
- New, T.R. (1995). **Introduction to invertebrate conservation biology**. Oxford: Oxford University Press.
- New, T.R. (1999). Untangling the web: spiders and the challenges of invertebrate conservation. **Journal of Insect Conservation** 3: 251-256.

- Pinheiro, C.E.G. & J.V.C. Ortiz (1992). Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brazil. **Journal of Biogeography** 19: 505-511.
- Ramos, F.A. (2000). Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. **Journal of Research on the Lepidoptera** 35: 29-41.
- Rosenberg, D.M., H.V. Danks & D.M. Lehmkuhl (1986). Importance of insects in environmental impact assessment. **Environmental Management** 10: 773-783.
- Shahabuddin, G. & J.W. Terborgh (1999). Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. **Journal of Tropical Ecology** 15: 703-722.
- Silva, W.G. (2003). Relações entre relevo e diversidade de espécies arbóreas em fragmentos de Mata Atlântica na região de Caucaia – SP. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Singer, M.C. & P.R. Ehrlich (1991). Host specialization of satyrine butterflies, and their responses to habitat fragmentation in Trinidad. **Journal of Research on Lepidoptera** 30: 248-256.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. (1995). **Biometry - The principles and practice of statistics in biological research**. 3rd ed. New York: W. H. Freeman.
- Sparrow, H.R., T.D. Sisk, P.R. Ehrlich, D.D. & Murphy (1994). Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. **Conservation Biology** 8: 800-809.
- Tonhasca A, J.L. Blackmer & G.S. Albuquerque (2002). Abundance and diversity of euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica** 34: 416-422.
- Ward, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American Statistical Association** 58: 236-245.
- Weaver, J.C. (1995). Indicator species and scale of observation. **Conservation Biology** 9:939-942.
- Willot, S.J, D.C. Lim, S.G. Compton & S.L. Sutton (2000). Effects of selective logging on butterflies of a Bornean rainforest. **Conservation Biology** 14: 1055-1065.
- Wood, B. & M.P. Gilman (1998). The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. **Biodiversity and Conservation** 7: 597-616.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados indicam que coletas mensais curtas (5 – 7 dias), usadas na maioria dos trabalhos da literatura não são suficientes para amostrar adequadamente a guilda de borboletas frugívoras em toda e qualquer localidade de área florestal. Regiões e sítios onde se saiba ou se suponha que borboletas frugívoras sejam pouco numerosas deveriam ser amostrados previamente, para se determinar o melhor delineamento amostral. Baseado em inventários prévios (K.S. Brown Jr. e A.V.L. Freitas, com. pess.), alguns exemplos dessas localidades seriam o litoral e encostas da Serra do Mar nas regiões Sul e Sudeste (até o Rio de Janeiro), Amazônia Central e serras acima de 1500 metros de altitude.

O uso de armadilhas pode ser muito útil para estudos populacionais de espécies de borboletas frugívoras, reduzindo o viés de localização e competência amostral do pesquisador, aumentando o número de réplicas, e conseqüentemente propiciando o registro de novos padrões, como mostrado para razão sexual de algumas espécie no caso do presente trabalho. No entanto, há que se testar previamente até que ponto a captura por armadilhas influencia a taxa de recaptura da espécie de borboleta que se pretende estudar. No momento existem pouquíssimos dados publicados sobre biologia populacional de borboletas frugívoras capturadas em armadilhas.

Uma análise superficial dos dados obtidos no presente trabalho poderia conduzir à conclusão de que não há efeito de fragmentação florestal para a guilda de borboletas frugívoras da região de Caucaia do Alto. Tamanho corporal, dano nas asas, desgaste alar e taxa de recaptura não diferiram entre paisagens, quando medidas para as espécies mais abundantes. A riqueza de espécies e a abundância também não foram significativamente diferentes entre fragmentos e reserva, a estrutura comunitária foi igual entre as unidades amostrais, a similaridade na escala da paisagem foi muito alta, os índices de diversidade foram estatisticamente iguais na maioria das unidades amostrais, e a riqueza de espécies da maioria dos fragmentos ficou dentro do esperado para uma paisagem contínua do mesmo sistema. Desses resultados poder-se-ia concluir que ou borboletas frugívoras não são afetadas pelos efeitos de fragmentação ou a paisagem não se encontra de fato fragmentada. No entanto, a segregação demonstrada pela análise de agrupamento sugeriu uma clara divisão da composição de espécies entre paisagens, o que provavelmente se dá pelo efeito diferencial que cada paisagem exerce nas borboletas, ou seja, algum efeito de

fragmentação. Isso ficou claro quando espécies e subfamílias foram analisadas separadamente, e algumas delas apresentaram distribuição preferencial em uma das paisagens. As variáveis proporção de indivíduos por espécie, proporção de espécies por subfamília e riqueza total de guildas em cada unidade amostral puderam ser divididas em diferentes categorias, de acordo com a informação que forneciam, desde aquelas que eram informativas de paisagem e variável ambiental até aquelas que eram indiferentes a esses fatores.

Deste modo, percebe-se que efeitos de fragmentação são sentidos em diferentes escalas (unidade amostral e paisagem), recortes taxonômicos (espécie e subfamília) e ecológicos (populações e guildas). Assim sendo, diferentes estratégias de análise devem ser adotadas na execução de estudos de perturbação ambiental. O presente estudo, bastante limitado espacial e temporalmente e com um número baixo de réplicas por paisagem, se propôs a descrever a biologia de populações, a estrutura e diversidade de guildas de borboletas frugívoras e também avaliar o potencial de indicação biológica de subgrupos de borboletas dentro dessas limitações. Apenas com um número maior de estudos em outras regiões e sistemas florestais será possível a confirmação de padrões gerais e correlações encontradas, e ampliar o conhecimento e o potencial de utilização desses insetos em indicação biológica.

APÊNDICES

Apêndice 1. Borboletas frugívoras (Nymphalidae) amostradas na Reserva do Morro Grande e na paisagem fragmentada, separadas por sexo. MOR = Morphinae, BRA = Brassolinae, SAT = Satyrinae, BIB = Biblidinae, CHA = Charaxinae, COL = Coloburini. Indet = indivíduos cujo sexo não pôde ser determinado.

	Subf.	Reserva				Fragmentos			
		♂	♀	Indet.	Total	♂	♀	Indet.	Total
<i>Morpho achilles</i>	MOR	0	0	1	1	0	5	0	5
<i>Morpho catenarius</i>	MOR	3	1	1	5	7	1	2	10
<i>Caligo arisbe</i>	BRA	1	4	1	6	3	0	0	3
<i>Caligo beltrao</i>	BRA	3	0	0	3	1	0	0	1
<i>Caligo eurilochus</i>	BRA	1	0	0	1	4	0	0	4
<i>Caligo illioneus</i>	BRA	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	42	8	0	50	29	0	2	31
<i>Dasyophthalma rusina</i>	BRA	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Eriphanes reevesi</i>	BRA	12	7	1	20	2	3	0	5
<i>Narope cyllarus</i>	BRA	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Opoptera aorsa</i>	BRA	1	2	0	3	2	1	0	3
<i>Opoptera syme</i>	BRA	10	0	1	11	10	2	1	13
<i>Opsiphanes invirae</i>	BRA	7	0	2	9	1	0	0	1
<i>Archeuptychia cluena</i>	SAT	11	2	1	14	5	2	1	8
<i>Carminda griseldis</i>	SAT	0	0	0	0	0	2	0	2

Apêndice 1 (continuação)

<i>Carmina paeon</i>	SAT	1	0	0	0	1	13	19	3	35
<i>Eteona thisiphone</i>	SAT	1	1	0	0	2	1	5	0	6
<i>Euptychia ernestina</i>	SAT	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Euptychia pronophila</i>	SAT	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	8	0	0	0	8	26	15	3	44
<i>Forsterinaria quantius</i>	SAT	27	9	2	2	38	8	2	0	10
<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	31	11	2	2	44	23	36	1	60
<i>Hermeuptychia hernes</i>	SAT	1	0	0	0	1	6	0	1	7
<i>Moneuptychia soter</i>	SAT	0	1	0	0	1	6	2	2	10
<i>Pareuptychia interjecta</i>	SAT	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Paryphthimoides phronius</i>	SAT	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Splendeuptychia ambra</i>	SAT	6	1	0	0	7	0	0	0	0
<i>Splendeuptychia doxes</i>	SAT	2	1	0	0	3	11	7	2	20
<i>Splendeuptychia hygina</i>	SAT	6	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Taygetis acuta</i>	SAT	8	1	0	0	9	1	0	0	1
<i>Taygetis ipthima</i>	SAT	35	19	2	2	56	10	2	1	13
<i>Taygetis laches</i>	SAT	3	0	1	1	4	1	0	0	1
<i>Taygetis virgilia</i>	SAT	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Ypthimoides angularis</i>	SAT	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Ypthimoides castrensis</i>	SAT	0	5	0	0	5	33	48	5	86

Apêndice 1 (continuação)

<i>Callicore sorana</i>	BIB	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Catonephele acontius</i>	BIB	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Catonephele numilia</i>	BIB	3	3	0	6	6	1	0	0	7
<i>Diaethria candrena</i>	BIB	0	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Diaethria clymena</i>	BIB	0	0	0	0	1	1	1	1	3
<i>Ectima thecla</i>	BIB	0	2	0	2	25	7	1	1	33
<i>Epiphile huebneri</i>	BIB	0	0	0	0	4	0	0	0	4
<i>Epiphile oreia</i>	BIB	0	4	0	4	4	4	0	0	8
<i>Eunica eburnea</i>	BIB	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hamadryas amphinome</i>	BIB	3	0	0	3	10	2	0	0	12
<i>Hamadryas arete</i>	BIB	1	0	0	1	3	2	0	0	5
<i>Hamadryas epinome</i>	BIB	174	15	5	194	294	48	4	4	346
<i>Hamadryas februa</i>	BIB	3	0	0	3	4	1	0	0	5
<i>Hamadryas feronia</i>	BIB	0	0	0	0	2	1	0	0	3
<i>Hamadryas fornax</i>	BIB	26	4	0	30	28	6	0	0	34
<i>Hamadryas iphithima</i>	BIB	2	0	0	2	3	0	0	0	3
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	11	32	0	43	58	55	2	2	115
<i>Paulogramma pyracmon</i>	BIB	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Temenis laothoe</i>	BIB	1	0	0	1	1	0	0	0	1

Apêndice 1 (continuação)

<i>Consul fabius</i>	CHA	0	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>Hypna clytemnestra</i>	CHA	3	5	1	9	8	9	0	0	17
<i>Memphis appias</i>	CHA	1	0	0	1	21	10	0	0	31
<i>Memphis arginussa</i>	CHA	3	0	0	3	4	3	0	0	7
<i>Memphis morvus</i>	CHA	0	0	0	0	3	0	1	1	4
<i>Memphis otrere</i>	CHA	4	1	0	5	15	14	0	0	29
<i>Memphis philumena</i>	CHA	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Memphis ryphea</i>	CHA	0	1	0	1	22	19	1	1	42
<i>Prepona amphinachus</i>	CHA	14	2	0	16	4	0	1	1	6
<i>Prepona chalciope</i>	CHA	1	1	1	3	7	8	0	0	15
<i>Prepona demophon</i>	CHA	5	1	0	6	6	2	0	0	8
<i>Prepona demophoon</i>	CHA	0	0	0	0	3	0	0	0	3
<i>Prepona pylene</i>	CHA	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Zareti itys</i>	CHA	3	7	1	11	1	5	0	0	6
<i>Colobura dirce</i>	COL	0	0	0	0	5	1	0	0	6
<i>Smyrna blomfieldia</i>	COL	1	0	0	1	1	1	0	0	2

Apêndice 2. Espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) amostradas nas diferentes unidades amostrais da Reserva Estadual do Morro Grande e na paisagem fragmentada. As letras das unidades amostrais (A – I) são correspondentes às da figura 1.1. MOR = Morphinae, BRA = Brassolinae, SAT = Satyrinae, BIB = Biblidinae, CHA = Charaxinae, COL = Coloburini. # = Espécie cuja presença “indica um ambiente especialmente rico, merecendo conservação” (Brown & Freitas 2000).

Espécie	Subf	Reserva			Fragmentos									RES	FRA	TOT
		A	B	C	D	E	F	G	H	I						
<i>Morpho achilles</i>	MOR	0	1	0	0	0	0	0	2	3	1	5	6			
<i>M.catenarius</i>	MOR	1	1	2	1	0	0	0	5	5	5	10	15			
<i>Caligo arisbe</i>	BRA	1	1	3	1	1	0	0	2	0	6	3	9			
<i>C. beltrao</i>	BRA	0	0	0	3	0	1	0	0	0	3	1	4			
<i>C. eurilochus</i>	BRA	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	4	5			
<i>C. illioneus</i>	BRA	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1			
<i>Dasyophthalma creusa</i>	BRA	13	4	6	27	4	4	6	12	5	50	31	81			
<i>D. rusina</i>	BRA	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1			
<i>Eryphanis reevesi</i>	BRA	8	3	5	4	2	0	3	0	0	20	5	25			
<i>Narope cyllarus</i> #	BRA	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1			
<i>Opoptera aorsa</i>	BRA	1	2	0	0	0	0	0	2	1	3	3	6			
<i>O. syne</i>	BRA	1	6	3	1	0	8	1	3	1	11	13	24			
<i>Opsiphanes invirae</i>	BRA	6	0	2	1	0	0	1	0	0	9	1	10			
<i>Archeuptychia cluena</i>	SAT	4	3	2	5	4	0	1	0	3	14	8	22			
<i>Carminda griseldis</i>	SAT	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	2			
<i>C. paeon</i>	SAT	0	1	0	0	1	4	1	14	15	1	35	36			
<i>Eteona tisiophone</i>	SAT	0	0	1	1	0	0	1	5	0	2	6	8			

Apêndice 2 (continuação)

<i>Euptychia ernestina</i>	SAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>E. pronophila</i>	SAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Forsterinaria necys</i>	SAT	0	5	3	3	0	2	2	3	33	4	8	44	52			
<i>F. quantius</i>	SAT	2	32	3	3	1	0	0	0	9	1	38	10	48			
<i>Godartiana muscosa</i>	SAT	24	11	4	4	5	3	33	13	5	6	44	60	104			
<i>Herneuptychia hermes</i>	SAT	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	1	7	8			
<i>Moneuptychia soter</i>	SAT	1	0	0	0	0	0	0	0	8	2	1	10	11			
<i>Pareuptychia interjecta</i>	SAT	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1			
<i>Paryphthimoides phronius</i>	SAT	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2			
<i>Splendeuptychia ambra</i>	SAT	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	7			
<i>S. doxes</i>	SAT	1	0	1	1	1	2	13	1	3	1	3	20	23			
<i>S. hygina</i>	SAT	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	6			
<i>Taygetis acuta</i>	SAT	4	4	0	0	1	1	0	0	0	0	9	1	10			
<i>T. ipthima</i>	SAT	10	12	18	16	1	1	2	8	1	1	56	13	69			
<i>T. laches</i>	SAT	0	2	1	1	1	0	0	1	0	0	4	1	5			
<i>T. virgilia</i>	SAT	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2			
<i>Yphthimoides angularis</i>	SAT	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1			
<i>Y. castrensis</i>	SAT	3	0	1	1	1	1	10	21	26	28	5	86	91			
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	CHA	0	3	0	0	0	0	5	3	6	1	3	15	18			
<i>A. demophon</i>	CHA	1	0	4	1	1	1	1	1	4	1	6	8	14			
<i>A. demophoon</i>	CHA	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	3			
<i>A. amphimachus</i>	CHA	2	4	5	5	5	0	1	0	3	2	16	6	22			

Apêndice 2 (continuação)

<i>Consul fabius</i>	CHA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	2
<i>Hypna clytemnestra</i>	CHA	4	2	2	1	0	1	4	9	3	3	9	17	26		
<i>Memphis appias</i>	CHA	1	0	0	0	2	1	8	15	5	5	1	31	32		
<i>M. arginussa</i>	CHA	1	2	0	0	7	0	0	0	0	0	3	7	10		
<i>M. morvus</i>	CHA	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	4		
<i>M. otrete</i>	CHA	2	0	3	0	0	3	13	11	2	2	5	29	34		
<i>M. philumena</i>	CHA	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2		
<i>M. ryphea</i>	CHA	1	0	0	0	1	2	13	18	8	8	1	42	43		
<i>Prepona pylene</i>	CHA	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1		
<i>Zaretis itys</i>	CHA	9	2	0	0	0	0	3	1	2	2	11	6	17		
<i>Callicore sorana</i>	BIB	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1		
<i>Catonephele acontius</i>	BIB	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1		
<i>C. numilia</i>	BIB	0	0	5	1	1	0	3	0	3	6	7	13			
<i>Diaethria candrena</i>	BIB	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2		
<i>D. clymena</i>	BIB	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	3		
<i>Ectima thecla</i>	BIB	0	1	1	0	2	8	14	4	5	2	33	35			
<i>Epiphile huebneri</i>	BIB	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	4	4		
<i>E. orea</i>	BIB	1	2	0	1	0	1	1	4	2	4	8	12			
<i>Eunica eburnea</i>	BIB	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1		
<i>Hamadryas amphinome</i>	BIB	1	0	2	0	2	0	3	7	0	3	12	15			
<i>H. arete</i>	BIB	0	0	0	1	1	0	0	4	0	1	5	6			
<i>H. epinome</i>	BIB	77	37	68	12	28	69	104	80	65	194	346	540			

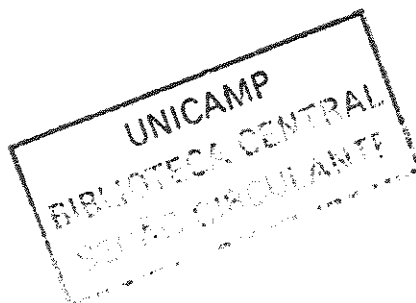
Apêndice 2 (continuação)

<i>H. februa</i>	BIB	1	1	1	0	0	1	4	0	0	3	5	8
<i>H. feronia</i>	BIB	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	3	3
<i>H. fornax</i> #	BIB	6	6	13	5	1	8	6	10	9	30	34	64
<i>H. iphthime</i>	BIB	1	0	1	0	0	0	2	1	0	2	3	5
<i>Myscelia orsis</i>	BIB	17	7	15	4	4	25	42	30	14	43	115	158
<i>Paulogramma pyracmon</i>	BIB	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2
<i>Temenis laothoe</i>	BIB	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2
<i>Colobura dirce</i>	COL	0	0	0	0	2	1	3	0	0	0	6	6
<i>Smyrna blomfieldia</i>	COL	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	2	3
Riqueza de espécies		34	31	32	25	25	29	38	41	38	54	64	70
Abundância		209	171	180	101	76	213	301	350	209	661	1149	1810

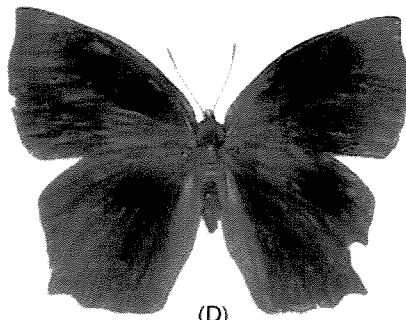
Apêndice 3. Guia ilustrado das borboletas frugívoras da Reserva Estadual do Morro Grande e adjacências.

Esquema geral das pranchas

As pranchas a seguir contêm as espécies de borboletas frugívoras inventariadas na Reserva do Morro Grande e na paisagem fragmentada de Caucaia do Alto, Cotia (SP), através de levantamentos realizados com rede entomológica e armadilhas de diferentes modelos e com diferentes iscas (como peixe em decomposição, fezes e abacaxi). Das 93 espécies amostradas na área de estudo, apenas três não estão ilustradas neste guia, todas da subfamília Brassolinae: *Opoptera aorsa*, *Opoptera fruhstorferi* e *Opsiphanes invirae*. A posição na prancha, ventral ou dorsal, está indicada logo abaixo de cada espécime, como (V) e (D), respectivamente. Quando fêmeas de uma espécie foram ilustradas, o símbolo ♀ foi usado abaixo do exemplar. As borboletas estão com 87% do tamanho original, exceto nas pranchas 4 e 5 onde as imagens são 56% do tamanho original (devido ao tamanho grande dos indivíduos).

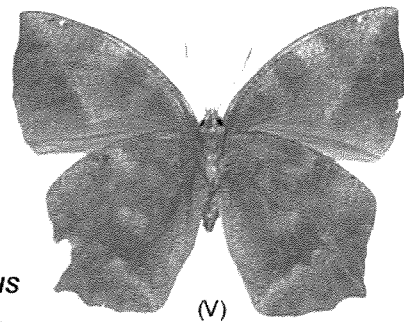


PRANCHA 1: BRASSOLINAE

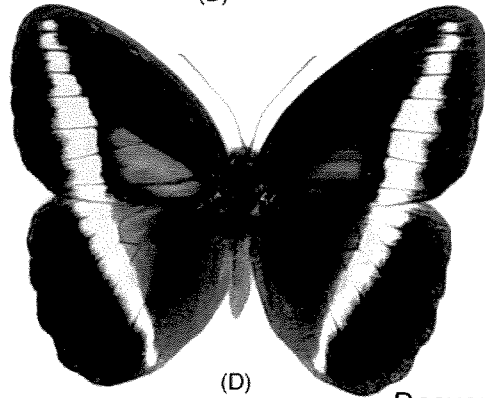


(D)

Narope cyllarus



(V)

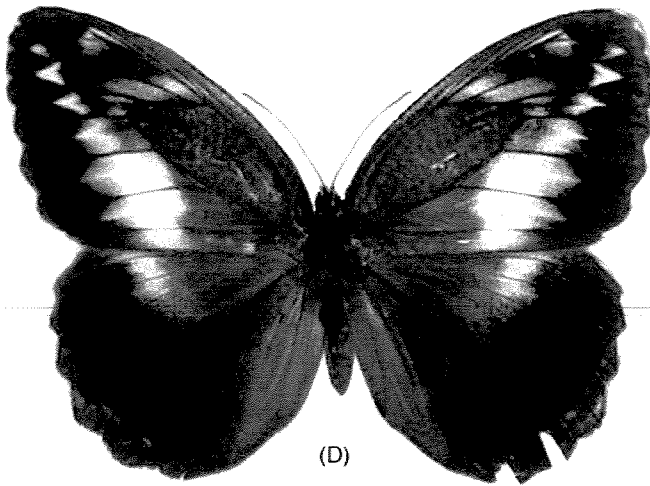


(D)

Dasyophthalma rusina

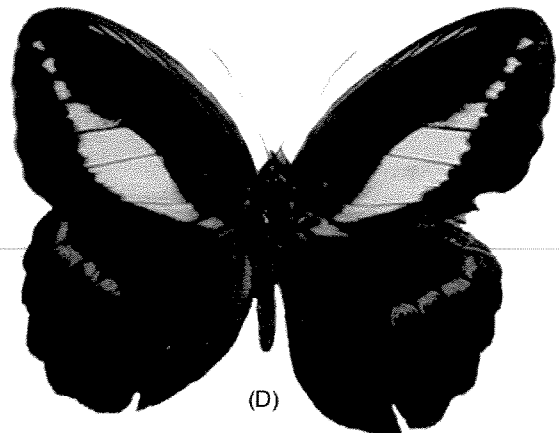


(V)



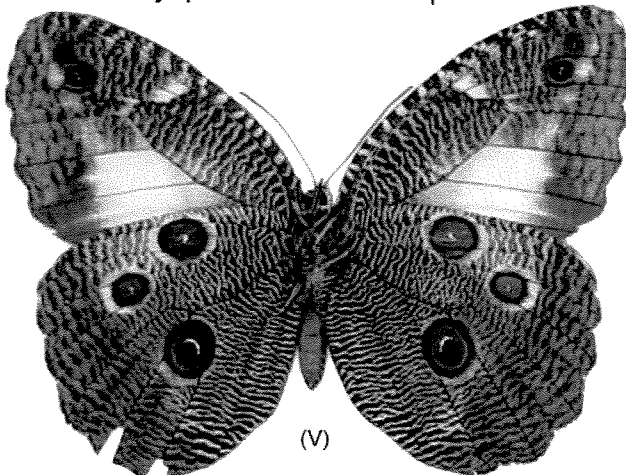
(D)

Dasyophthalma creusa ♀

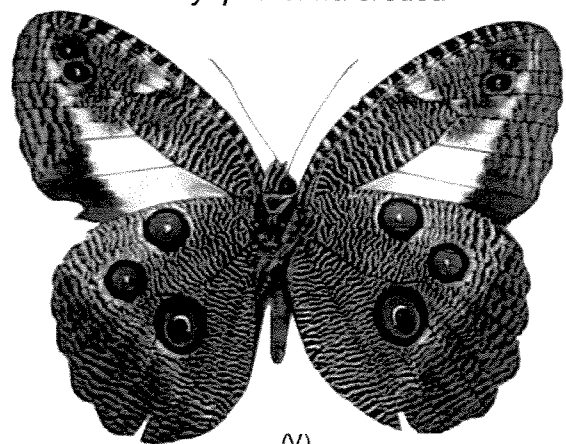


(D)

Dasyophthalma creusa

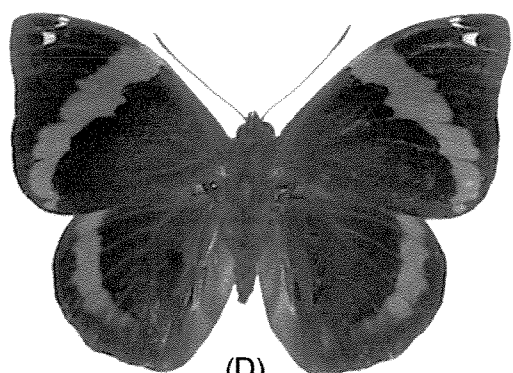


(V)



(V)

PRANCHA 2: BRASSOLINAE

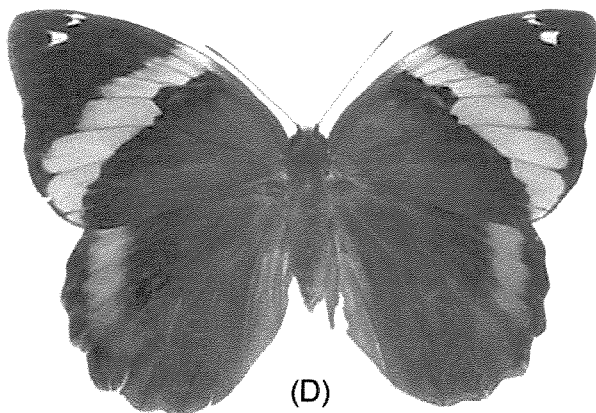


(D)



(V)

Opsiphanes invirae



(D)



(V)

Opsiphanes invirae ♀

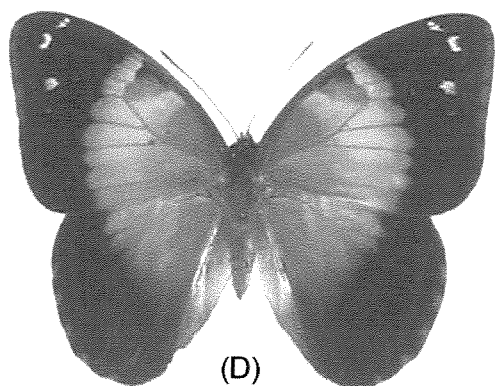


(D)

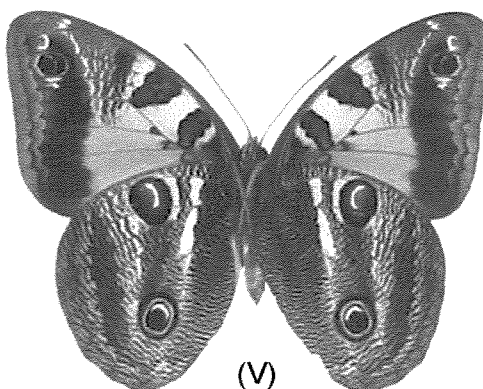


(V)

Opsiphanes cassiae



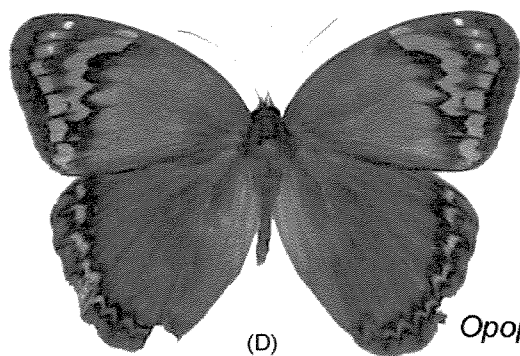
(D)



(V)

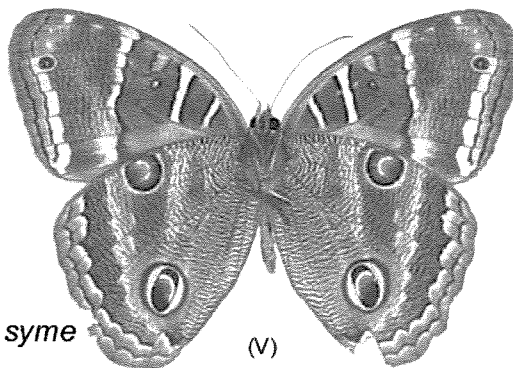
Blepopenis batea

PRANCHA 3: BRASSOLINAE

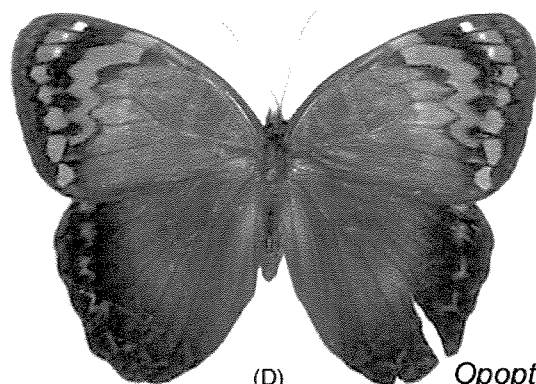


(D)

Ooptera syme

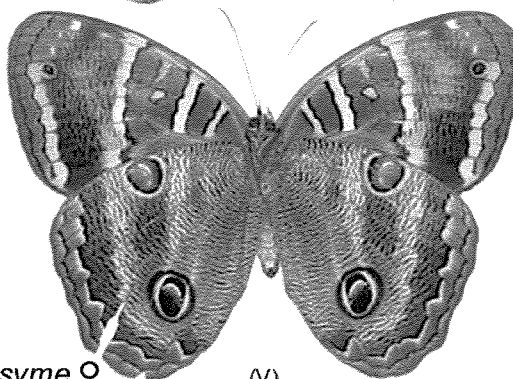


(V)

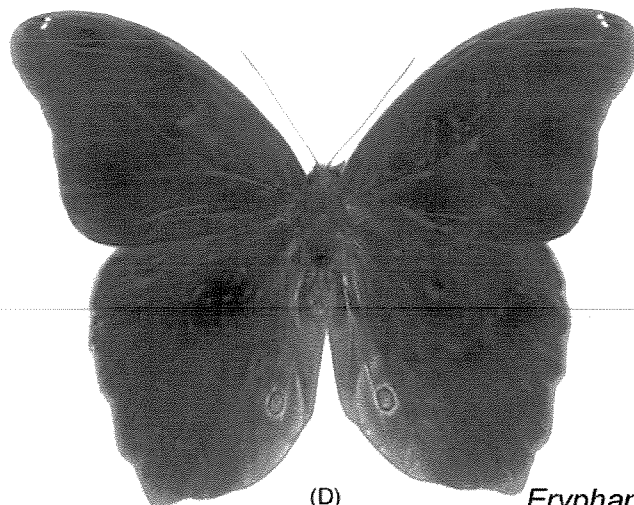


(D)

Ooptera syme ♀

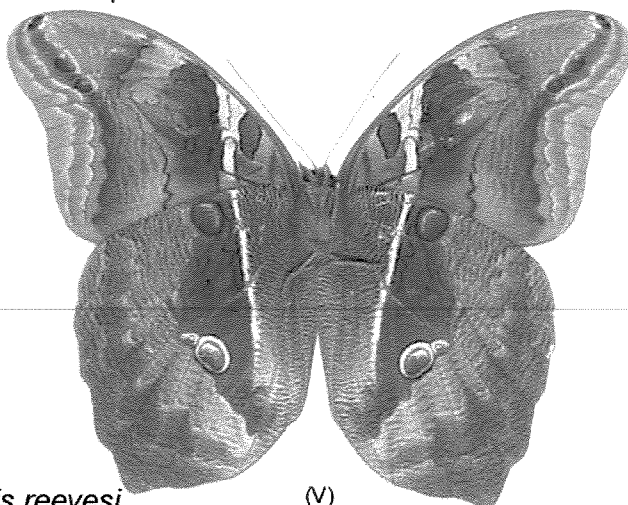


(V)

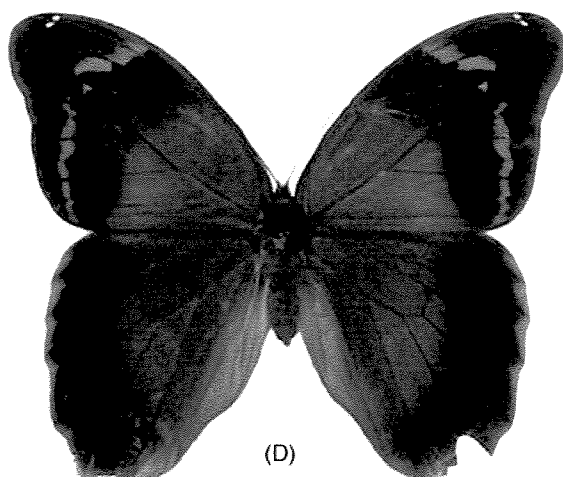


(D)

Eryphanis reevesi

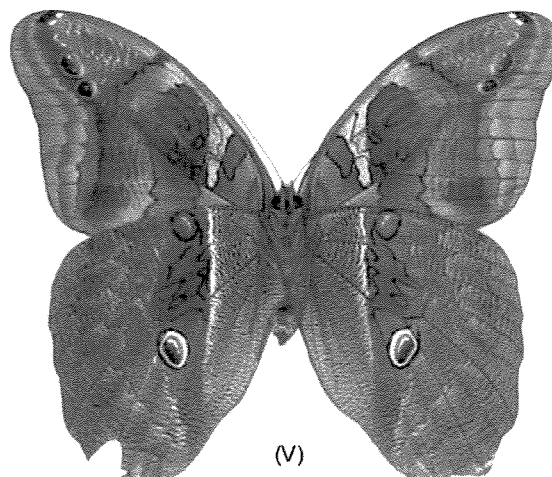


(V)



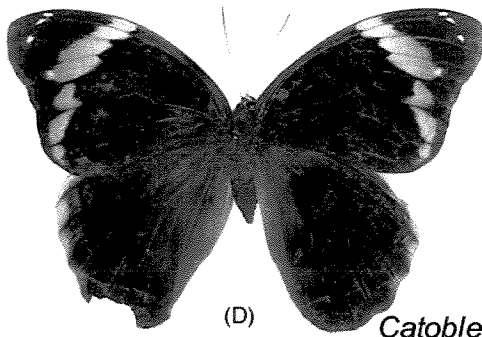
(D)

Eryphanis reevesi ♀



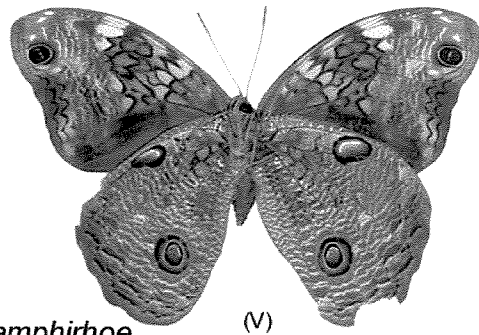
(V)

PRANCHA 4: BRASSOLINAE

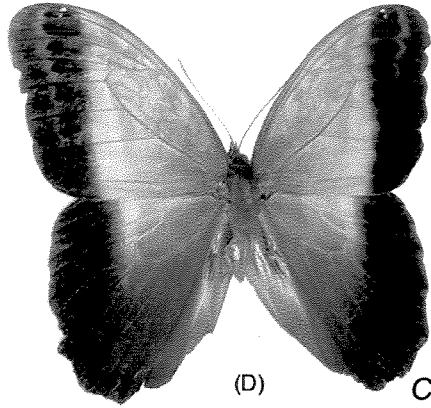


(D)

Catoblepia amphirhoe

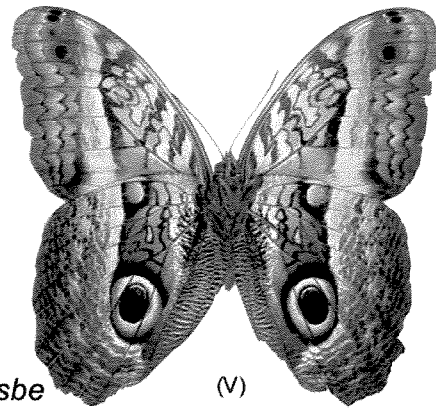


(V)

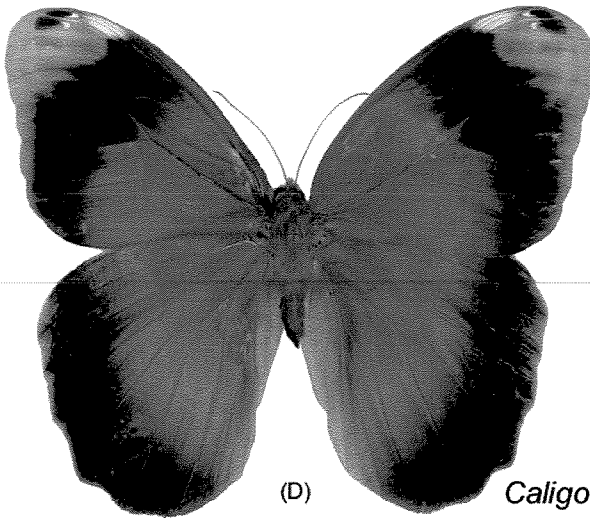


(D)

Caligo arisbe

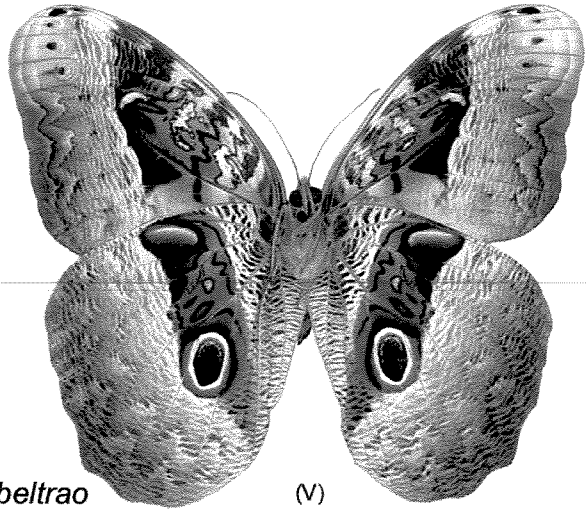


(V)

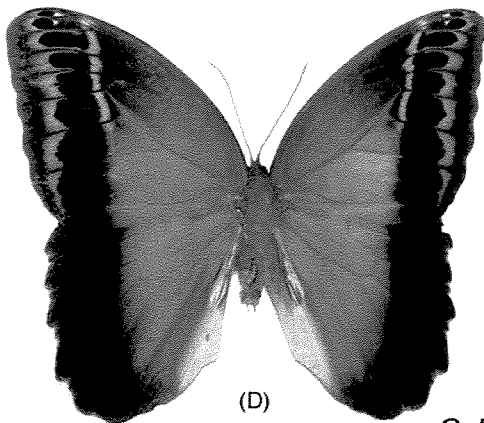


(D)

Caligo beltrao



(V)



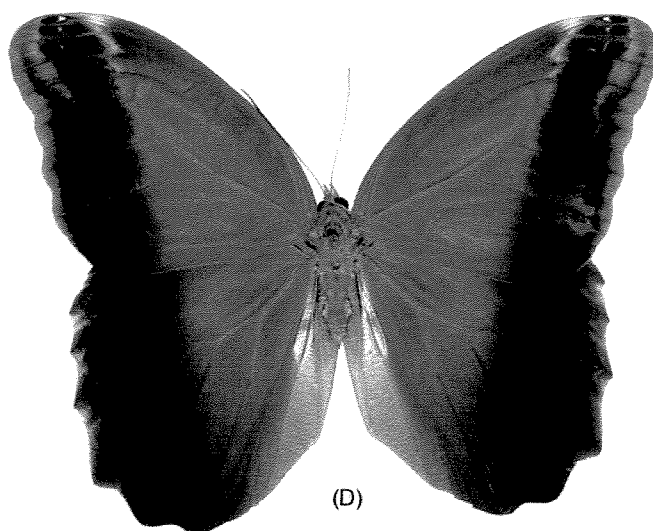
(D)

Caligo illioneus



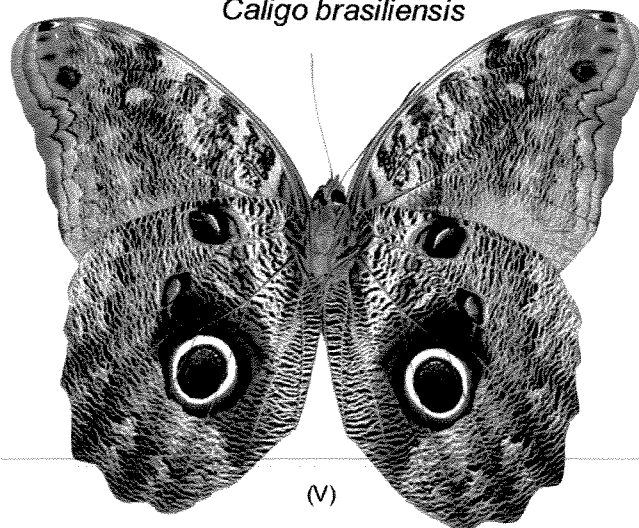
(V)

PRANCHA 5: BRASSOLINAE / MORPHINAE

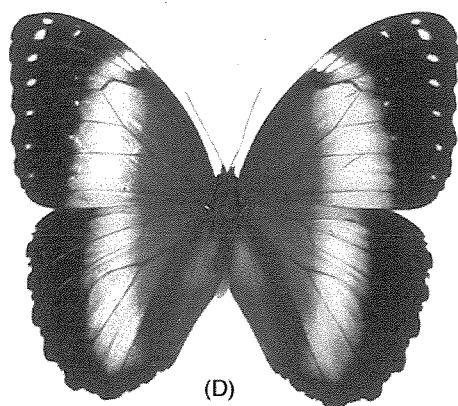


(D)

Caligo brasiliensis

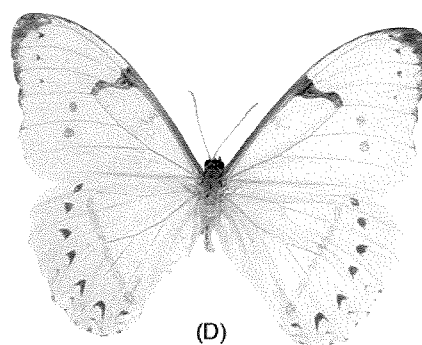


(V)



(D)

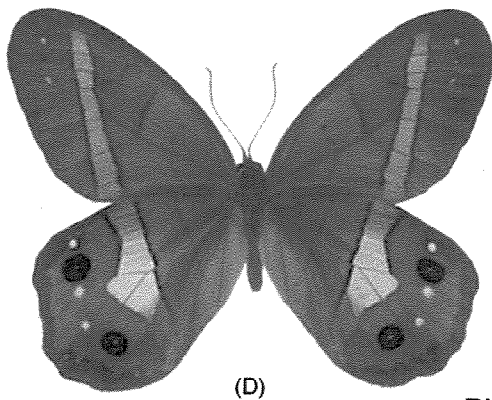
Morpho achilles



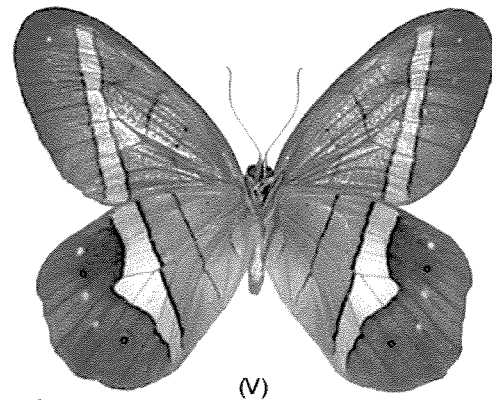
(D)

Morpho catenarius

PRANCHA 6: SATYRINAE



(D)



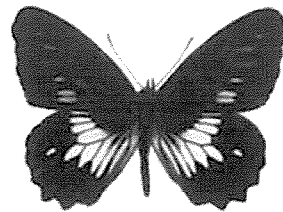
(V)

Pierella nereis



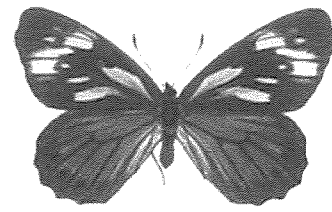
(D)

♀



(D)

Eteona tisiphone

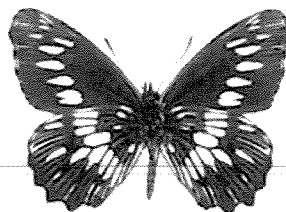


(D)

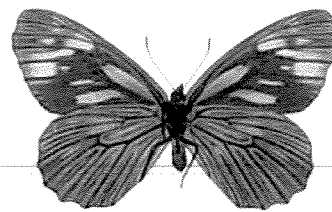
♀



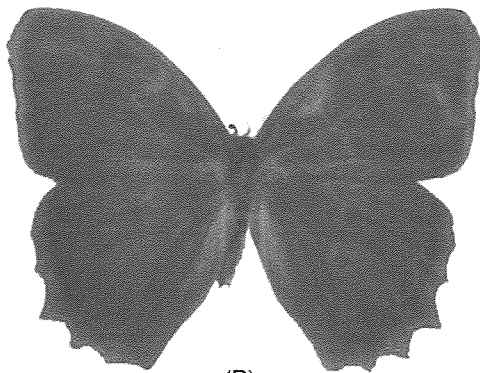
(V)



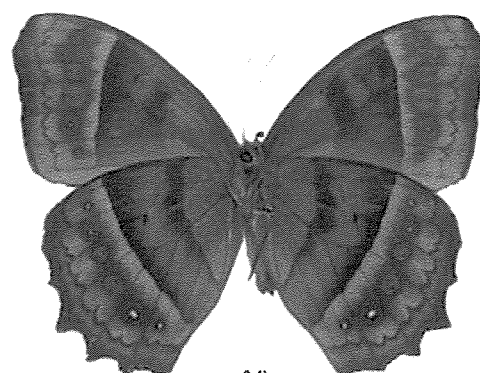
(V)



(V)



(D)



(V)

Taygetis laches

PRANCHA 7: SATYRINAE



(D)

Taygetis ypthima

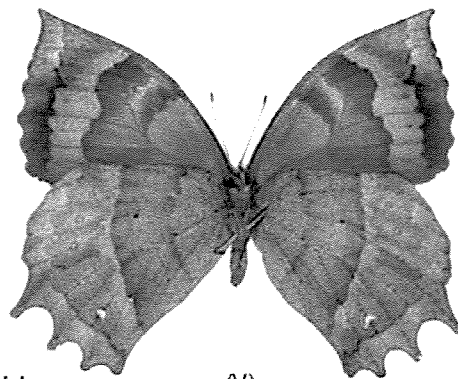


(V)

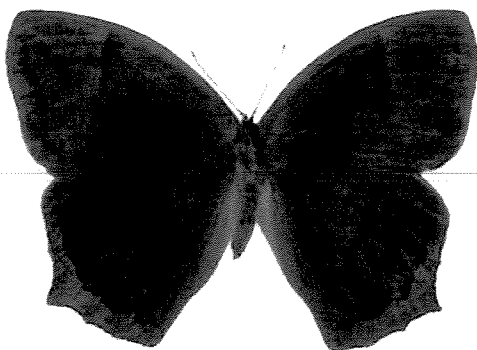


(D)

Taygetis ypthima

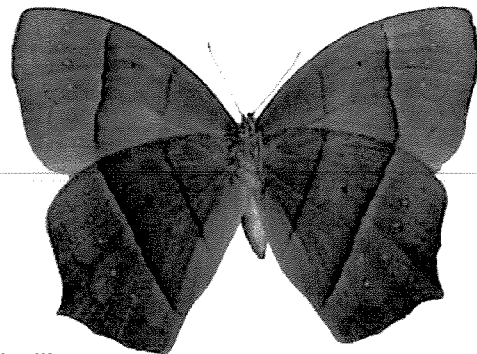


(V)

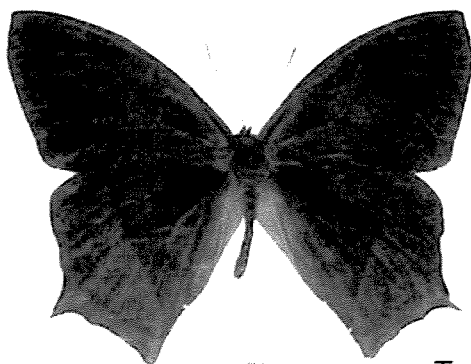


(D)

Taygetis virgilia

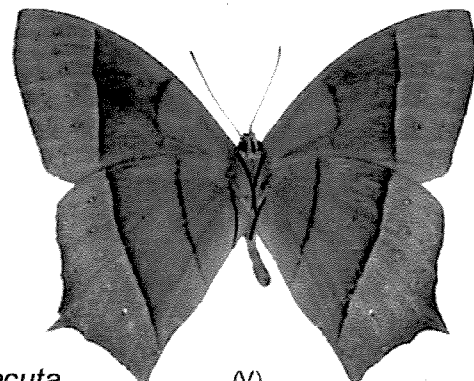


(V)



(D)

Taygetis acuta

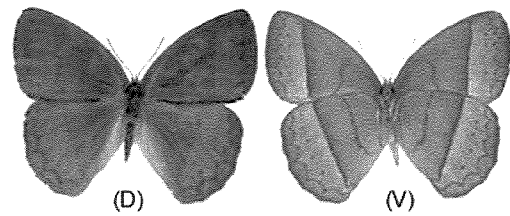


(V)

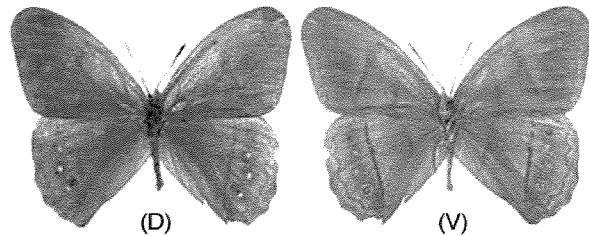
PRANCHA 8: SATYRINAE



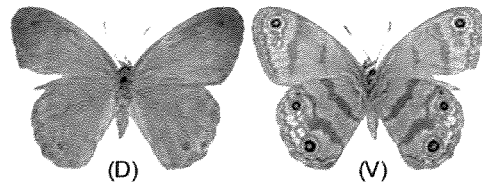
Taydebis peculiaris



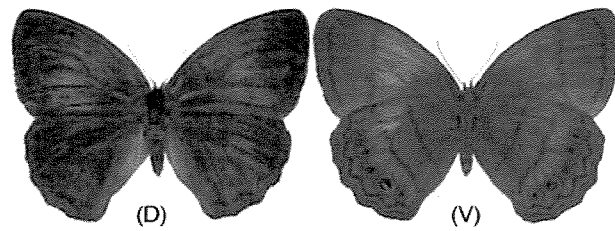
Capronniera abretia



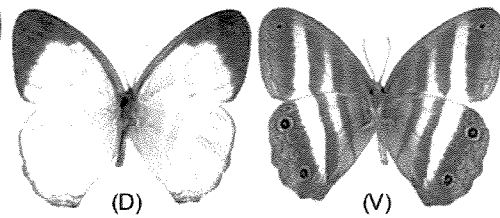
Archeuptychia cluena



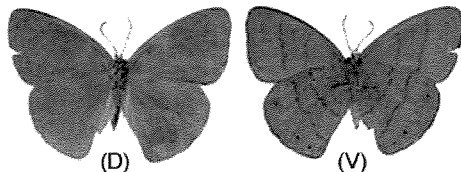
Euptychia ernestina



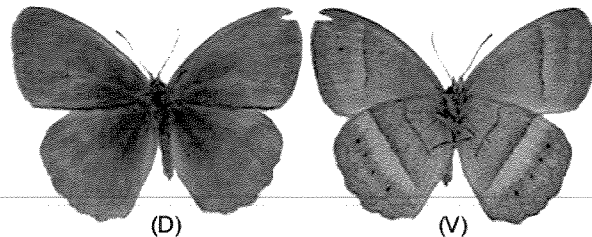
Zischkaia fumata



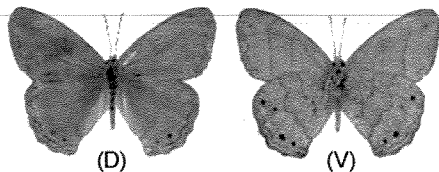
Pareuptychia interjecta



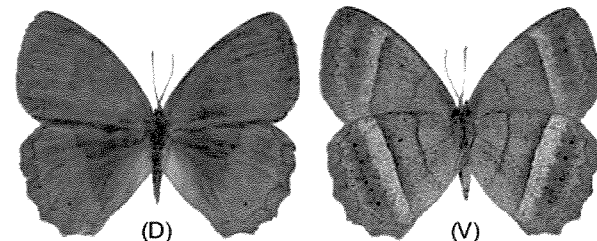
Hermeuptychia hermes



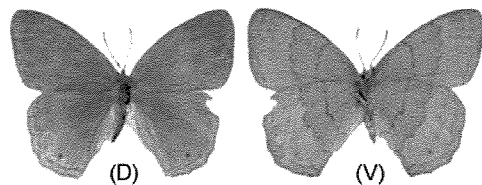
Ypthimoides ochracea



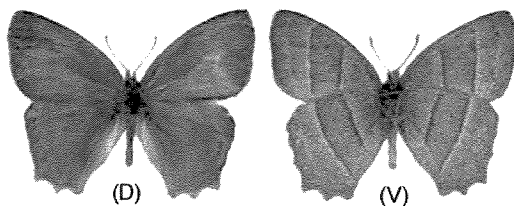
Moneuptychia soter



Ypthimoides ochracea ♀



Parypthimoides phronius

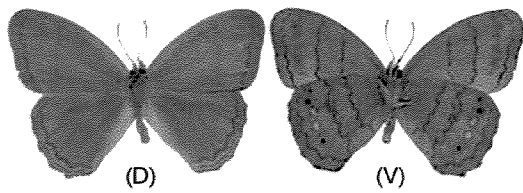


Ypthimoides angularis

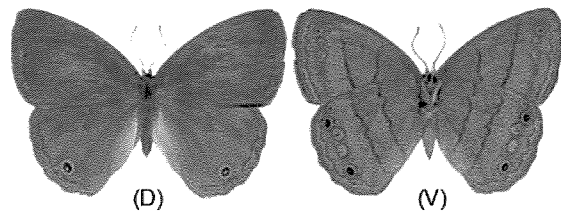


Ypthimoides disaffecta

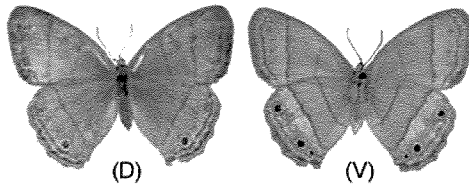
PRANCHA 9: SATYRINAE



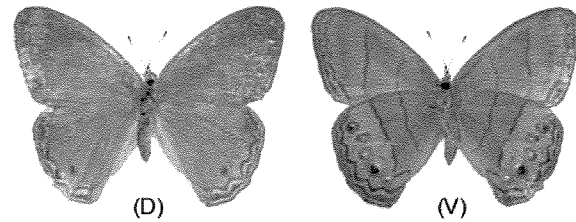
Ypthimoides grimon



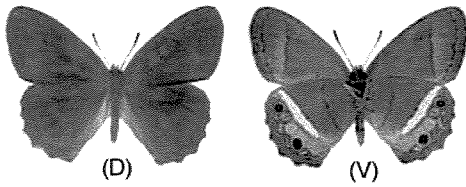
Ypthimoides affinis



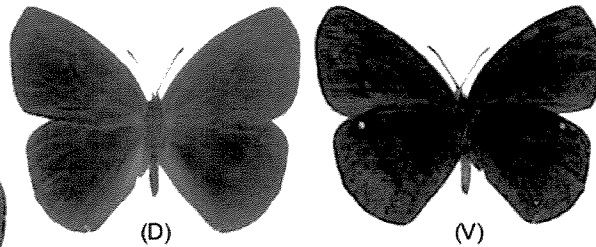
Ypthimoides castrensis ♀



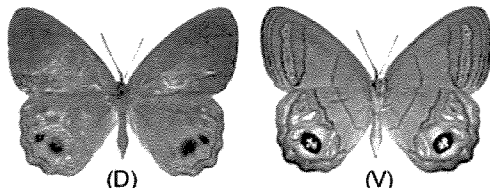
Splendeuptychia doxes



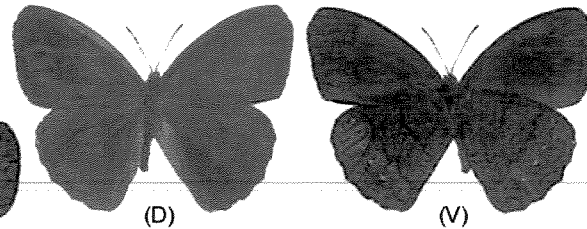
Splendeuptychia ambra



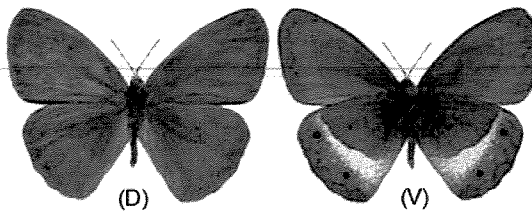
Forsterinaria quantius



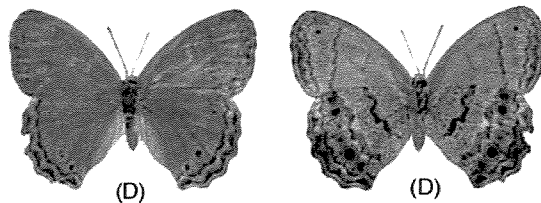
Splendeuptychia hygina



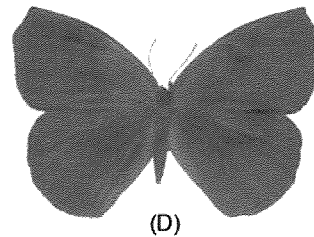
Forsterinaria necys



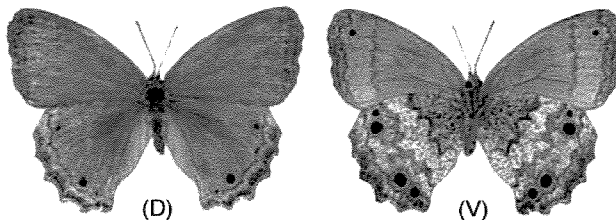
"Euptychia" pronophila



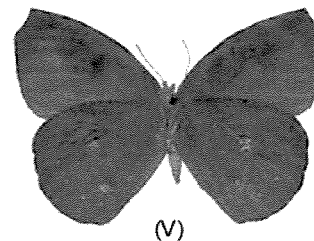
Carminda paeon



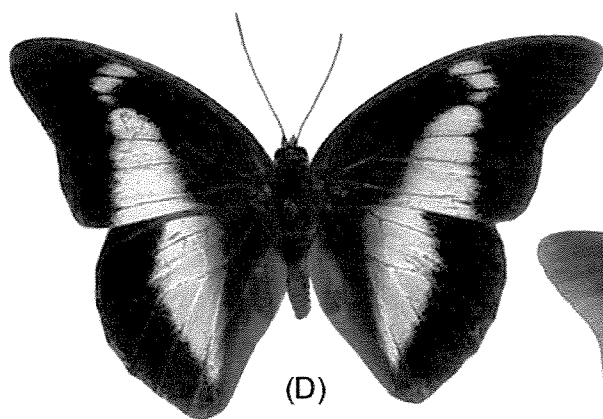
Godartiana muscosa



Carminda griseldis

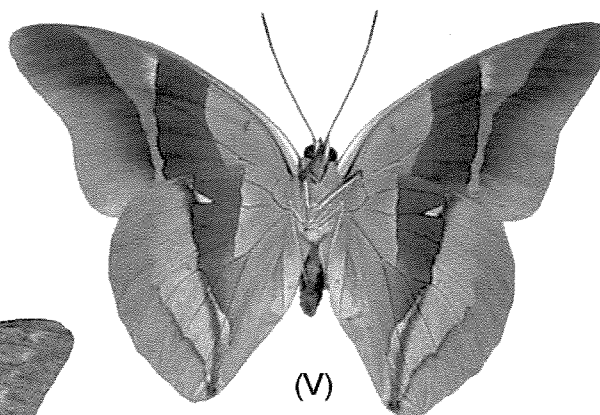


PRANCHA 10: CHARAXINAE



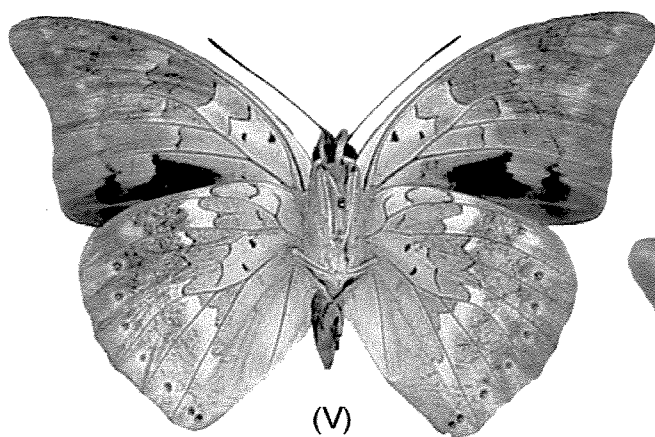
(D)

Archaeoprepona chalciope



(V)

Archaeoprepona chalciope



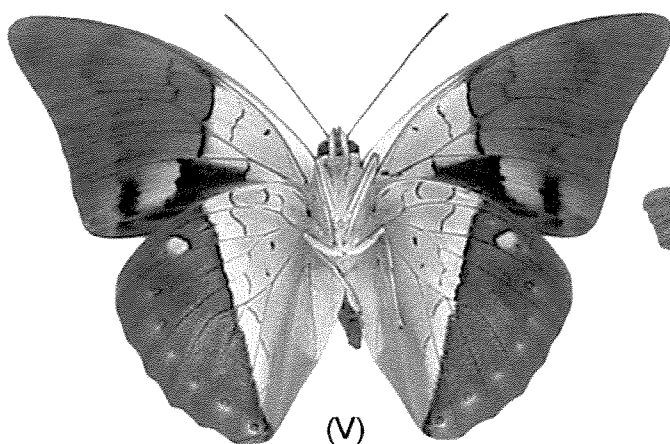
(V)

Archaeoprepona demophoon



(V)

Archaeoprepona demophoon



(V)

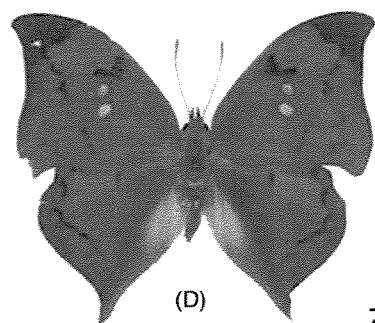
Archaeoprepona amphimachus



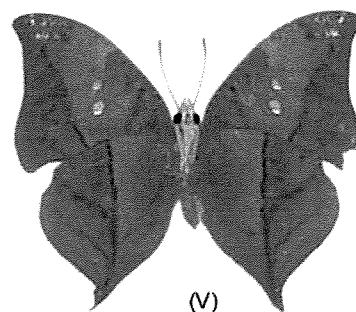
(V)

Prepona pylene

PRANCHA 11: CHARAXINAE



(D)

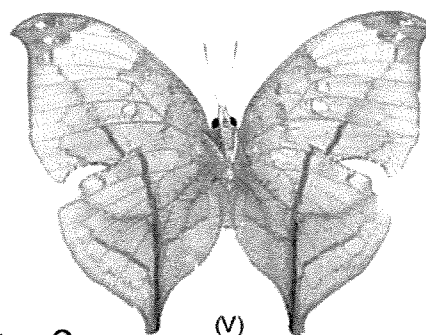


(V)

Zaretis itys

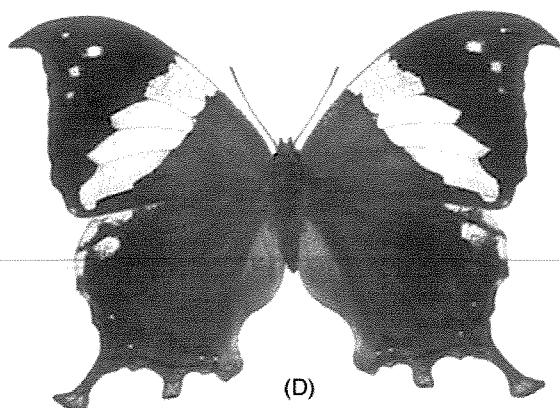


(D)

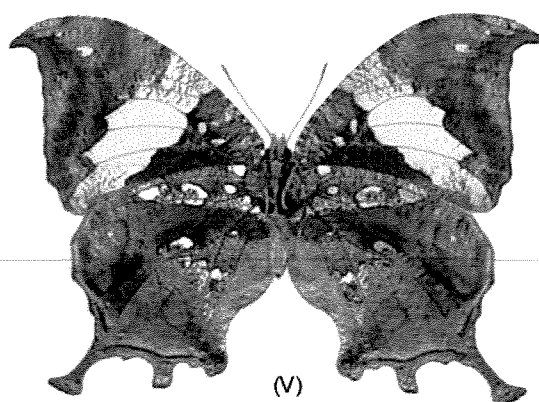


(V)

Zaretis itys ♀



(D)

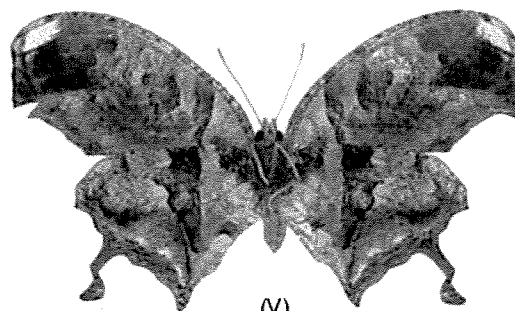


(V)

Hypna clytemnestra



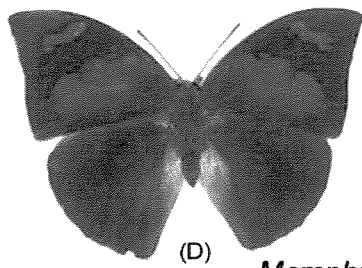
(D)



(V)

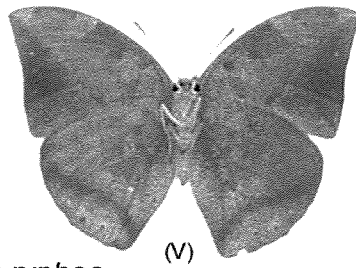
Consul fabius

PRANCHA 12: CHARAXINAE

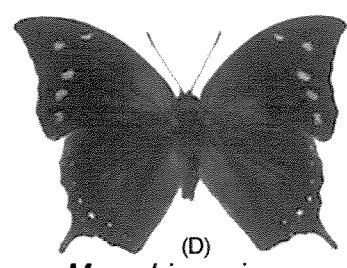


(D)

Memphis ryphea

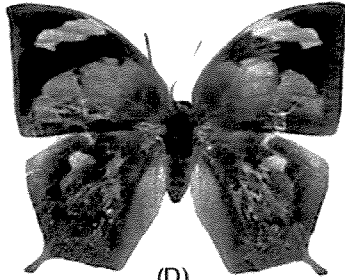


(V)



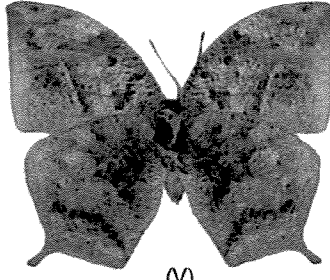
(D)

Memphis arginussa



(D)

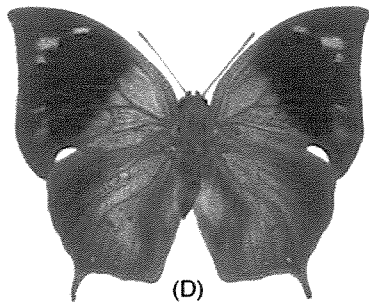
Memphis ryphea ♀



(V)



(V)

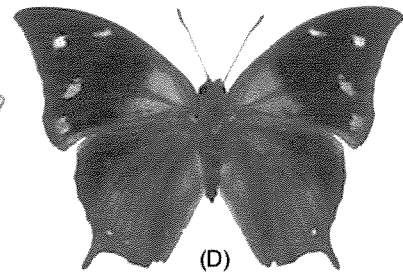


(D)

Memphis morvus

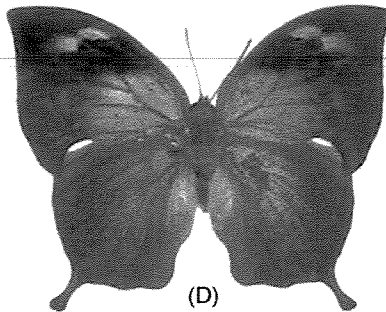


(V)



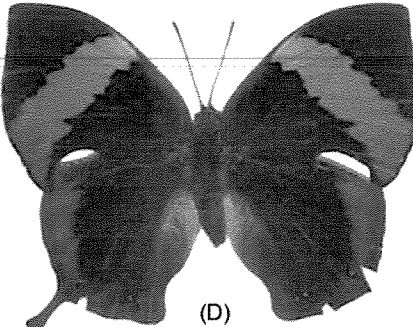
(D)

Memphis appias



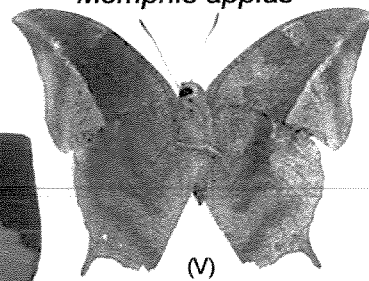
(D)

Memphis morvus ♀

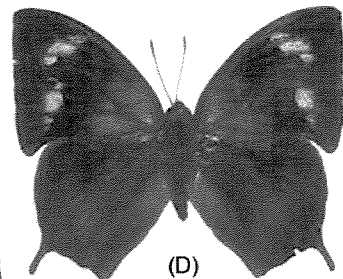


(D)

Memphis philumena ♀

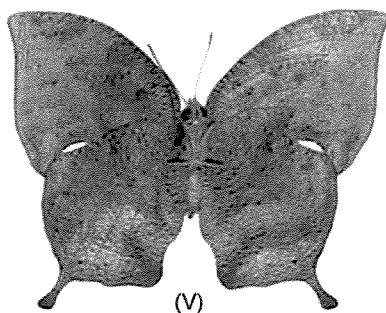


(V)

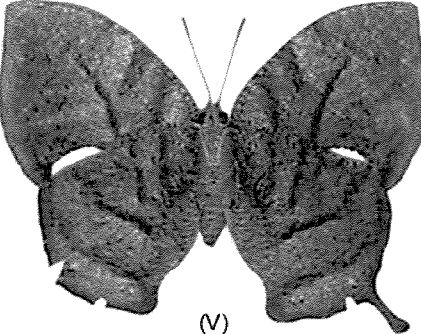


(D)

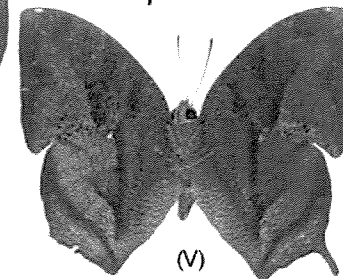
Memphis otrere



(V)

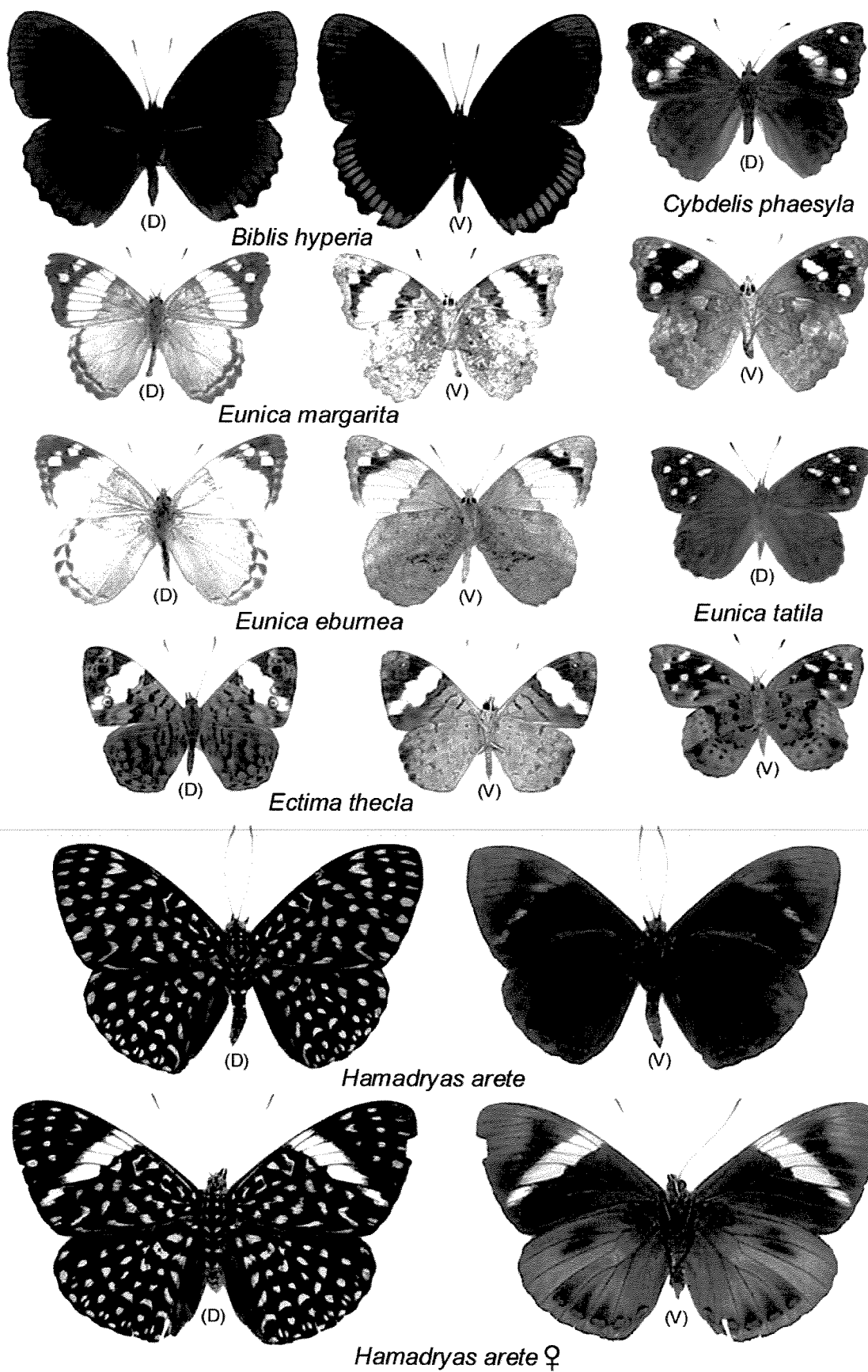


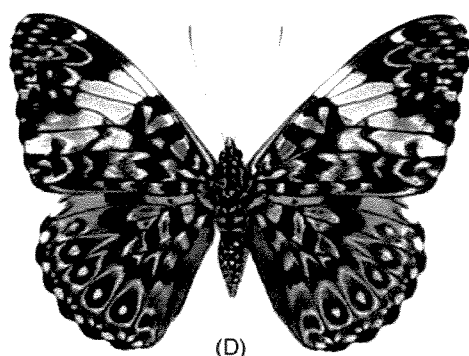
(V)



(V)

PRANCHA 13: BIBLIDINAE



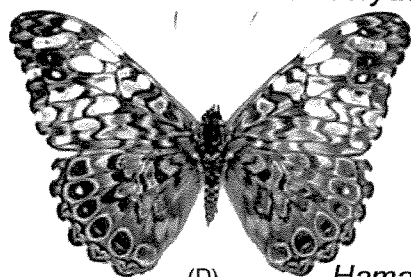


(D)



(V)

Hamadryas amphinome

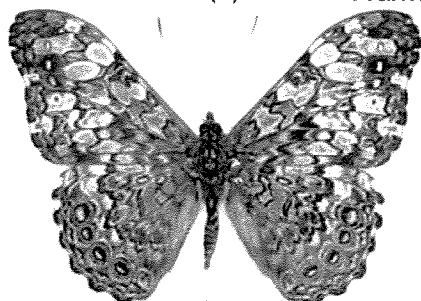


(D)

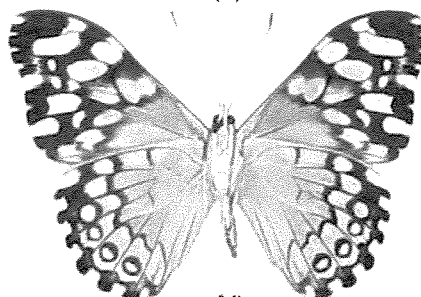


(V)

Hamadryas fornax

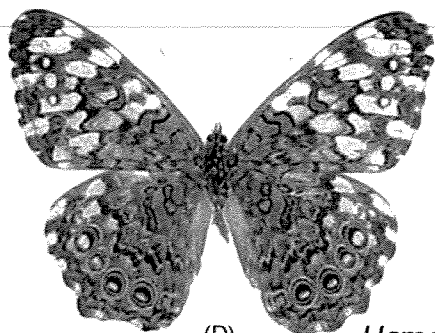


(D)

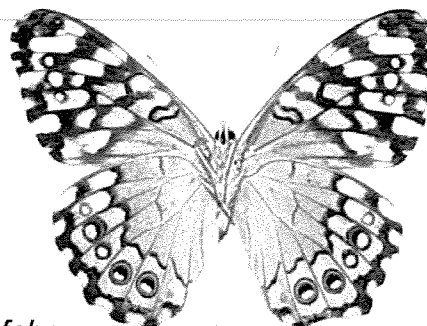


(V)

Hamadryas epinome

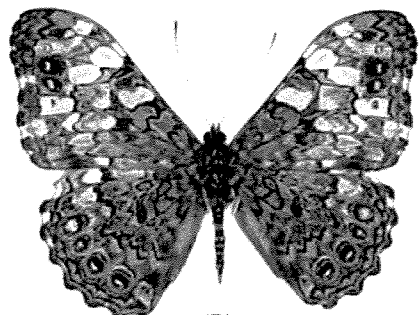


(D)

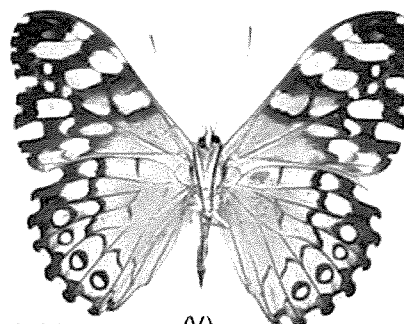


(V)

Hamadryas februa



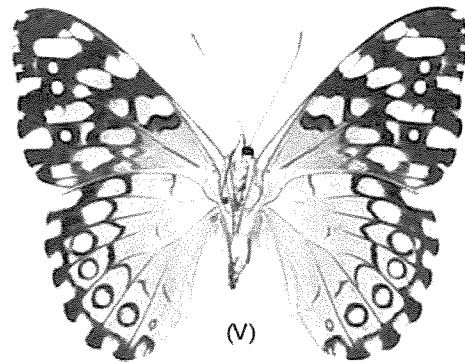
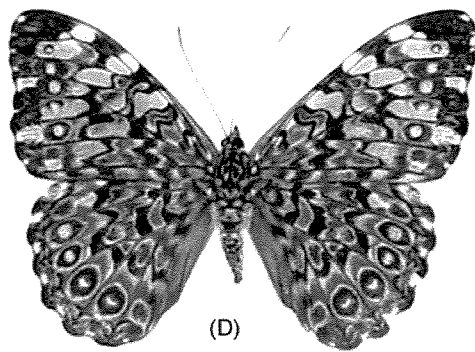
(D)



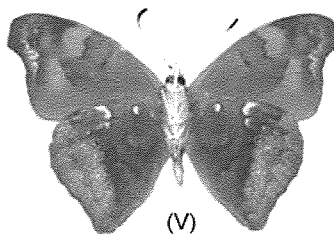
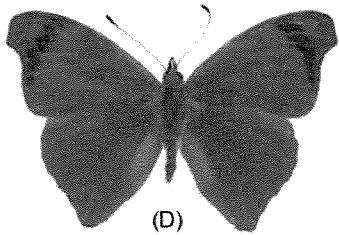
(V)

Hamadryas iphthime

PRANCHA 15: BIBLIDINAE



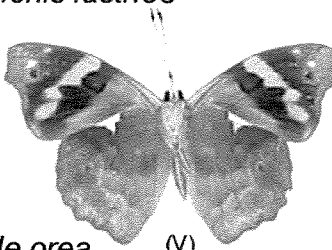
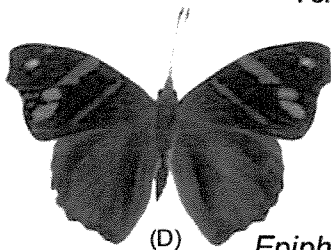
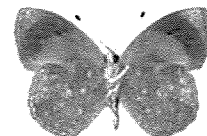
Hamadryas feronia



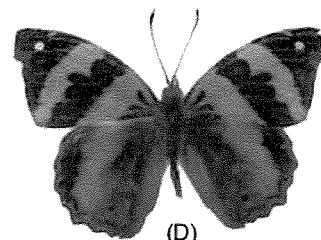
Temenis laothoe



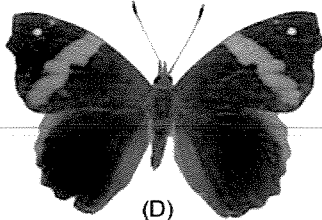
Haematera pyrame



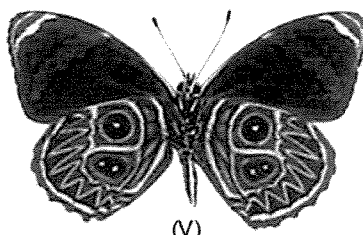
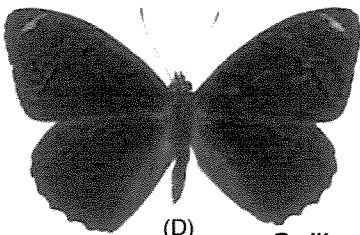
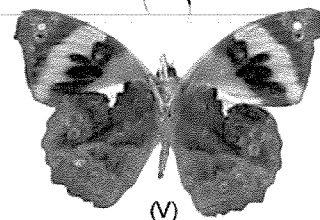
Epiphile orea



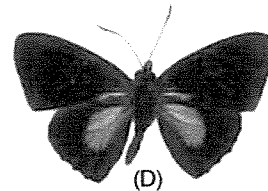
Epiphile huebneri



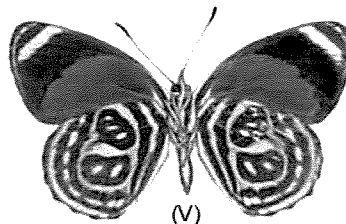
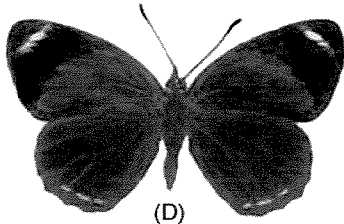
Epiphile orea ♀



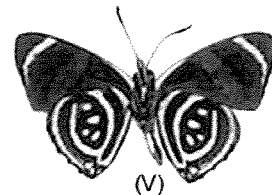
Callicore sorana



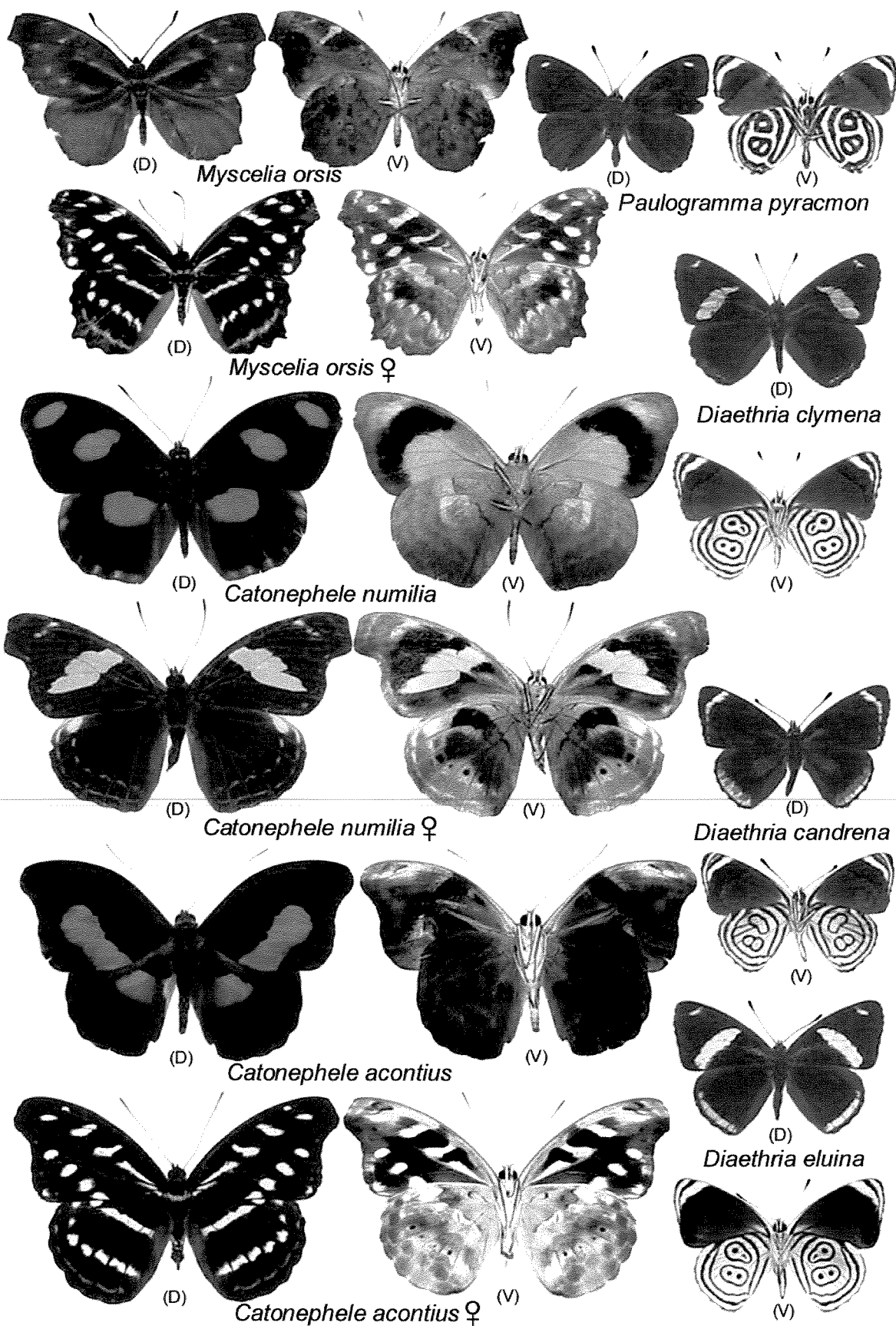
Callicore hydaspes



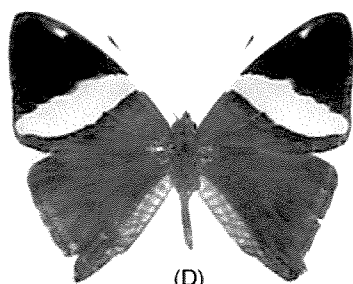
Callicore pygas



PRANCHA 16: BIBLIDINAE



PRANCHA 17: NYMPHALINAE, COLOBURINI

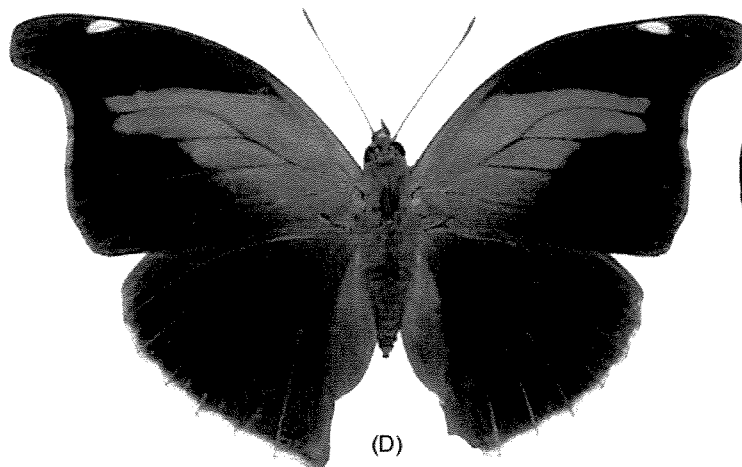


(D)

Colobura dirce

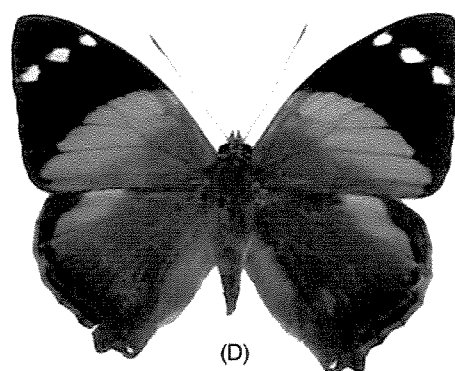


(V)



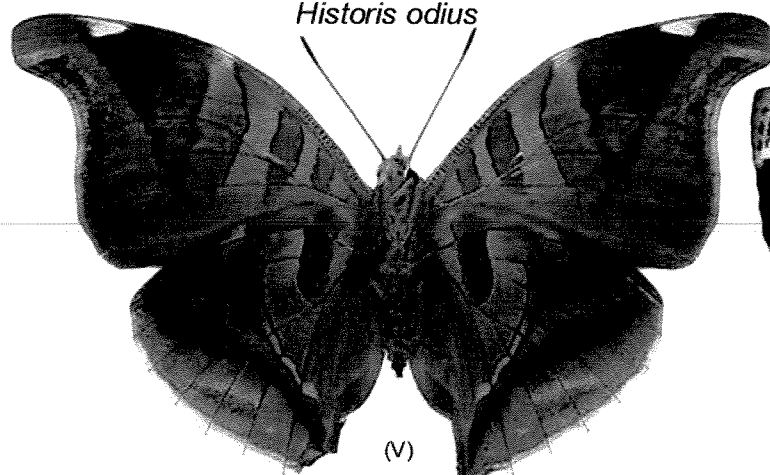
(D)

Historis odius



(D)

Smyrna blomfildia



(V)



(V)



(D)

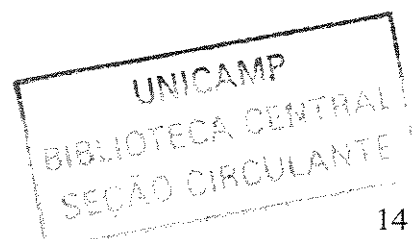
Smyrna blomfildia ♀



(V)

Apêndice 4. Glossário.

Compensação de densidade	Aumento no tamanho populacional em resposta à redução no número de populações competidoras, freqüentemente observado em ilhas (veja MacArthur <i>et al.</i> 1972).
Duplicata (<i>doubleton</i>)	Espécie com dois indivíduos, na amostra de uma das paisagens
Erro do tipo I	Rejeitar uma hipótese nula quando ela é verdadeira
Erro do tipo II	Aceitar uma hipótese nula quando ela é falsa
Espécie única (<i>unique species</i>)	Espécie com apenas um indivíduo, considerando-se ambas paisagens
Filopatria	[De fil(o) + -patr(i)- + -ia] S. f. Zool. Tendência de certos animais a permanecer na área em que nasceram ou a ela retornar (Ferreira, 1999)
Fragmentação	“Fragmentação do habitat é o processo pelo qual uma área grande e contínua de habitat é tanto reduzida em sua área quanto dividida em dois ou mais fragmentos” (Wilcove <i>et al.</i> , 1986)



Fragmento	a) [Do lat. <i>fragmentu</i>.] S. m. 1. Cada um dos pedaços de uma coisa partida ou quebrada. 2. Parte de um todo; pedaço, fração. 3. Parte que resta (...) de qualquer preciosidade (Ferreira, 1999). b) “Uma mancha originada por fragmentação, i.e por sub-divisão, promovida pelo homem, de uma unidade que inicialmente apresentava-se sob forma contínua, como matriz” (Metzger, 2001).
Guilda	Grupo de espécies que são similares quanto ao tipo de recurso que usam (“alfa-guilda” – Wilson, 1999)
Heterocedasticidade de variâncias	Amostras com variâncias estatisticamente desiguais, ou seja, não homogêneas
Liberação competitiva	Expansão do nicho de uma espécie, devido à redução de competição interespecífica (veja Wilson, 1961)
Matriz	“Conjunto de unidades de não-habitat para uma determinada comunidade ou espécie estudada” (Metzger, 2001)
Mistura padronizada para isca	Banana nanica amassada e misturada com caldo de cana na proporção aproximada de 3:1, ou seja 3 quilos de banana com casca para um litro de caldo de cana, acondicionada em garrafas PET por 48 horas no mínimo.

Paisagem	“Mosaico heterogêneo formado por unidades interativas, sendo esta heterogeneidade existente para pelo menos um fator, segundo um observador e numa determinada escala de observação” (Metzger, 2001).
Protandria	Emergência ou maturação de machos antes de fêmeas dentro de uma população, predominante em insetos com populações discretas (veja Wiklund & Fagerström, 1977).
Razão sexual	Número de machos em relação ao número de fêmeas
Tempo de permanência	Número de dias entre a primeira captura e a última recaptura
UA	Unidade amostral, composta por cinco armadilhas não replicadas dispostas linearmente em cada área de amostragem
Unicata (<i>singleton</i>)	Espécie com um indivíduo, na amostra de uma das paisagens
Voltinismo	Padrão da emergência dos adultos ao longo de um período (geralmente com base em um ano)

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ferreira, A.B.H (1999). **Novo dicionário da língua portuguesa** 3.ed. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- MacArthur, R.H., J.M. Diamond, & J.R. Karr (1972). Density compensation in island faunas. **Ecology** 53:330-342.
- Metzger, J.P. (2001). O que é ecologia de paisagens? **Biota Neotropica** 1: ISSN 1676-0611. www.biotaneotropica.org.br
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan, & A.P. Dobson (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. Pp. 237–256 In M.E. Soulé (ed.). **Conservation biology: The science of scarcity and diversity**. Sunderland: Sinauer Associates.
- Wiklund, C. & T. Fagerström (1977). Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. **Oecologia** 31: 153-158.
- Wilson, E.O. (1961). The nature of taxon cycle in the Melanesian ant fauna. **American Naturalist** 95: 169-193.
- Wilson, J.B. (1999). Guilds, functional types and ecological groups. **Oikos** 86: 507-522.