

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia
Departamento de Ecologia

Dinâmica temporal e espacial da comunidade de borboletas
frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado

Geraldo de Brito Freire Júnior
Orientadora: Ivone Rezende Diniz

Brasília, abril de 2015.



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia
Departamento de Ecologia

**Dinâmica temporal e espacial da comunidade de borboletas
frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado**

Geraldo de Brito Freire Júnior

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientadora: Dra. Ivone Rezende Diniz

Brasília, abril de 2015.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pela vida, pela motivação e fascínio em estudar a questões a ela relacionadas. Aos meus pais sr. Geraldo e dona Zete pelo amor incondicional e total apoio em todos os momentos da minha vida. Sem essas pessoas tão amadas não seria possível a realização dessa obra. À minha família, minha irmã querida Cléa e meu cunhado João Neto, aos meus sobrinhos queridos Maurício Alves e João Paulo, à todos eles que compõem a base da minha vida e parte do que eu sou.

Agradeço imensamente a professora Ivone Diniz pelos conhecimentos ofertados sempre com muito amor, pelas oportunidades e por ser um exemplo de orientadora e pesquisadora. Aos colegas de laboratório Cíntia, Scheila, Laurinha, Neuzinha, Marina, Priscila, Ivan Malinov, André Nascimento e Tito. Aos queridos ajudantes de campo que, literalmente, deram o sangue para que esse trabalho acontecesse, são eles: Thayane, João Paulo, Hanna, Camila e Nayara. Ao Ricardo Mattos, pela forte amizade que me ajudou a superar o período do doutorado sanduíche o qual estive longe da família e dos demais amigos. Aos professores do Departamento de Ecologia-UnB pelas discussões científicas e pelo conhecimento adquirido por exemplos que vão além da sala de aula. Ao Jhonatan pelas discussões de análises e comandos do programa R.

Pelas primeiras sugestões sobre o desenho experimental agradeço à professora Helena Castanheira, Alexandre Specht, Onildo Marini e Heloísa Miranda. Pela identificação dos Satyrini, agradeço imensamente ao André Lucci Freitas (UNICAMP). Onildo Marini-Filho, Danilo Ribeiro e Márcio Uehara-Prado trouxeram importantes contribuições logística e teórica para a conclusão desse trabalho.

Agradecimento especial aos amigos engenheiros florestais Fernando Carvalho e Miguel Marinho, responsáveis pelo inventário das infinitas plantas presentes em cada uma das 30 unidades amostrais. Ao biólogo e capoeirista Thiago Ribeiro que ajudou nesse processo.

Ao Lee Dyer, pela inserção no seu grupo de pesquisa na Universidade de Nevada-Reno e no projeto EarthWacth. Aos novos amigos de Reno/Nevada: Angela, Colin, Andrea, Lora, Tara, Gabrielle, Nick, aos Joshs, Patricia, Michael e Celso. Agradeço ao Phill DeVries e Carla Penz pelo agradável encontro em New Orleans

para discussão de questões relacionadas a esse estudo e que certamente contribuíram para o aprimoramento do mesmo.

Aos motoristas Vandélio, Mendes e Mardônio que com muita competência e segurança foram responsáveis por cada uma das várias idas ao campo, meu muito obrigado. Aos colegas de pós-graduação: Clarice, Léo Gaúcho, Samuca, Neander, Luane, Renata, Léo, Ju, Renatinha pelas conversas e sugestões de análises e ajustes no presente trabalho.

À Universidade de Brasília, pelo apoio logístico e financeiro. À CAPES e ao CNPq pela bolsa de doutorado e doutorado-sandwich, respectivamente. À UNR (University of Nevada - Reno) e a todos os membros do EECB (Ecology and Evolution Conservation Biology), professores Lee Dyer, Angela Smilanich, Chris Jeffrey, Chris Feldman, Thomas Parchman, Matt Forister (University of Nevada-Reno) .

A todos meus amigos e amigas, em especial o Fernando Mollo pelas risadas, idas ao campo e aventuras com seu jipe. Ao Márcio Mollo, Karina, Nicolás e Suelem, Alexsandra Sales, Daniel Gadelha pelo multirão para os preparativos das armadilhas. Imensa gratidão à Rafael (Cabeção), amigo que se tornou irmão durante um momento de bastante dificuldade e longe de casa, nunca me esquecerei da sua ajuda.

À minha família da Capoeira, todos sempre acolhedores e queridos em especial: Rubens Bezerra "Formiguinha"; Flávia; Valmir de Moraes "King"; Luís "Marinheiro"; Marisa Mendonça; Antía Vilela; Mirela Dias; Luísa e Tiago Pinheiro; Pedro Constantino e Jorge Ragepo.

Agradeço à dona Maria Aparecida de Oliveira e sr. David Ferreira de Oliveira pelo meu maior presente. Por fim, agradeço o amor, o olhar carinhoso, os sorrisos, a palavra amiga de Nathalia de Oliveira que apareceu trazendo grande felicidade, apoio e a alegria de retornar ao meu país de origem e, dessa maneira, se tornou minha melhor amiga, minha companheira para todas as horas e o meu amor.

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	i
Lista de Tabelas.....	v
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii
Apresentação.....	1
Metodologia Geral	3
Capítulo 1. <i>Variação temporal de borboletas frugívoras (Nymphalidae) no cerrado e na mata de galeria.</i>	
Introdução.....	8
Material e métodos.....	10
Resultados.....	12
Discussão.....	15
Capítulo 2. <i>Importância de Preditores climáticos e fenológicos e do tamanho corporal na dinâmica temporal das borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado</i>	
Introdução.....	46
Material e métodos.....	48
Resultados.....	50
Discussão.....	52
Capítulo 3. <i>Comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do cerrado: dimensões horizontal e vertical</i>	
Introdução.....	74
Material e métodos.....	76
Resultados.....	79
Discussão.....	81
Capítulo 4. <i>Preditores espaciais da estruturação da comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado</i>	
Introdução.....	109
Material e métodos.....	113
Resultados.....	115
Discussão.....	116
Conclusão geral.....	133

Lista de Figuras

Metodologia geral

Figura 1. Dez transecções lineares, contendo três pontos amostrais com duas armadilhas (dossel e sub-bosque), para captura de Nymphalidae, distribuídas em áreas de cerrado *sensu stricto* (C1-C5) e mata de galeria (M1-M5) e vistoriadas de julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF.....5

Capítulo 1. "Variação temporal de borboletas frugívoras (Nymphalidae) no cerrado e na mata de galeria"

Figura 1. Perfil climático (jan/2009 à dez/2013) com base na temperatura mínima e pluviosidade total (média mensal), adquiridos pela estação meteorológica da Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF. Dados disponíveis em (INMET – www.inmet.gov.br).....31

Figura 2. Curvas de rarefação, geradas com 1.000 aleatorizações sem reposição da riqueza observada (Sobs–Mao Tau, em preto) e esperada (Jackknife 1, em cinza) de Nymphalidae capturados de julho/2012 à junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF..32

Figura 3. Abundância de Nymphalidae capturados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF. O pico de abundância está representado pela seta.....33

Figura 4. Abundância das subfamílias e tribos de Nymphalidae capturadas de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF. Os picos de abundância estão representados pelas setas.....34

Figura 5. Distribuição da abundância de Nymphalidae capturada nos períodos seco, chuvoso, e transições chuvoso-seco e seco-chuvoso, de julho/2012 a junho/2013, em áreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e da Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.....35

Figura 6. Distribuição da abundância de Nymphalidae nos períodos climáticos: seco; chuvoso; e transições seco–chuvoso e chuvoso–seco no cerrado *sensu stricto*, na mata de galeria e em ambos, capturados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF. Letras diferentes representam diferenças significativas ($p < 0.05$).....36

Figura 7. Distribuição da riqueza de espécies de Nymphalidae, nos períodos seco, chuvoso, e transições chuvoso-seco e seco-chuvoso, capturados de julho/2012 a junho/2013, em áreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e da Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.....37

Figura 8. Curvas de rarefação da riqueza de espécies de borboletas frugívoras em relação ao número de indivíduos capturados de julho/2012 a junho/2013, em cada período climático no A) cerrado *sensu stricto* e na B) mata de galeria, da Fazenda Água Limpa (FAL) e da Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.....38

Figura 9. Valores de *equabilidade* de Pielou da comunidade de Nymphalidae em dois *habitat*: cerrado *sensu stricto* (cinza claro) e mata de galeria (cinza escuro) em quatro estações climáticas (transição chuva:seca–T.cs; seca; transição

seca:chuva–T.sc; chuva), de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF. Letras diferentes indicam valores dissimilares ($p < 0.05$).....	39
Figura 10. NMDS com base na composição de espécies de Nymphalidae capturados de julho/2012 a junho/2013, nos quatro períodos climáticos: chuva (azul escuro) seca (vermelho) transição chuva-seca (azul claro), transição seca-chuva (preto) em áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> "C" e mata de galeria "M" da Fazenda Água Limpa (FAL). <i>Archeoprepona demophon</i> –A.dem; <i>Morpho helenor</i> –M.hel; e <i>Pariphthimoides poltys</i> –P.pol foram mais abundantes na transição seco-chuvoso e <i>Catonephele acontius</i> – C.aco; <i>Pareuptychia ocirrhoe</i> – P.oci e <i>Temenis laothoe</i> – T.lao na transição chuvoso–seco. Stress: 0.15.....	40
Anexo 1. Lista de espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) capturadas durante quatro períodos climáticos (chuvoso, seco e transições seco–chuvoso "T.s-c" e chuvoso–seco "T.c-s") na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.....	41
Capítulo 2. "Importância de Preditores climáticos e fenológicos e do tamanho corporal na dinâmica temporal das borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado"	
Figura 1. Relação entre abundância relativa de Nymphalidae e umidade relativa do ar (%) de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR) (macroclima da região), Brasília, DF.....	64
Figura 2. Relação entre riqueza de espécies de Nymphalidae e temperatura máxima mensal (°C), de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), (macroclima da região), Brasília, DF.....	65
Figura 3. Relação entre: A) abundância de Morphini e temperatura máxima (°C) ($\log(y) = -11.3 + 0.38 * x$; $p = 0.004$) e B) abundância relativa de Satyrinae e umidade relativa do ar (%) ($\log(y) = 3.48 + 0.23 * x$; $p = 0.013$) na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR) (macroclima da região), Brasília, DF, de julho/2012 a junho/2013.....	66
Figura 4. Informações microclimáticas mensais: A) temperatura máxima (°C) e B) umidade relativa do ar (%), obtidas por seis medidores (HOBO U23–001) de julho/2012 a junho/2013 em três áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> (cer.) e três de mata de galeria (Mata) da Fazenda Água Limpa e da Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.....	67
Figura 5. Abundância de Nymphalidae em função da variação (desvio-padrão–dp) na A) temperatura e C) umidade relativa do ar; Riqueza de espécies de Nymphalidae em função do B) desvio-padrão da temperatura do ar e da D) média da umidade relativa do ar em áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> (círculos cheios) e mata de galeria (círculos vazios). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.....	68
Figura 6. Relação entre a proporção de indivíduos capturados no mês de maior ocorrência e o tamanho corporal (comprimento da asa) de diferentes tribos e subfamílias de Nymphalidae (Bib–Biblidinae; Bra–Brassolini; Cha–Charaxinae; Mor–Morphini; Nym–Nymphalinae; Sat–Satyrinae). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.....	69

- Figura 7.** Relação entre abundância mensal das subfamílias/tribos de Nymphalidae e riqueza de espécies vegetais apresentando frutos zoocóricos maduros a cada mês (A: Satyrinae; B: Charaxinae; C: Nymphalinae; D: Brassolini; E: Biblidinae e F: Morphini). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.....70
- Figura 8.** Sincronia entre abundância de Nymphalidae e fenologia de frutos (GLM deviance) em função do tamanho corporal médio das subfamílias e tribos de Nymphalidae (Blib.: Biblidinae; Bras.: Brassolini; Char.: Charaxinae; Mor.: Morphini e Sat.: Satyrinae;). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.....71
- Capítulo 3.** "*Comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do cerrado: dimensões horizontal e vertical*"
- Figura 1.** Distribuição da abundância total de Nymphalidae entre os A) *Habitat*, B) Dimensão Vertical; a separadamente para o C) cerrado *sensu stricto* e D) mata de galeria, de Julho/2012 a Junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR)99
- Figura 2.** Curvas de rarefação, geradas com 1.000 aleatorizações indicando a riqueza de espécies de borboletas frugívoras em relação ao número de indivíduos capturados no cerrado *sensu stricto* (círculos) e na mata de galeria (triângulos). As barras verticais indicam o intervalo de confiança de 95%.....100
- Figura 3.** Curvas de rarefação, geradas com 1.000 aleatorizações, indicando a riqueza de espécies de borboletas frugívoras em relação à dimensão vertical (sub-bosque: símbolos preenchidos e dossel: símbolos vazios) no A) cerrado *sensu stricto* (círculos) e B) na mata de galeria (triângulos). As barras verticais indicam o intervalo de confiança de 95%.....101
- Figura 4.** Perfis de diversidade de Rényi, representando as comparações entre A) *Habitat*; B) cerrado *sensu stricto* e C) mata de galeria da comunidade de Nymphalidae, de Julho 2012 a Junho 2013 na Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).....102
- Figura 5.** Perfis de equabilidade de Rényi, representando as comparações entre A) *Habitat*; B) cerrado *sensu stricto* e C) mata de galeria da comunidade de Nymphalidae, de Julho 2012 a Junho 2013 na Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).....103
- Figura 6.** NMDS com base na composição de: A) espécies e B) subfamílias e tribos de Nymphalidae na dimensão horizontal (cerrado *sensu stricto*: círculos; e mata de galeria: triângulos) e vertical (sub-bosque: preto e dossel: cinza) da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR). **Espécies** (Stress: 0.13) *Agrias claudina*–Agr; *Catonephelle acontius*–Cat.; *Caligo brasiliensis*–Cal.; *Colobura dirce*–Colob.; *Eunica bellaria*–Euni.; *Hamadryas februa*–H.febr.; *Hamadryas feronia*–H.fer.; *Historis odius*–Hist.; *Memphis moruus*–Mem. **Subfamílias/tribos** (Stress: 0.17) Brassolini–Bras.; Biblidinae–Bib.; Charaxinae–Cha.; Morphini–Mor.; Nymphalinae–Nym.; Preponini–Pre.; Satyrini–Sat.....104
- Anexo 1.** Espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) capturadas no dossel e no sub-bosque do cerrado *sensu stricto* e da mata de galeria, de Julho 2012 a Junho 2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.....105

Capítulo 4. "Preditores espaciais da estruturação da comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado"

- Figura 1.** Associação entre abundância de Nymphalidae ($\log(\text{abundancia}) = 5.38 - 0.16*x$; $p = 0.02$) e altura das armadilhas instaladas no dossel (preto) e sub-bosque (cinza) do cerrado *sensu stricto* (círculos) e da mata de galeria (triângulos) em coletas realizadas de julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR-IBGE), Brasília, DF.....128
- Figura 2.** Associação entre abundância de Nymphalidae e A) Densidade de plantas herbáceas/arbustivas ($\log(\text{abundancia}) = 4.43 + 0.025*x$; $p = 0.002$) e B) Densidade de plantas lenhosas ($\log(\text{abundancia}) = 5.38 - 0.16*x$; $p = 0.02$), de julho/2012 à junho/2013 em cinco áreas de cerrado *sensu stricto* (C1-C5) e cinco áreas de mata de galeria (M1-M5) na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR-IBGE), Brasília, DF.....129
- Figura 3.** Associação entre riqueza de espécies de Nymphalidae e A) densidade de plantas herbáceas/arbustivas ($r^2: 0.5$; $\log(\text{riqueza spp.}) = 3.86 - 0.013*x$; $p = 0.03$) e B) riqueza de espécies lenhosas ($r^2: 0.29$; $\log(\text{riqueza spp.}) = 2.51 + 0.027*x$; $p = 0.04$), julho/2012 a junho/2013 em cinco áreas de cerrado *sensu stricto* (C1-C5) e cinco áreas de mata de galeria (M1-M5) localizadas na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR-IBGE), Brasília, DF.....130
- Figura 4.** NMDS relativo à composição de A) espécies vegetais e B) espécies de Nymphalidae capturadas nas em 15 unidades amostrais no cerrado *sensu stricto* (C1-C5) e na mata de galeria (M1-M5) da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), no cerrado de Brasília, julho/2012 a junho/2013.....131
- Figura 5.** Associação entre as matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis da comunidade de Nymphalidae em relação: A) à comunidade vegetal (Mantel $r^2: 0.67$; $y = -0.21 + 1.07*x$; $p < 0.001$); B) à distância espacial ($r^2: 0.11$; $y = 0.55 + 0.52$; $p < 0.001$) entre os pontos amostrais, no cerrado de Brasília, julho/2012 a junho/2013.....132

Lista de Tabelas

Capítulo 1. "Variação temporal de borboletas frugívoras (*Nymphalidae*) no cerrado e na mata de galeria"

- Tabela 1.** Parâmetros dos modelos lineares mistos (lme), considerando a influência dos *habitat*, períodos climáticos e interação *Habitat*:Períodos na abundância, equabilidade e diversidade de *Nymphalidae*, capturados de julho/2012 à junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF.....28
- Tabela 2.** Resultados da PERMANOVA, obtidos com 1.000 aleatorizações com base na matriz de dissimilaridade de Bray–Curtis, indicando os efeitos do *habitat*, período e interação e entre esses dois fatores na composição de espécies *Nymphalidae*, julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF.....29
- Tabela 3.** Distribuição temporal das 28 espécies de borboletas frugívoras mais abundantes ($N \geq 10$ ind.) na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF, em quatro períodos climáticos: chuva (Ch); seca (Se); transição seco–chuvoso (T.sc) e transição chuvoso–seco (T.cs), valores da análise INDVAL e teste de significância (P), de julho/2012 a junho/2013.....30

Capítulo 2. "Importância de Preditores climáticos e fenológicos e do tamanho corporal na dinâmica temporal das borboletas frugívoras (*Nymphalidae*) do Cerrado"

- Tabela 1.** Parâmetros dos modelos lineares generalizados (GLM) contendo apenas os preditores da abundância e da riqueza de espécies de *Nymphalidae*, mantidos pelo critério de verossimilhança. Nos modelos A) e B) foram utilizados os preditores macroclimáticos (média mensal de temperatura e umidade relativa do ar) e fenológico (riqueza de plantas com frutos maduros), nos modelos C) e D) apenas o tamanho corporal dos *Nymphalidae* (comprimento da asa direita em mm). Dados macroclimáticos foram cedidos pela Estação Meteorológica da Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF, para o período de julho/2012 a junho/2013.....62
- Tabela 2.** Parâmetros dos modelos lineares generalizados da influência do microclima (média e desvio-padrão. da temperatura máxima–°C; e umidade relativa do ar–%) na abundância e a riqueza de espécies dos *Nymphalidae* verificado por seis datalogers (HOBO U23–001) instalados em três pontos amostrais do cerrado *sensu stricto* (C1.1, C2.1 e C3.1) e três da mata de galeria (M1.2; M2.2 e M3.2) da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–D. Dados obtidos de julho/2012 a junho/2013.....63

Capítulo 3. "Comunidade de borboletas frugívoras (*Nymphalidae*) do cerrado: dimensões horizontal e vertical"

- Tabela 1.** Resultado do modelo linear de efeito misto na investigação do efeito do *habitat*, estrato e interação *habitat*:estrato, na abundância de borboletas frugívoras capturadas de Julho/2012 a Junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.....95

Tabela 2. Efeito da dimensão horizontal (<i>Habitat</i>), vertical (dossel e sub-bosque) e da interação entre esses dois fatores (<i>Habitat</i> :Estratos verticais) na estruturação da comunidade com base na composição de (a) espécies e de (b) subfamílias/tribos de Nymphalidae capturadas de julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).....	96
Tabela 3. Distribuição espacial das subfamílias e espécies de borboletas frugívoras com abundância superior do que 10 indivíduos, capturadas em dois estratos verticais (sub-bosque: Sub. e dossel: Dos.) no cerrado <i>sensu stricto</i> e na mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), valores da análise INDVAL e teste de significância (P).....	97
Capítulo 4. " <i>Preditores espaciais da estruturação da comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado</i> "	
Tabela 1. Valores dos modelos lineares generalizados (GLM) do efeito da densidade e da riqueza de plantas lenhosas e herbáceas/subarbustivas na A) abundância e B) riqueza de Nymphalidae, julho/2012 a junho/2013 em áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> e mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR–IBGE), Brasília, DF.....	127

RESUMO

O presente estudo é inovador porque além de determinar os padrões da dinâmica temporal e espacial dos Nymphalidae no Cerrado relacionou os mecanismos (preditores) que melhor explicam esses padrões. As borboletas frugívoras foram capturadas de julho/2012 a junho/2013 em 60 armadilhas igualmente distribuídas em duas alturas (dossel e sub-bosque) no cerrado *sensu stricto* e na mata de galeria das proximidades de Brasília-DF. Foram capturadas 3.459 borboletas de 62 espécies. Em geral os meses mais quentes e úmidos (mar-abr) foram aqueles com maior abundância e riqueza de borboletas. Borboletas grandes foram temporalmente mais restritas e ocorreram em maior sincronia com a oferta ótima de recurso alimentar do que seus relativos menores. No cerrado *sensu stricto* houve maior variação temporal da abundância e da riqueza de espécies do que na mata de galeria. Maior abundância e a riqueza de borboletas estiveram associadas às menores variações de temperatura e umidade do ar em micro-escala. Na mata de galeria, houve maior substituição de espécies ao longo do tempo do que no cerrado *sensu stricto*. O presente estudo mostra que a variação na diversidade temporal dos Nymphalidae é influenciada por uma série de fatores, muitas vezes dependentes e é bem mais complexa do que a simples associação da dinâmica dos Nymphalidae com as variáveis climáticas regionais. Com relação às variações espaciais, mais borboletas foram capturadas próximo ao solo do que no dossel como também no cerrado *sensu stricto* do que na mata de galeria. Maior riqueza de espécies ocorreu na mata de galeria (55 spp.) do que no cerrado *sensu stricto* (34 spp.). A composição de espécies de Nymphalidae foi distinta na dimensão horizontal (mata de galeria e cerrado *sensu stricto*) e, na mata de galeria, foram observadas comunidades distintas na dimensão vertical (dossel e sub-bosque). A altura das armadilhas influenciou negativamente a abundância de Nymphalidae. Áreas com maior densidade de plantas herbáceas foram aquelas com maior abundância de borboletas. Áreas com maior densidade de plantas lenhosas estiveram associadas à maior riqueza de espécies de Nymphalidae. O presente estudo ressalta a heterogeneidade de *habitat* como um importante componente de diversidade dessas borboletas no Cerrado. A dimensão vertical, até então negligenciada em estudos prévios no Cerrado, é determinante para a estruturação da comunidade de Nymphalidae na mata de galeria e contribui para a maior riqueza de espécies nesse *habitat*. Vale ressaltar que a riqueza e a composição de espécies vegetais, além da distância espacial, em menor porção, foram determinantes para a estruturação da comunidade dessas borboletas. Assim, as matas de galeria, especialmente heterogêneas nas dimensões horizontal e vertical, agrupam maior parte da diversidade de borboletas observadas nesse estudo e devem ser priorizadas frente à intensa transformação da paisagem nesse bioma.

ABSTRACT

This study is innovative to the field of community ecology by describing spatial and temporal dynamics of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) in Cerrado, and defining relationships among the predictors that better explain these patterns. The Nymphalidae were captured from July/2012 to June/2013 in 60 bait-traps equally distributed into different vertical strata (canopy and understory) in areas of cerrado *sensu stricto* (savanna-like vegetation) and gallery forests around Brasilia, Brazil. A total of 3,459 butterflies from 62 species were captured. Generally, warmer and humid months (Apr-Mar) were related to higher Nymphalidae abundance and species richness. Larger butterflies were temporally more restricted and more related to periods of optimum food resource availability (ripe fruits) than smaller butterflies. Butterfly abundance and species richness showed higher temporal variation in savanna areas than gallery forest areas. Additionally, these variables were related to periods of lower variation in air temperature and humidity in a micro-scale. In gallery forest areas there was higher temporal species composition turnover than in savanna sites. This study also showed that the temporal diversity pattern in Nymphalidae is influenced by a number of factors, often inter-dependent. Regarding the spatial dynamics, there was a higher abundance of butterflies in the understory than in the canopy, and also in the savanna areas than in the gallery forest areas. Higher species richness was observed in the gallery forest (55 spp.) than in the savanna areas (34 spp.). A distinct community structure was observed in each savanna and gallery forest and between canopy and understory in the gallery forest. The butterfly abundance was negatively influenced by the height where the traps were installed. Butterfly abundance was positively correlated to higher herbaceous plant density, and species richness was correlated to higher woody plant density. This study highlights the *habitat* heterogeneity as an important factor that promotes high butterfly diversity in the Cerrado biome. The vertical dimension of the gallery forest is crucial to the understanding of the spatial species turnover, and contributes to the higher butterfly diversity in this *habitat* compared to the savanna areas. Besides the spatial distance, plant species composition was important in structuring the butterfly community. Thus, the gallery forests, as an heterogeneous *habitat* at the vertical and horizontal dimensions, contain most of the butterfly diversity and need to be protected against the intense landscape conversion in this biome.

APRESENTAÇÃO

Dos temas que mais despertam a minha atenção estão aqueles acerca da diversidade animal, dos mecanismos que levam aos diferentes padrões de biodiversidade, da influência da heterogeneidade do espaço físico na seleção das espécies que ali habitam, e sobre a variação no tempo, como as comunidades animais estão associadas ao clima, às diferenças na paisagem e à fenologia das plantas.

A alta diversidade de espécies somada à facilidade de captura, a composição de espécies que responde aos distúrbios ambientais e aos diferentes graus de fragmentação da paisagem, são atributos que fazem das borboletas frugívoras (Nymphalidae) ótimos modelos para estudos ecológicos (DeVries *et al.* 1997; DeVries & Walla 2001; Hamer *et al.* 2005; Uehara–Prado *et al.* 2007; Ribeiro *et al.* 2012).

Os Nymphalidae compreendem as subfamílias Biblidinae, Satyrinae (Satyrini, Brassolini e Morphini), Charaxinae e a tribo Coeini (Nymphalinae), as quais se alimentam quase que exclusivamente de frutos em decomposição no solo e da seiva de plantas. Possuem, cerca de 5.000 espécies e destaca-se como a mais rica dentre as borboletas, especialmente na região Neotropical onde existem aproximadamente 2.000 espécies (DeVries 1987).

Dos estudos realizados no Brasil merecem destaque aqueles acerca da dinâmica espacial e temporal dessas borboletas na Mata Atlântica (Brown *et al.* 2000; Ribeiro *et al.* 2010; Uehara–Prado *et al.* 2007, Santos 2013) e na Floresta Amazônica (Barlow *et al.* 2007; Ribeiro *et al.* 2012) os quais geraram informações importantes sobre a distribuição espacial nas dimensões horizontal (diferentes tipos de *habitat*) e vertical (dossel e sub-bosque), além da dinâmica temporal dessas borboletas. Embora alguns trabalhos envolvendo os Nymphalidae tenham sido desenvolvidos no Cerrado (Pinheiro & Ortiz 1992; Marini–Filho & Martins 2010; Silva *et al.* 2011), até a

presente data não temos conhecimento sobre como os Nymphalidae estão distribuídos na dimensão vertical do Cerrado, e ainda é necessário um maior aprofundamento nas questões sobre os mecanismos que atuam sobre alta diversidade dessas borboletas ao longo do tempo e do espaço físico nesse bioma.

Com esse objetivo, o presente estudo propõe responder em quatro capítulos como os Nymphalidae estão distribuídos ao longo do tempo, qual a influência do espaço físico e ainda quais os mecanismos promotores da alta diversidade de espécies de borboletas no Cerrado.

O **primeiro capítulo**, intitulado "*Variação temporal de borboletas frugívoras (Nymphalidae) no cerrado e na mata de galeria*" teve como objetivo descrever a dinâmica temporal dessas borboletas, comparando os resultados com os previamente encontrados para o Cerrado e para outros biomas. Discute ainda, a influência de dois *habitat* do Cerrado (*cerrado sensu stricto* e mata de galeria) sobre a dinâmica temporal dessas borboletas.

O **segundo capítulo** "*Importância de Preditores climáticos e fenológicos e do tamanho corporal na dinâmica temporal das borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado*" discute os mecanismos que levam às diferenças temporais ao nível de subfamília, tribos e espécies já descritas no capítulo anterior. Testa a influência das variáveis climáticas em macro e micro-escala, o efeito do tamanho corporal e da oferta de recurso alimentar sobre a dinâmica temporal dos Nymphalidae.

O **terceiro capítulo** "*Comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do cerrado: dimensões horizontal e vertical*" é inovador ao descrever a dinâmica espacial dessas borboletas nas dimensões horizontal e vertical do Cerrado, questão até então negligenciada em estudos prévios para esse bioma. Testa a hipótese da

heterogeneidade de *habitat* como promotora da alta diversidade de borboletas frugívoras.

Por fim, o **quarto capítulo** "*Preditores espaciais da estruturação da comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do cerrado*" discute os mecanismos causadores das diferenças espaciais na comunidade de borboletas frugívoras, já mencionadas no capítulo anterior. Testa como a diversidade vegetal, a heterogeneidade ambiental e a distância espacial entre as unidades amostrais estão relacionadas à alta diversidade e à composição diferenciada de espécies de Nymphalidae nos *habitat* do Cerrado.

METODOLOGIA GERAL

Local de estudo

O estudo foi realizado de julho/2012 a junho/2013 em áreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria na Fazenda Água Limpa (FAL - 4.500ha) (15°57'03''S e 47°56'17''W) e na Reserva Ecológica do Roncador RECOR-IBGE (1.350ha) (15°56'23''S e 47°56'26''W). O local de estudo está inserido em uma área de aproximadamente 10.000ha de área protegida composta por três reservas ambientais: FAL, RECOR e Jardim Botânico de Brasília (JBB) (Fonseca & Silva Júnior 2004). A precipitação anual tipicamente varia de 1.400 a 1.500 mm, com os maiores volumes de chuvas distribuídos, principalmente, entre os meses de outubro a março (Castro *et al.* 1994; Silva *et al.* 2008).

Método de coleta de Nymphalidae

Em cada fisionomia foram selecionados 15 pontos, distribuídos em cinco transecções lineares de 200m de comprimento, instaladas de modo a abranger uma representativa variação da estrutura florística desses ambientes. Em cada ponto foram

instaladas duas armadilhas (Van Someren–Rydon: 125 cm de comprimento por 35 cm de diâmetro), uma no dossel ($\geq 8\text{m}$) e outra no sub-bosque (1,5m) distantes. Cada ponto esteve, no mínimo, 100 metros uns dos outros em cada transecção. Dessa maneira, 30 armadilhas foram instaladas nas cinco transecções lineares de cada fitofisionomia, totalizando 60 armadilhas (Figura 1). Cada transecção linear esteve, no mínimo, 1 km distante uma das outras. Essa distância foi respeitada de modo a garantir a independência das unidades amostrais uma vez que, em estudo recente, a distância máxima de dispersão dessas borboletas foi de 870m (Marini-Filho & Martins 2010; Tufto *et al.* 2012).

Foram utilizadas iscas de atração preparadas com bananas fermentadas em caldo de cana por 48 horas em cada armadilha. A coleta dos Nymphalidae foi realizada nos seis dias da primeira semana de cada mês, tanto no cerrado *sensu stricto* quanto na mata de galeria. As armadilhas foram revisadas em intervalos de 48h e, dessa forma, as borboletas foram capturadas nesses dois ambientes em dias alternados. A renovação das iscas ocorreu 48h após a instalação das armadilhas, de acordo com o protocolo de coleta de DeVries *et al.* (1999) e DeVries & Walla (2001).

A cada vistoria, os Nymphalidae foram capturados e armazenados em envelopes contendo todas as informações pertinentes da amostra. As borboletas foram identificadas em espécies, por comparação com exemplares existentes na Coleção local, pela literatura e consulta de especialista (André Lucci Freitas – UNICAMP). As espécies ainda não descritas ou não identificadas foram classificadas por morfoespécies. Todo o material foi depositado na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasil.

Das espécies capturadas no estudo, aquelas com mais de 100 indivíduos foram consideradas abundantes, as com abundância entre 24 e 95 indivíduos foram

consideradas intermediárias, e aquelas com menos de 15 indivíduos capturados foram consideradas pouco frequentes.



Figura 1. Dez transecções lineares, contendo três pontos amostrais com duas armadilhas (dossel e sub-bosque), para captura de Nymphalidae, distribuídas em áreas de cerrado *sensu stricto* (C1-C5) e mata de galeria (M1-M5) e vistoriadas de julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF

Capítulo 1. Variação temporal de borboletas frugívoras
(Nymphalidae) no cerrado e na mata de galeria

Resumo: O Cerrado é formado por várias fitofisionomias e o cerrado *sensu stricto* (savana) é a mais comum. Apresenta um período seco intenso e prolongado, o que impõe dificuldades à sobrevivência de organismos. O período chuvoso, no entanto, é quando ocorre maior abundância e riqueza de insetos, incluindo os lepidópteros. No Brasil, a maioria dos estudos sobre sazonalidade dos Nymphalidae foi desenvolvido em outros biomas, assim, há uma lacuna no conhecimento acerca da distribuição temporal desse *taxa* no Cerrado. Os objetivos desse trabalho foram: 1) comparar a dinâmica temporal dos Nymphalidae do Cerrado com o encontrado em outros biomas e 2) descrever a dinâmica temporal dessas borboletas em dois *habitat* do Cerrado, cerrado *sensu stricto* (vegetação tipo savana) e mata de galeria. Sessenta armadilhas foram distribuídas em dois *habitat*, em duas alturas (sub-bosque e dossel) e acompanhadas por seis dias a cada mês, em um ano. Foram capturadas 3.459 borboletas de 62 espécies. O período de transição chuvoso–seco foi quando a maior captura de indivíduos e espécies, e menor equabilidade na distribuição da abundância dos Nymphalidae foi encontrada. Não houve variação significativa nos valores de diversidade ao longo do tempo. Conjuntos distintos de espécies de borboletas foram observados em cada *habitat*, com maior substituição temporal na mata de galeria. O período seco e o efeito do clima na fenologia das plantas, além dos fatores estruturais do ambiente são determinantes da dinâmica temporal observada para os Nymphalidae do Cerrado e em comparação às demais regiões. A composição estrutural e florística, as características fenológicas das plantas da mata de galeria, e o requerimento biológico desses ninfalídeos são fatores que explicam a maior substituição de espécies nesse tipo de vegetação em comparação com o cerrado *sensu stricto*.

Palavras–chaves: clima, comunidade, diversidade, fitofisionomia, riqueza de espécies, sazonalidade.

INTRODUÇÃO

O bioma Cerrado, savana brasileira, já representou 22% do território nacional e suas características foram determinadas pelo clima, fertilidade do solo e antigas e frequentes queimadas (Eiten 1972; Oliveira-Filho & Ratter 1995, 2002). Possui um período seco pronunciado e intenso que impõe dificuldades à vida das comunidades animais (Marquis *et al.* 2002). A disponibilidade de água no ambiente é um dos principais determinantes dos ciclos de crescimento e padrões fenológicos de flores e frutos das plantas do Cerrado, aumentando e diminuindo a disponibilidade destes recursos alimentares, o que afeta a distribuição temporal das comunidades animais, especialmente dos insetos (Pinheiro *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011b).

Estudos desenvolvidos no cerrado do Brasil central, indicam a transição entre os períodos seco e chuvoso (setembro–novembro) como o período de maior abundância de insetos, seguido por uma redução de dezembro a agosto (Silva *et al.* 2011b). Entretanto esse padrão não é constante para as diferentes ordens de insetos (Pinheiro *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011b). Coleoptera e Lepidoptera são mais abundantes no período chuvoso e geralmente respondem positivamente ao aumento da temperatura e da pluviosidade mensal (Silva *et al.* 2011b), Hymenoptera é mais frequente no final do período seco (Pinheiro *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011b), e lagartas de Lepidoptera mais comuns durante a primeira metade do período seco (Morais *et al.* 1999). Outras ordens como Orthoptera, Hemiptera e Diptera ocorrem mais homoganeamente durante o ano (Pinheiro *et al.* 2002).

As borboletas frugívoras (Nymphalidae) são bastante utilizadas como organismos modelos em estudos ecológicos na região Neotropical (DeVries & Walla 2001), incluindo o Brasil (Brown Jr. & Freitas 2000; DeVries & Walla 2001; Uehara–Prado *et al.* 2007), como consequência, a distribuição temporal dessa família é bem

estabelecida, especialmente para regiões de Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2010; Ribeiro & Freitas 2011) e Floresta Amazônica equatorial (DeVries *et al.* 1997, 2011; DeVries & Walla 2001). De modo geral, os Nymphalidae estão distribuídos heterogeneamente ao longo do tempo e apresentam dois picos de abundância durante o ano, o primeiro entre setembro e outubro (final do período seco) e o segundo entre fevereiro e março (final do período chuvoso) (Ribeiro *et al.* 2010). No entanto, são percebidas variações na distribuição temporal das subfamílias de Nymphalidae e o tamanho corporal das espécies destaca-se como um importante preditor dessas diferenças. Subfamílias que apresentam espécies de menor tamanho corporal ocorrem de forma mais homogênea ao longo do ano quando comparada àquelas de maior tamanho corporal (Ribeiro & Freitas 2011).

Embora a dinâmica temporal dos Nymphalidae seja bem conhecida para as florestas Neotropicais, como por exemplo, Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2010; Ribeiro & Freitas 2011) e Floresta Amazônica (DeVries & Walla 2001; DeVries 2012), sua distribuição para o bioma Cerrado ainda carece de ser investigada. Assim, o presente estudo teve como objetivos: 1) identificar e enfatizar as diferenças ou semelhanças nos padrões de distribuição temporal nas subfamílias, tribos e espécies de Nymphalidae, em comparação aos outros biomas; 2) descrever a variação temporal dos Nymphalidae em dois ambientes do Cerrado (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria); com atenção especial na influência da estrutura do *habitat* nessa dinâmica temporal.

Com base em estudos prévios, esperamos que a abundância relativa de Nymphalidae no Cerrado apresente dois picos ao longo do ano, associados à períodos quentes e úmidos (como em outros biomas brasileiros). Caso isso não ocorra, espera-se que peculiaridades climáticas do Cerrado sejam importantes para explicação das

potenciais diferenças na dinâmica temporal dos Nymphalidae no Cerrado comparado aos outros biomas. Quanto ao efeito da estrutura do *habitat* sobre a dinâmica temporal dessas borboletas no Cerrado, espera-se uma menor variação na dinâmica temporal dos Nymphalidae na mata de galeria comparado ao cerrado *sensu stricto* uma vez que a cobertura de dossel mais densa na mata de galeria promove maior sombreamento (Kanegae *et al.* 2000) e estabilidade microclimática, reforçando a idéia de menor variação temporal na comunidade de insetos nesse *habitat* em comparação com seus relativos encontrados no cerrado *sensu stricto* (Diniz & Kitayama 1998; Tidon 2006; Scherrer *et al.* 2013).

MATERIAL E MÉTODOS

Períodos climáticos e descritores da comunidade

A transição entre os períodos seco e chuvoso (T.sc.: setembro, outubro e novembro) e entre os períodos chuvoso e seco (T.cs.: março, abril e maio) foram determinadas com base no perfil climático da região nos últimos oito anos. Assim, a dinâmica temporal dos Nymphalidae foi analisada ao longo de quatro estações: chuvosa (dezembro–fevereiro); T.cs, seca (junho–agosto) e T.sc (Figura 1)

Curvas de rarefação com base nos valores de (*MaoTau*) e (*Jackknife1*), foram geradas com 1.000 aleatorizações sem reposição, e utilizadas para verificar e comparar a riqueza de espécies nos quatro períodos climáticos. Essas curvas foram feitas no programa EstimateS (Colwell 2005). O estimador *Jackknife* é amplamente utilizado na literatura, dado o bom desempenho e eficiência frente aos outros estimadores, além de possuir menor viés e baixa dependência quanto ao tamanho amostral (Colwell 2005). Os valores de riqueza observada (Sobs–*MaoTau*) foram utilizados para comparar os quatro períodos climáticos no cerrado *sensu stricto* e na

mata de galeria (Colwell 2005). A variação temporal na comunidade de Nymphalidae foi avaliada em cinco critérios: *abundância* (número de indivíduos capturados), *riqueza de espécies* (número de espécies observado - *Mao Tau*; e esperado - *Jackknife1*), *equabilidade* (J de Pielou), *diversidade* (índice de Shannon–Wiener) e *composição de espécies* (identidade taxonômica).

O índice de *equabilidade* de Pielou fornece valores que vão de 0 a 1 e representam o grau de homogeneidade na distribuição da abundância das espécies em uma comunidade. Valores próximos a zero indicam distribuição heterogênea, e valores próximos a “1” indicam uma distribuição homogênea da abundância entre as espécies de uma comunidade (Magurran 2004). O valor de *equabilidade* de Pielou foi calculado utilizando o pacote (*vegan*) do programa estatístico R (R Development Core Team, 2014).

Análises estatísticas

Modelos lineares de efeito misto (lme) foram utilizados para verificar o efeito dos períodos climáticos na variação da abundância, equabilidade e diversidade de espécies de Nymphalidae. As armadilhas e transecções lineares (C1 – C5 e M1 – M5) foram considerados como efeitos aleatórios e os períodos climáticos (temporal) e os *habitat* (espacial) como os fixos.

Análise de variância por permutação (PERMANOVA), gerada com 1.000 aleatorizações, foi utilizada para verificar a significância das diferenças observadas entre a composição de espécies de cada período climático e *habitat* com o esperado ao acaso. A análise dimensional de escalonamento não métrico (NMDS) (Logan 2010) foi feita para visualizar possíveis diferenças na composição de espécies ao longo dos quatro períodos climáticos e entre os dois *habitat*.

Adicionalmente, verificou-se quais espécies (≥ 10 ind.) caracterizam melhor cada período climático utilizando a abordagem de Dufrene & Legendre (1997) "indval". Essa análise fornece um valor indicador para cada espécie, o qual expressa a importância específica em uma dada partição temporal. O valor de significância é gerado após 10.000 aleatorizações com correção de Holm. Essa análise foi calculada utilizando o pacote "labdsv" do programa estatístico R (R Development Core Team, 2014).

RESULTADOS

Foram capturados 3.459 ninfalídeos de 62 espécies (30 gêneros); os Satyrinae foram os mais abundantes (1.795 ind. – 52%), seguido por Biblidinae (1.411 ind. – 41%), Charaxinae (204 ind.– 6%) e Nymphalinae (49 ind. – 1%). A comparação das curvas de rarefação dos valores observados de riqueza de espécies (MaoTau) com a riqueza local estimada (Jackknife 1), mostrou que o esforço amostral aplicado nesse estudo foi suficiente para capturar cerca de 80% da riqueza total estimada para o local de estudo (Figura 2).

Nove espécies de Nymphalidae apresentaram abundância superior a 100 indivíduos (Anexo 1). As cinco espécies mais abundantes foram: *Hamadryas feronia* (Linnaeus, 1758) Biblidinae (906 ind.), *Hermeuptychia hermes* (Fabricius, 1775) Satyrinae (414 ind.), *Ypthimoides* sp1 Satyrinae (302 ind.), *Pareuptychia ocirrhoe* (Fabricius, 1776) Satyrinae (247 ind.) e *Callicore sorana* (Fabricius, 1776) Biblidinae (184 ind.). Essas cinco espécies contribuíram com cerca de 60% dos indivíduos capturados. Quinze espécies foram moderadamente representadas (24–85 ind.) e outras 38 espécies (61%) foram capturadas em menor número (< 14 ind.) (Anexo 1).

A distribuição da abundância dos Nymphalidae não seguiu um padrão homogêneo ao longo do ano (Rayleigh-Z: 268.6; $p < 0.0001$), houve dois períodos de alta abundância: um deles ocorreu na T.cs. e o outro no início do período chuvoso (Figura 3). Resultado similar foi observado para as subfamílias e tribos de Nymphalidae (Figura 4). Em geral, 20.3% da abundância de Satyrinae ocorreu em março (T.cs), com algumas diferenças entre as tribos: Brassolini foi mais abundante em agosto (período seco – 20.5% da abundância anual de Brassolini) e Morphini foi mais abundante em novembro (T.sc. – 38% da abundância anual de Morphini). As outras subfamílias apresentaram diferenças quanto ao mês de ocorrência do pico de abundância: Biblidinae em março (26,8% da abundância anual), Nymphalinae em abril (20.4%) e Charaxinae (26.6% da abundância anual) em Agosto (período seco) (Figura 4).

De modo geral, o maior número de indivíduos de Nymphalidae ocorreu na transição do período chuvoso–seco (T.cs.: 1.389 ind.), seguido pelo período chuvoso (943 ind.), seco (637 ind.) e transição seco–chuvoso (T.sc.: 489 ind.) ($F_{1,26}$: 26.87; $p < 0.0001$).

O cerrado *sensu stricto* e a mata de galeria apresentaram padrão similar na distribuição temporal de borboletas frugívoras, sendo março o período de maior abundância nos dois *habitat* (Figura 5). Entretanto, a interação entre os fatores temporal e espacial (Tabela 1A) indica que a variação na abundância de Nymphalidae nos períodos climáticos foi maior no cerrado *sensu stricto* do que na mata de galeria (Figura 6).

Na transição do período chuvoso–seco houve a captura de um maior número de espécies de borboletas, especialmente em março, quando ocorreu 55% do total de espécies amostradas (Figura 7). A variação temporal na riqueza de espécies de

Nymphalidae foi maior no cerrado *sensu stricto* (Figura 8A) do que na mata de galeria (Figura 8B).

A distribuição da abundância relativa entre as espécies variou tanto entre os *habitat* como também entre os períodos climáticos e, ainda apresentou interação entre esses dois fatores (Tabela 1B). No cerrado *sensu stricto*, a equabilidade dos Nymphalidae foi maior no período seco e na T.sc. Contrariamente, na mata de galeria, não houve mudança significativa na equabilidade dos Nymphalidae ao longo do tempo (Figura 9). Adicionalmente, não houve variação significativa na diversidade de borboletas frugívoras entre os quatro períodos climáticos (Tabela 1C).

Os períodos climáticos e a interação entre os períodos climáticos e o *habitat* explicaram 61% e 5% da variação temporal na composição de espécies de Nymphalidae (Tabela 2). A composição de espécies de Nymphalidae é distinta no cerrado *sensu stricto* e na mata de galeria, com maior substituição de espécies nos quatro períodos climáticos na mata de galeria em comparação ao cerrado *sensu stricto* (Figura 10). Dois grupos temporalmente distintos de espécies de borboletas frugívoras ocorreram na mata de galeria. O primeiro grupo inclui: *Archaeoprepona demophon* (Hübner, [1814]), *Morpho helenor* (C. Felder & R. Felder, 1867) e *Paryphthimoides poltys* (Prittwitz, 1865) que ocorreram em maior proporção no período de transição seco–chuvoso (T.sc.). O segundo grupo de espécies é composto por *Catonephele acontius* (Prittwitz, 1865), *Cissia terrestris* (A. Butler, 1867), *Diaethria clymena janeira* (C. Felder, 1862), *Memphis moruus* (Fabricius, 1775), *P. ocirrhoe* e *Temenis laothoe* (Cramer, 1777), que ocorreram preferencialmente durante a transição chuvoso–seco (Figura 10 e Anexo 1).

Considerando as espécies com mais de 10 indivíduos capturados, *Siderone marthesia* (Illiger, 1802) ocorreu em maior número no período seco, *M. menelaus* no

T.sc., *Ypthimoides spl* e *Ypthimoides pacta* (Weymer, 1911) no período chuvoso, enquanto *H. feronia* e *H. hermes* no T.cs. (Tabela 3).

DISCUSSÃO

Esforço amostral e riqueza de espécies

O número de armadilhas instaladas (60 unidades), a amplitude da área, os dois estratos verticais (dossel e sub-bosque) e os dois *habitat* analisados (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) foram fatores importantes na explicação do alto número de indivíduos (3.459) e espécies de borboletas frugívoras capturadas (62 spp.) em comparação com estudo prévio na mesma região, o qual capturou 1.034 indivíduos de 46 espécies de Nymphalidae em 14 armadilhas instaladas em uma única transecção linear de 700m de comprimento (Pinheiro & Ortiz 1992).

Duas subfamílias foram dominantes no Cerrado, Satyrinae e Biblidinae que representaram 90% do total de ninfalídeos. Esse padrão foi diferente do reportado para a Caatinga (Nobre *et al.* 2012) no qual essas subfamílias representaram 41% do total de indivíduos capturados. Dissimilaridades climáticas e da estrutura da vegetação desses dois biomas podem explicar tais diferenças. *Habitat* com estrutura florestal foram encontrados na área de estudo do Cerrado, e isso pode favorecer a maior abundância de Satyrini que são preferencialmente encontrados em ambientes de floresta (Young 1973; DeVries 1987). Assim, a proporção das subfamílias capturadas pelo presente estudo é similar ao previamente encontrado para o Cerrado (Pinheiro & Ortiz 1992; Marini-Filho & Martins 2010), Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2010) e Floresta Amazônica equatorial (DeVries *et al.* 1997, 2011; Barlow *et al.* 2008). Esta similaridade está provavelmente associada à importante contribuição das matas de galeria para a riqueza de espécies de Nymphalidae do Cerrado.

Distribuição temporal no bioma Cerrado

A dinâmica temporal aqui reportada (picos de abundância no período chuvoso e T.cs.) coincide com o pico de abundância dos insetos tropicais (Brown Jr. 1991; Wolda 1992; DeVries 1997; DeVries *et al.* 2011) e com o de lepidópteros no Cerrado (Pinheiro *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011b). Dentre os fatores que potencialmente explicam a distribuição temporal dessas borboletas, merecem destaque as condições climáticas (temperatura e umidade relativa do ar), os inimigos naturais e a oferta de recurso alimentar.

O Cerrado é caracterizado por um período seco bem definido e muito prolongado o que impõe dificuldades às comunidades animais (Marquis *et al.* 2002), e que difere do clima da Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2010) e Floresta Amazônica (Ribeiro & Freitas. 2012). Diferenças climáticas são preditoras potenciais da dinâmica temporal dos Nymphalidae nesses biomas. Por exemplo, no Cerrado, os Satyrini ocorreram com seis meses de diferença em comparação com o pico de ocorrência em biomas florestais (Mata Atlântica e Amazônia). Além disso, o tamanho do corpo e a alta sensibilidade à baixa umidade relativa do ar, que é característico do período seco do Cerrado, podem explicar em grande parte a variação temporal da abundância dos Satyrini (Braby 1995; Hill *et al.* 2003; Ribeiro & Freitas 2011).

A maior abundância das lagartas no período seco do Cerrado pode ser considerada como estratégia evolutiva pela qual elas se protegem frente a ação de seus inimigos naturais (i.e. Hymenoptera ou aves). Como consequência da maior abundância de lagartas no período seco, a emergência dos adultos ocorrerá mais frequentemente no início do período chuvoso, quando as condições climáticas favorecem o voo e a oviposição (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002) além da maior disponibilidade e qualidade dos recursos alimentares para os adultos (frutos

zoocóricos: Batalha & Martins 2004; Silva *et al.* 2011a), e imaturos de Nymphalidae (folhas mais novas: Lenza & Klink 2006; Scherrer *et al.* 2010).

Distribuição temporal no espaço horizontal

A mata de galeria é composta por conjunto distinto de espécies vegetais comparada ao cerrado *sensu stricto* (Hoffmann *et al.* 2005), o que resulta em diferentes condições de sombreamento e reforça a idéia de que as condições microclimáticas são mais estáveis e amenas na mata de galeria (Diniz & Kitayama 1998; Tidon 2006). Isso pode explicar, em parte, a menor variação temporal nos parâmetros da comunidade de Nymphalidae na mata de galeria, comparada aos relativos ao cerrado *sensu stricto*.

As primeiras chuvas (T.sc) podem atuar como fator sinalizador para maior atividade dos insetos (Wolda 1988) e, assim, explicar a maior riqueza de espécies de borboletas no período T.cs. Adicionalmente, a seca e T.sc. foram os períodos nos quais as abundâncias foram distribuídas de maneira mais homogênea entre as espécies de Nymphalidae. As espécies mais abundantes parecem ser favorecidas com a chegada do período chuvoso e crescem em número até a chegada de T.cs. Dessa maneira, a resposta das espécies mais comuns pode estar associada à melhoria das condições climáticas com a chegada das primeiras chuvas (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002). O início do período chuvoso pode influenciar indiretamente as espécies mais abundantes devido à resposta fenológica das plantas associadas ao clima, é nesse período que a maioria das plantas zoocóricas (dispersas por animais) apresentam frutos maduros (Batalha *et al.* 1997; Batalha & Mantovani 2000; Batalha & Martins 2004; Silva *et al.* 2011a).

Composição de espécies ao longo do tempo

Habitat florestais possuem maior substituição temporal de espécies animais, o que pode sugerir que a estrutura do ambiente seja um fator importante para a dinâmica temporal dos Nymphalidae (Shahabuddin & Terborgh 1999; Hamer *et al.* 2005; Barlow *et al.* 2008; DeVries *et al.* 2011; Nobre *et al.* 2012). Os resultados aqui apresentados reforçam a hipótese acima citada e indicam que ambientes estruturalmente mais abertos (cerrado *sensu stricto*), em contraste com a mata de galeria, são espacialmente menos diversos e, como consequência, tem uma assembléia de borboletas mais simples e homogêneas distribuídas ao longo do tempo (Hamer & Hill 2000; Hamer *et al.* 2003).

Espécies vegetais presentes em ambientes climaticamente instáveis possuem menor resistência contra os insetos herbívoros (Salmore & Hunter 2001; Zehnder *et al.* 2009) e conseqüentemente uma dieta mais ampla pode ser uma estratégia preponderante entre os herbívoros encontrados nesses ambientes (Coley & Aide 1991; Pellissier *et al.* 2012). De acordo com a teoria ecológica, comunidades biológicas compostas, em sua maior parte, por espécies com dieta mais restrita são, em geral, mais diversas do que àquelas nas quais as espécies são generalistas (Coley & Aide 1991; Dyer *et al.* 2007; Pellissier *et al.* 2012). A especificidade de dieta e sazonalidade são positivamente associadas para vários artrópodes, assim, espécies com dietas mais seletivas podem ser temporalmente restritas do que as espécies polípagas (Novotny & Basset 1998; Forkner *et al.* 2008; Wardhaugh 2014).

Embora não haja informações que corrobore ou refute a hipótese de maior especificidade de dieta em áreas de mata de galeria, a maior estabilidade climática (Oliveira-Filho & Ratter 2002), a maior riqueza (Diniz & Kitayama 1998; Meyer & Sisk 2001; Hoffmann *et al.* 2005; Tidon 2006) e substituição de espécies de Nymphalidae ao longo do tempo na mata de galeria são fatores que reforçam tal

hipótese. Assim, estudos acerca da associação entre diversidade de espécies e especificidade de dieta que incluam a mata de galeria do Cerrado são promissores.

Concluindo, em áreas mais abertas (cerrado *sensu stricto*) houve maior variação da abundância e riqueza de espécies dessas borboletas. De maneira oposta, na mata de galeria aonde as condições climáticas são mais estáveis (Oliveira-Filho & Ratter 2002; Tidon 2006; Scherrer *et al.* 2013), a abundância e riqueza de espécies de borboletas foram mais constantes mas houve maior substituição de espécies ao longo do tempo. O presente estudo é pioneiro ao descrever a dinâmica temporal dos Nymphalidae em dois *habitat* do Cerrado e indica a mata de galeria como importante componente da diversidade de Nymphalidae. Destaca também a complexa interação dos períodos climáticos com a estrutura do ambiente e o hábito alimentar na explicação da dinâmica temporal dessas borboletas. Assim, com base nos resultados sugere-se que estudos futuros acerca dos Nymphalidae no Cerrado considerem os fatores temporal e espacial, bem como a interação entre estes a fim de gerar previsões mais acuradas.

REFERÊNCIAS

- Batalha, M.A., Aragaki, S. & Mantovani, W. 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Acta Botanica Brasílica*. 11:61–78.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*. 60:129–145.
- Batalha, M.A. & Martins, F.R. 2004. Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a cerrado site. *Brazilian Journal of Biology*. 64:201–209.
- Braby, M.F. 1995. Seasonal changes in relative abundance and spatial distribution of Australian lowland tropical satyrine butterflies. *Australian Journal of Zoology*. 43:209–229
- Barlow, J., Araujo, I.S., Overal, W.L., Gardner, T.A., Mendes, F.S., Lake, I.R. & Peres, C.A. 2008. Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical *Eucalyptus* plantations. *Biodiversity Conservation*. 17:1089–1104.
- Brown, K.S.Jr. 1991. Maximizing daily butterfly counts. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 26:183–196.
- Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2000. Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica*. 32:934–956.
- Castro, L.H.R., Moreira, A.M. & Assad, E.D. 1994. Definição e regionalização dos padrões pluviométricos dos Cerrados brasileiros. p.13–23. *In*: E. D. Assad (ed.) *Chuvras nos Cerrados: análise e espacialização*. Brasília, Embrapa CPAC, Embrapa SPI, 423 p.

- Coley, P.D. & Aide, T.M. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. p. 25–49. *In*: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, & W. W. Benson (ed.) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS, Version 7.5: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide). Online: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- DeVries, P.J. 1987. Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae, *In* *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 327.
- DeVries, P.J., Alexander, L.G., Chacon, I.A. & Fordyce, J.A. 2011. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*. 81:472–482.
- DeVries, P.J., Murray, D. & Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of Linnean Society*. 62:343–364.
- DeVries, P.J. & Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of Linnean Society*. 74:1–15.
- DeVries, P.J., Walla, T.R. & Greeney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of Linnean Society*. 68:333–353.
- Diniz, I.R. & Kitayama, K. 1998. Seasonality of a vespidae species (Hymenoptera: Vespidae) in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical*. 46:109–114.

- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblage and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67:354–366.
- Dyer, L., Singer, M.S., Lill, J.T., Stireman, J.O., Gentry, R.J., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., Greeney, H.F., Wagner, D.L., Morais, H.C., Diniz, I.R. & Coley, P.D. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*. 448:696–700.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*. 38:201–341.
- Fonseca, M. & Silva-Júnior, M.C. 2004. Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília. *Acta Botânica Brasilica*. 18:19–29.
- Forkner, R.E., Marquis, R.J., Lill, J.T. & Le Corff, J. 2008. Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. *Ecological Entomology*. 33:276–285.
- Hamer, K.C. & Hill, J.K. 2000. Scale-dependent consequences of *habitat* modification for species diversity in tropical forests. *Conservation Biology*. 14:435–440.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., Benedick, S., Mustaffa, N., Sherratt, T.N., Maryati, M. & Chey, V.K. 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively-logged forests of northern Borneo: the importance of *habitat* heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*. 40:150–162.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., Mustaffa, N., Benedick, S., Sherratt, T.N., Chey, V.K. & Maryati, M. 2005. Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forest: opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of Tropical Ecology*. 21:417–425.

- Hill, J.K., Hamer, K.C., Dawood, M.M., Tangah, J. & Chey, V.K. 2003. Rainfall but not selective logging affect changes in abundance of a tropical forest butterfly in Sabah, Borneo. . *Journal of Tropical Ecology*. 19:35–42.
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*. 19:932–940.
- Kanegae, M.F., Brás, V.S. & Franco, A.C. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*. 23:459–468.
- Lenza, E. & Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*. 29:627–638.
- Logan, M. 2010. *Biostatistical design analysis using R: a practical guide*. Wiley–Blackwell, Oxford, UK.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford, UK. 268 pp.
- Marini-Filho, O.J. & Martins, R.P. 2010. Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *Journal of Insect Conservation*. 14:401–411.
- Marquis, R.J., Morais, H.C. & Diniz, I.R. 2002. Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? *In* *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 306–328.

- Meyer, C.L. & Sisk, T.D. 2001. Butterfly response to microclimatic conditions following *Ponderosa* pine restoration. *Restoration Ecology*. 9:453–461.
- Morais, H.C., Diniz, I.R. & Silva, D.M.S. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista Biologia Tropical*. 47:1025–1033.
- Nobre, C.E.B., Iannuzzi, L. & Schlindwein, C. 2012. Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian semiarid area. *International Scholarly Research Network – Zoology*. 2012:1–8.
- Novotny, V. & Basset, Y. 1998. Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha, Hemiptera) feeding on *Ficus* (Moraceae) in a lowland rainforest in New Guinea. *Oecologia*. 115:514–522.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*. 52:141–194.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In*: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 91–120.
- Pellissier, L., Fiedler, K., Ndribe, C., Dubuis, A., Pradervand, L.N., Guisan, A. & Rasmann, S. 2012. Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. *Ecology and Evolution*. 2:1818–1825.
- Pinheiro, C.E., Diniz, I.R. & Bandeira, M.P.S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in Brazilian cerrado. *Austral Ecology*. 27:132–136.
- Pinheiro, C.E. & Ortiz, J.V.C. 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in Central Brazil. *Journal of Biogeography*. 19:505–5011.

- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Online: www.R-project.org.
- Ribeiro, D.B., Batista, R., Prado, P.I., Brown Jr, K.S & Freitas, A.V. 2012. The importance of small scales to the fruit-feeding butterfly assemblages in fragmented landscape. *Biodiversity Conservation*. 21: 811–827.
- Ribeiro, D.B. & Freitas, A.V.L. 2011. Large-sized insects show stronger seasonality than small-sized ones: a case study of fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*. 104:820–827.
- Ribeiro, D.B., Prado, P.I, Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2010. Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the Atlantic Forest. *Biotropica*. 42:710–716.
- Salmore, A.K. & M.D. Hunter. 2001. Elevational trends in defense chemistry, vegetation, and reproduction in *Sanguinaria canadensis*. *Journal of Chemistry Ecology*. 27:1713–1727.
- Scherrer, S., Diniz, I.R. & Morais, H.C. 2010. Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology*. 70:103–109.
- Scherrer, S., Ferro, V.G., Ramos, M.N. & Diniz, I.R. 2013. Species composition and temporal activity of Arctiinae (Lepidoptera Erebidae) in two cerrado vegetation types. *Zoologia*. 30:200–210.
- Shahabuddin, G. & Terborgh, J. 1999. Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effect of isolation. *Journal of Tropical Ecology*. 15:703–722.

- Silva, F.A.M., Assad, E. A. & Evangelista, B.A. 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado. p. 69–88. *In*: S. M. Sano; S. P. Almeida; J. F. Ribeiro (eds.). Cerrado: ecologia e flora. Vol. 2, Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 406 p.
- Silva, I.A., Silva, D.M., Carvalho, G.H. & Batalha, M.A. 2011a. Reproductive phenology of Brazilian Savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Annals of Forest Science*. 68:1207–1215.
- Silva, N.A.P., Frizzas, M.R. & Oliveira, M.C. 2011b. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*. 55:79–87.
- Tidon, R. 2006. Relationship between drosophilids (Diptera: Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87:233–247.
- Torres–Villa, L.M. & Rodríguez–Molina, M.C. 2002. Egg size variation and its larval performance in the Lepidoptera: the case of the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Oikos*. 99:272–283.
- Tufto, J., Landel, R., Ringsby, T.H., Engen, S., Saether, B.E., Walla, T.R. & DeVries, P.J. 2012. Estimating Brownian motion dispersal rate, longevity and population density from spatially explicit mark-recapture data on tropical butterflies. *Journal of Animal Ecology*. 81:756–769.
- Uehara-Prado, M., Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*. 16:43–54.

- Wardhaugh, C.W. 2014. The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialization. *Biological Reviews*. 98:1021–1041.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19:1–18.
- Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia*. 89: 47–52.
- Young, A.M. 1973. Studies on comparative ecology and ethology in adult populations of several species of *Morpho* butterflies (Lepidoptera: Morphidae). *Studies on the Neotropical Fauna and Environment*. 8:17–50.
- Zehnder, C.B., Stodola, K.W., Joyce, B.L., Egetter, D., Cooper, R.J. & Hunter, M.D. 2009. Elevational and seasonal variation in the foliar quality and arthropod community of *Acer pensylvanicum*. *Environmental Entomology*. 38:1161–1167.

Tabela 1. Parâmetros dos modelos lineares mistos (lme), considerando a influência dos *habitat*, períodos climáticos e interação *Habitat*:Períodos na abundância, equabilidade e diversidade de Nymphalidae, capturados de julho/2012 à junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF.

Variáveis/Fatores	AIC	G.L _{num}	G.L _{den}	F	P	
A) Abundância	255.2	-	-	-	-	
Intercepto		1	84	384.14	<0.001	***
<i>Habitat</i>		1	8	3.39	0.0461	*
Período		3	84	13.02	<0.001	***
<i>Habitat</i> :Períodos		3	84	4.89	0.003	**
B) Equabilidade-J	166.1	-	-	-	-	
Intercepto		1	84	2228.7	<0.001	***
<i>Habitat</i>		1	8	5.3	0.04	*
Período		3	84	10.1	<0.001	***
<i>Habitat</i> :Período		3	84	5.6	0.04	*
C) Diversidade – Shannon	128.1	-	-	-	-	
Intercepto		1	84	913.2544	<.0001	***
<i>Habitat</i>		1	8	13.2346	0.006	**
Período		3	84	0.8325	0.4797	NS
<i>Habitat</i> : Período		3	84	1.3783	0.2551	NS

(NS)=não significativo;significativos (*)=(< 0.05); (**)=(<0.01); e (***)= (< 0.001)

Tabela 2. Resultados da PERMANOVA, obtidos com 1.000 aleatorizações com base na matriz de dissimilaridade de Bray–Curtis, indicando os efeitos do *habitat*, período e interação e entre esses dois fatores na composição de espécies Nymphalidae, julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF.

Fatores	Df	SS	MS	F.Model	Expl. var-%	P
<i>Habitat</i>	1	536.09	536.09	1338.91	33	<0.001***
Período	3	971.84	323.95	809.07	61	0.002**
<i>Habitat</i> .:Período	3	70.2	23.4	58.44	5	0.05*
Residuals	32	12.81	0.4	0.00805		
Total	39	1590.94	1			

Tabela 3. Distribuição temporal das 28 espécies de borboletas frugívoras mais abundantes (N \geq 10 ind.) na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF, em quatro períodos climáticos: chuva (Ch); seca (Se); transição seco–chuvoso (T.sc) e transição chuvoso–seco (T.cs), valores da análise INDVAL e teste de significância (P), de julho/2012 a junho/2013.

Espécie	SF	T.cs	Se	T.sc	Ch	Total	Est.	Indval	P	
<i>Archaeoprepona demophon</i>	C	2	1	8	3	14	T.sc	0.095	0.117	NS
<i>Caligo illioneus</i>	Sb	1	10	11	2	24	T.sc	0.097	0.207	NS
<i>Callicore pygas</i>	C	12	3	6	7	28	T.cs	0.1	0.297	NS
<i>Callicore sorana</i>	B	52	63	38	31	184	Se	0.194	0.483	NS
<i>Catonephele acontius</i>	C	37	11	3	8	59	T.cs	0.251	0.006	**
<i>Cissia terrestris</i>	Ss	34	7	7	12	60	T.cs	0.076	0.625	NS
<i>Colobura dirce</i>	N	14	15	4	8	41	Se	0.098	0.435	NS
<i>Diaethria clymena</i>	B	10	0	0	4	14	T.cs	0.095	0.064	NS
<i>Eunica curvierii</i>	B	2	7	12	3	24	T.sc	0.1	0.173	NS
<i>Hamadryas februa</i>	B	30	23	58	24	135	T.sc	0.158	0.45	NS
<i>Hamadryas feronia</i>	B	429	153	80	244	906	T.cs	0.331	0.049	*
<i>Hermeuptychia hermes</i>	Ss	268	5	8	133	414	T.cs	0.345	0.001	***
<i>Memphis moruus</i>	C	15	8	8	6	37	T.cs	0.122	0.253	NS
<i>Morpho helenor</i>	Sm	1	0	7	2	10	T.sc	0.117	0.042	*
<i>Opsiphanes invirae</i>	C	31	20	9	25	85	T.cs	0.146	0.511	NS
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i>	Ss	131	47	7	62	247	T.cs	0.248	0.025	*
<i>Paryphthimoides poltys</i>	Ss	15	9	21	0	45	T.cs	0.14	0.1	NS
<i>Satyrinae sp1</i>	Ss	42	32	23	7	104	T.cs	0.144	0.381	NS
<i>Satyrinae sp2</i>	Ss	117	51	8	0	176	T.cs	0.355	0.001	***
<i>Siderone marthesia</i>	C	29	68	11	25	133	Se	0.29	0.009	**
<i>Taygetis laches</i>	Ss	1	3	7	12	23	Ch	0.087	0.26	NS
<i>Temenis laothoe</i>	B	26	10	1	4	41	T.cs	0.338	0.001	***
<i>Thaygetis sp4</i>	Ss	0	4	3	3	10	Se	0.04	0.766	NS
<i>Yphthimoides sp1</i>	Ss	11	33	83	175	302	Ch	0.367	0.001	***
<i>Yphthimoides mimula</i>	Ss	1	5	15	6	27	T.sc	0.093	0.198	NS
<i>Yphthimoides pacta</i>	Ss	0	0	0	78	78	Ch	0.267	0.001	***
<i>Yphthimoides renata</i>	Ss	14	7	7	22	50	Ch	0.117	0.26	NS
<i>Yphthimoides straminea</i>	Ss	28	13	21	23	85	T.cs	0.11	0.709	NS
Total		1353	608	466	929	3356	-	-	-	-

Subfamílias (SF): Biblidinae (B); Charaxinae (C); Nymphalinae (N); Ss (Satyrinae, tribo:

Satyrini); Sb (Satyrinae, tribo: Brassolini) e Sm (Satyrinae, tribo: Morphini). *** P <0.001;

** P <0,01; * P <0.05 e NS – não significativo ou P > 0.05.

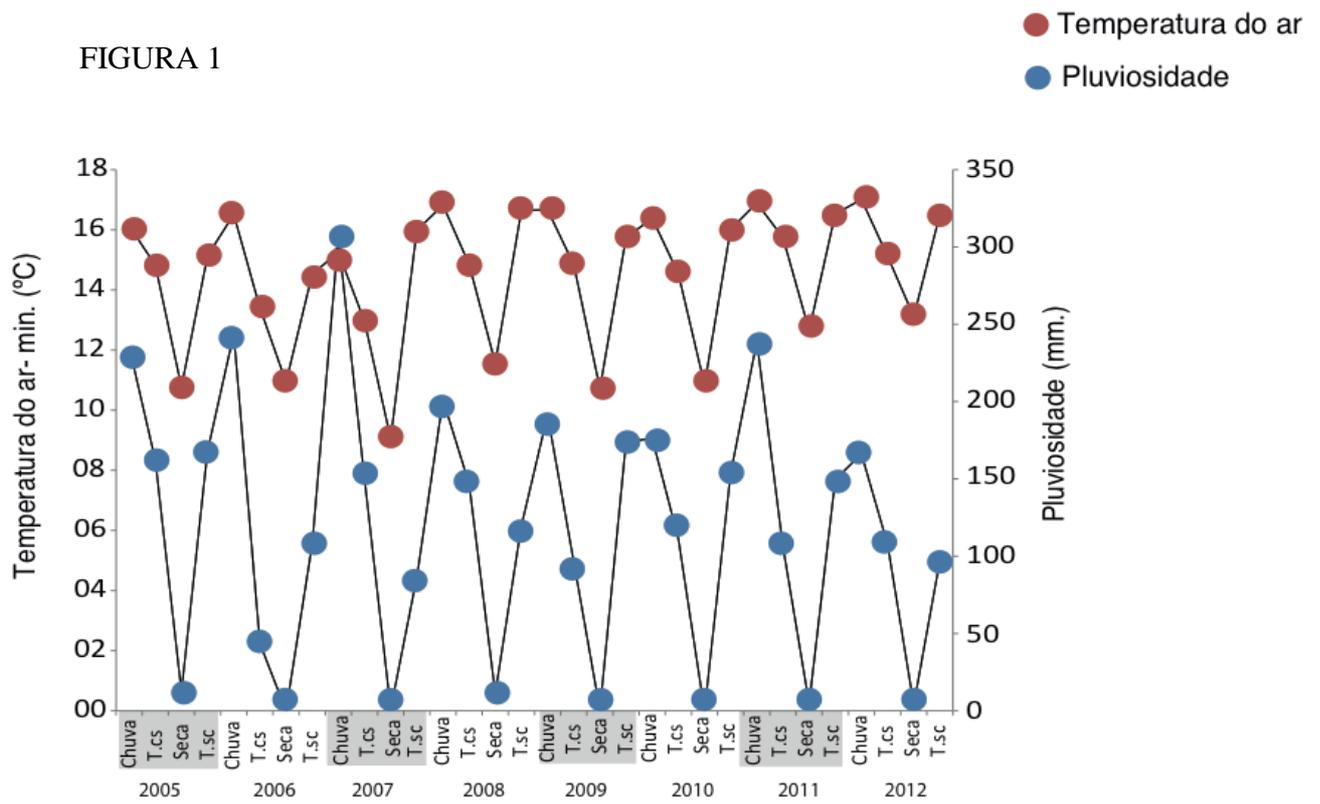


Figura 1. Perfil climático (jan/2009 à dez/2013) com base na temperatura mínima e pluviosidade total (média mensal), adquiridos pela estação meteorológica da Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF. Dados disponíveis em (INMET – www.inmet.gov.br).

FIGURA 2.

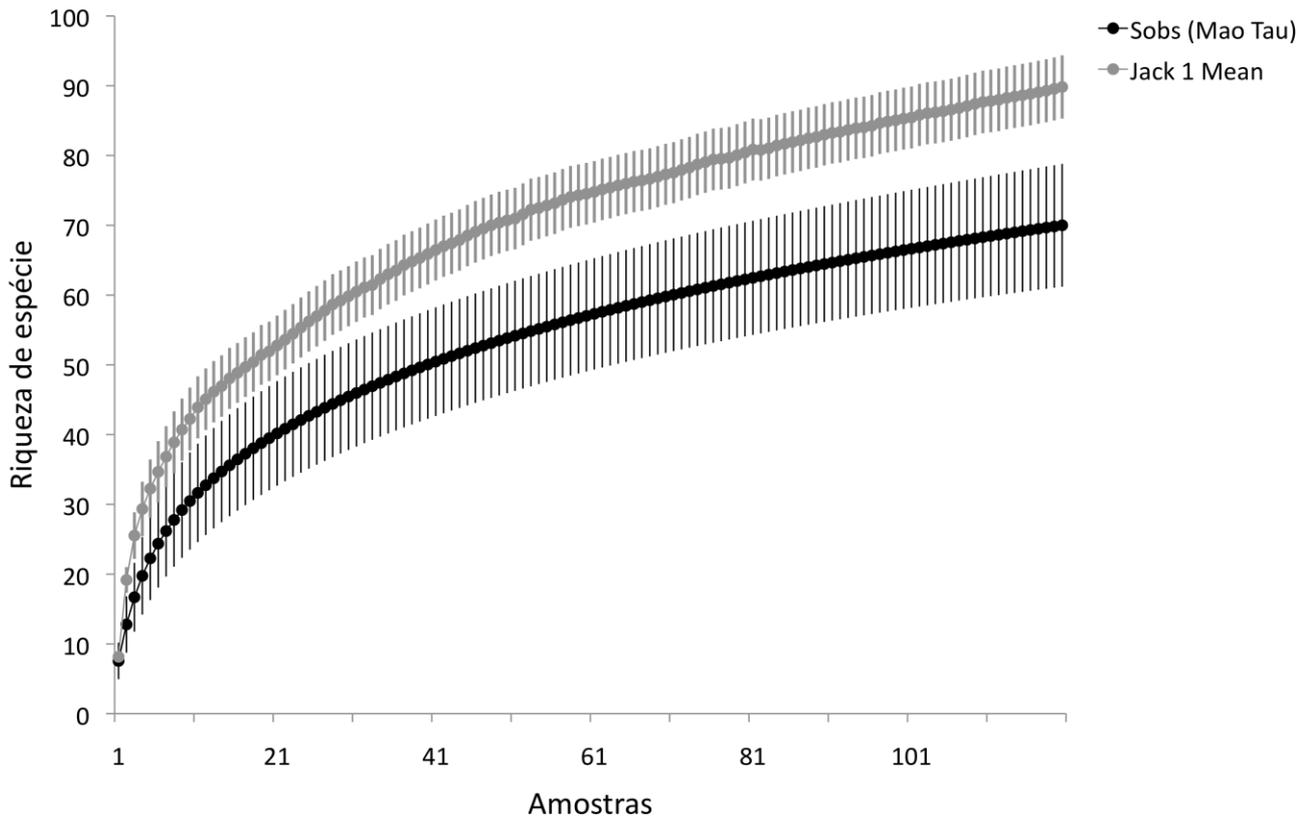


Figura 2. Curvas de rarefação, geradas com 1.000 aleatorizações sem reposição da riqueza observada (Sobs–Mao Tau, em preto) e esperada (Jackknife 1, em cinza) de Nymphalidae capturados de julho/2012 à junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF.

FIGURA 3.

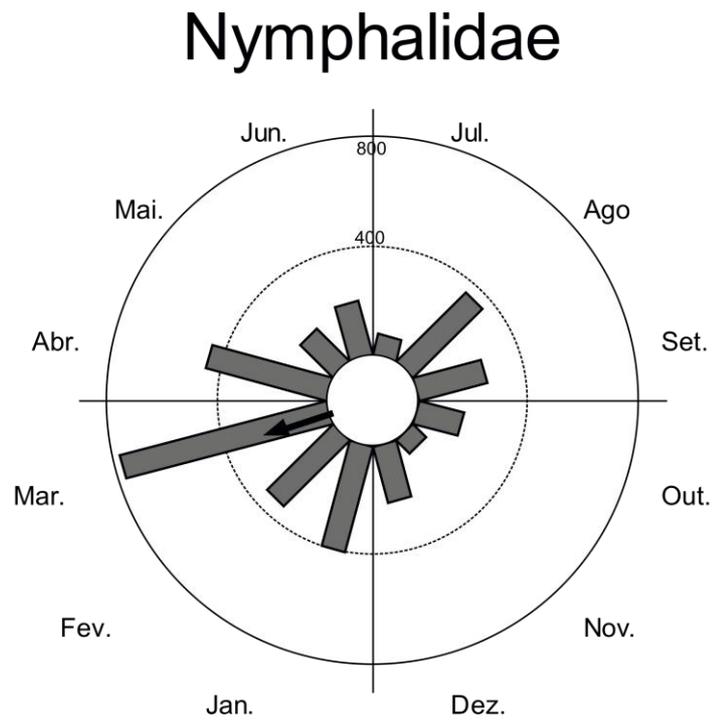


Figura 3. Abundância de Nymphalidae capturados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF. O pico de abundância está representado pela seta.

FIGURA 4

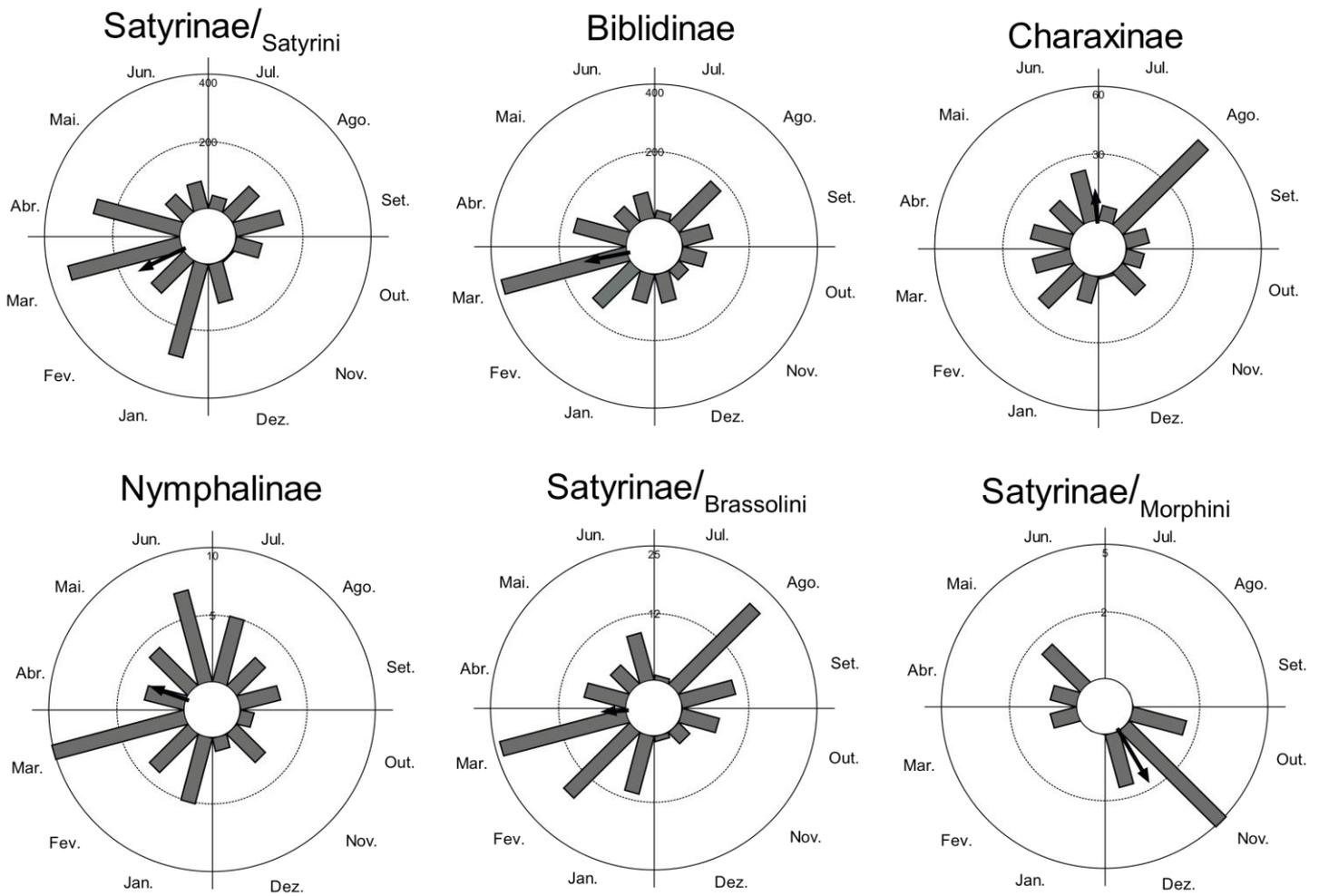


Figura 4. Abundância das subfamílias e tribos de Nymphalidae capturadas de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF. Os picos de abundância estão representados pelas setas.

FIGURA 5

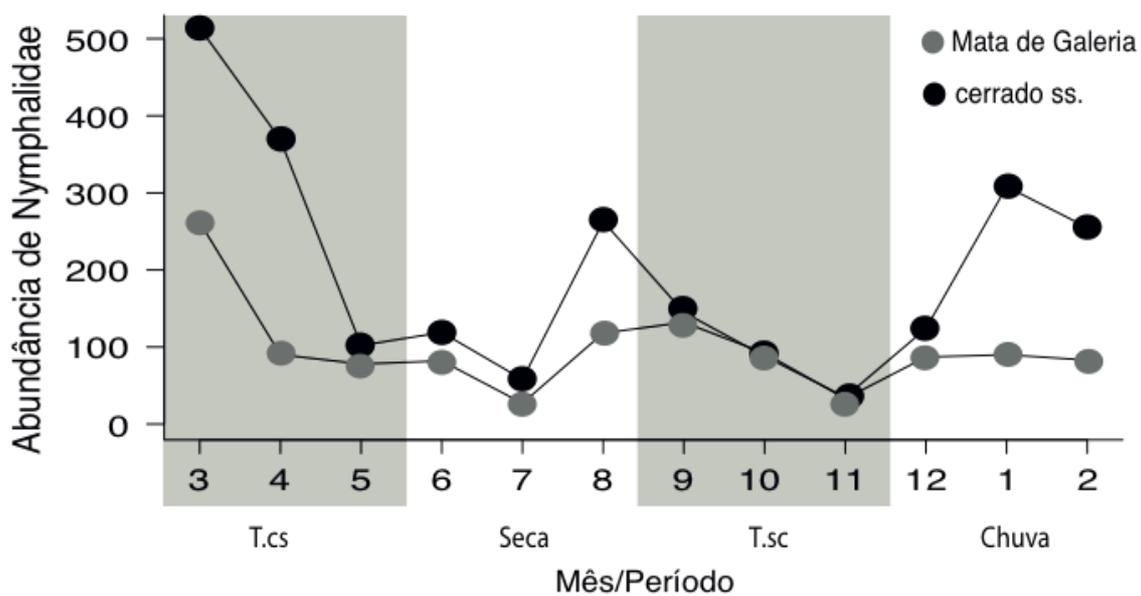


Figura 5. Distribuição da abundância de Nymphalidae capturada nos períodos seco, chuvoso, e transições chuvoso-seco e seco-chuvoso, de julho/2012 a junho/2013, em áreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e da Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília-DF.

FIGURA 6

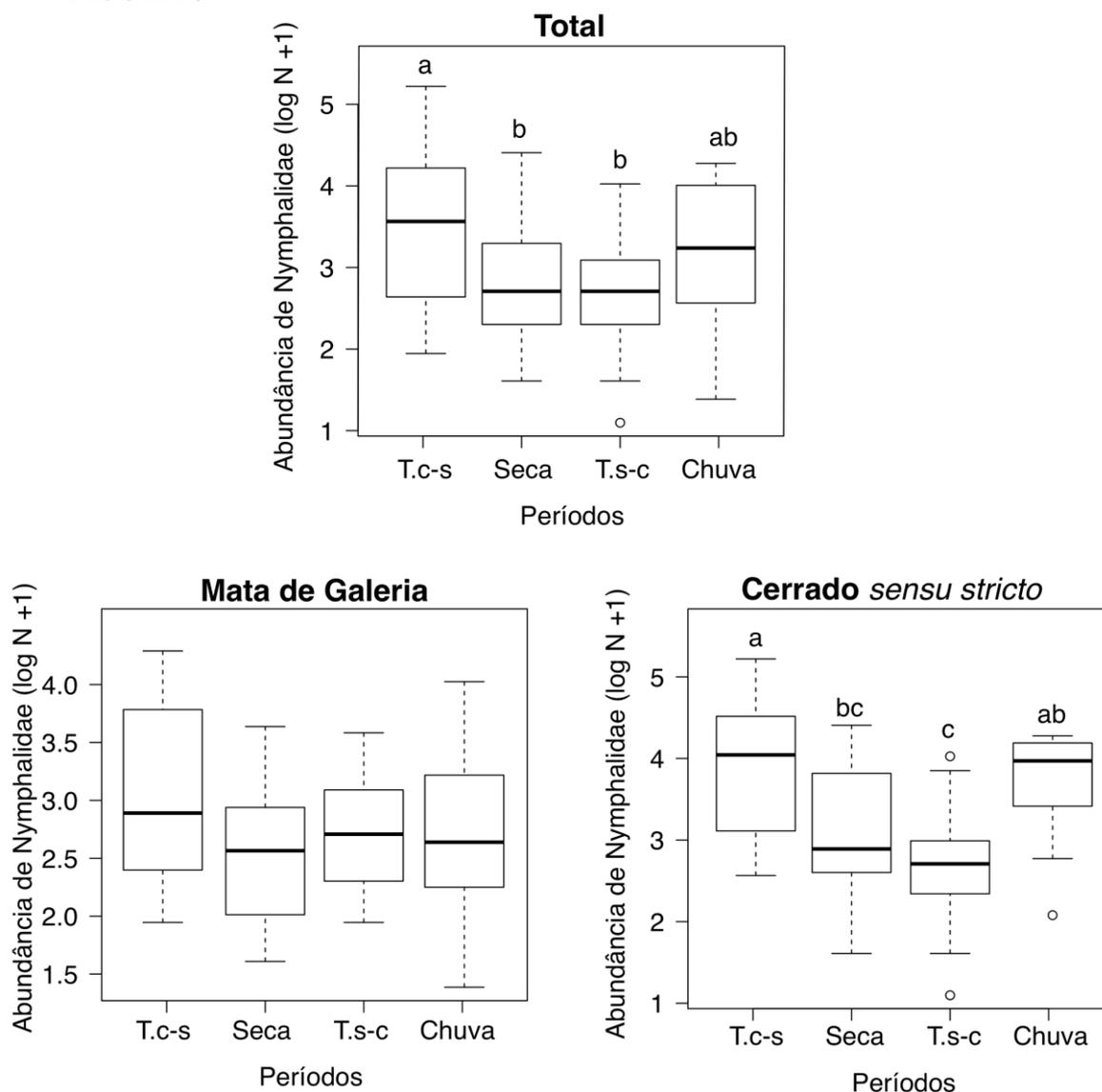


Figura 6. Distribuição da abundância de Nymphalidae nos períodos climáticos: seco; chuvoso; e transições seco–chuvoso e chuvoso–seco no cerrado *sensu stricto*, na mata de galeria e em ambos, capturados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF. Letras diferentes representam diferenças significativas ($p < 0.05$).

FIGURA 7.

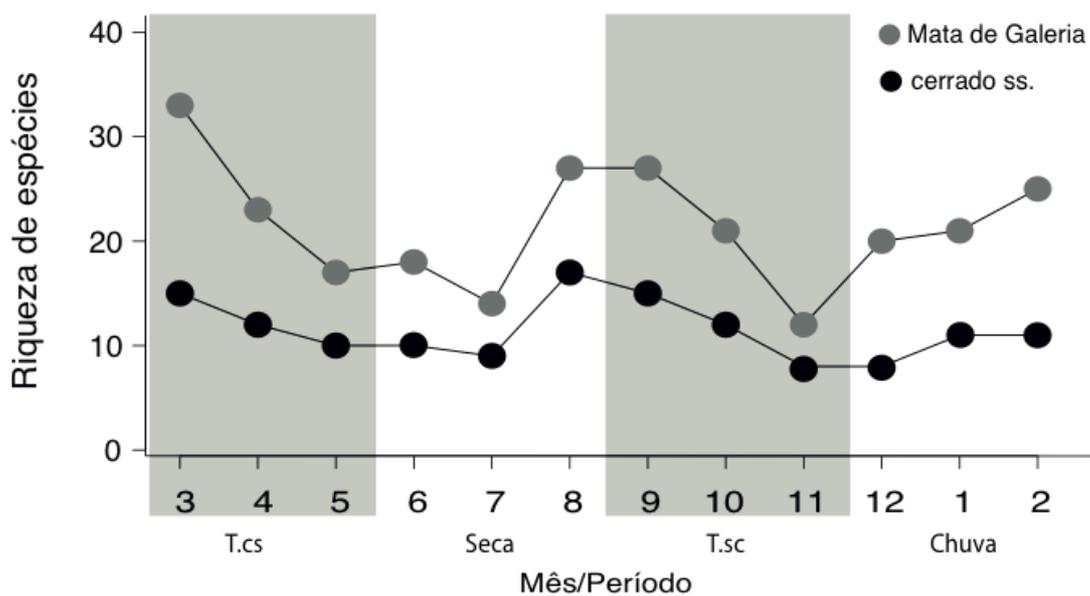


Figura 7. Distribuição da riqueza de espécies de Nymphalidae, nos períodos seco, chuvoso, e transições chuvoso-seco e seco-chuvoso, capturados de julho/2012 a junho/2013, em áreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e da Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília-DF.

FIGURA 8

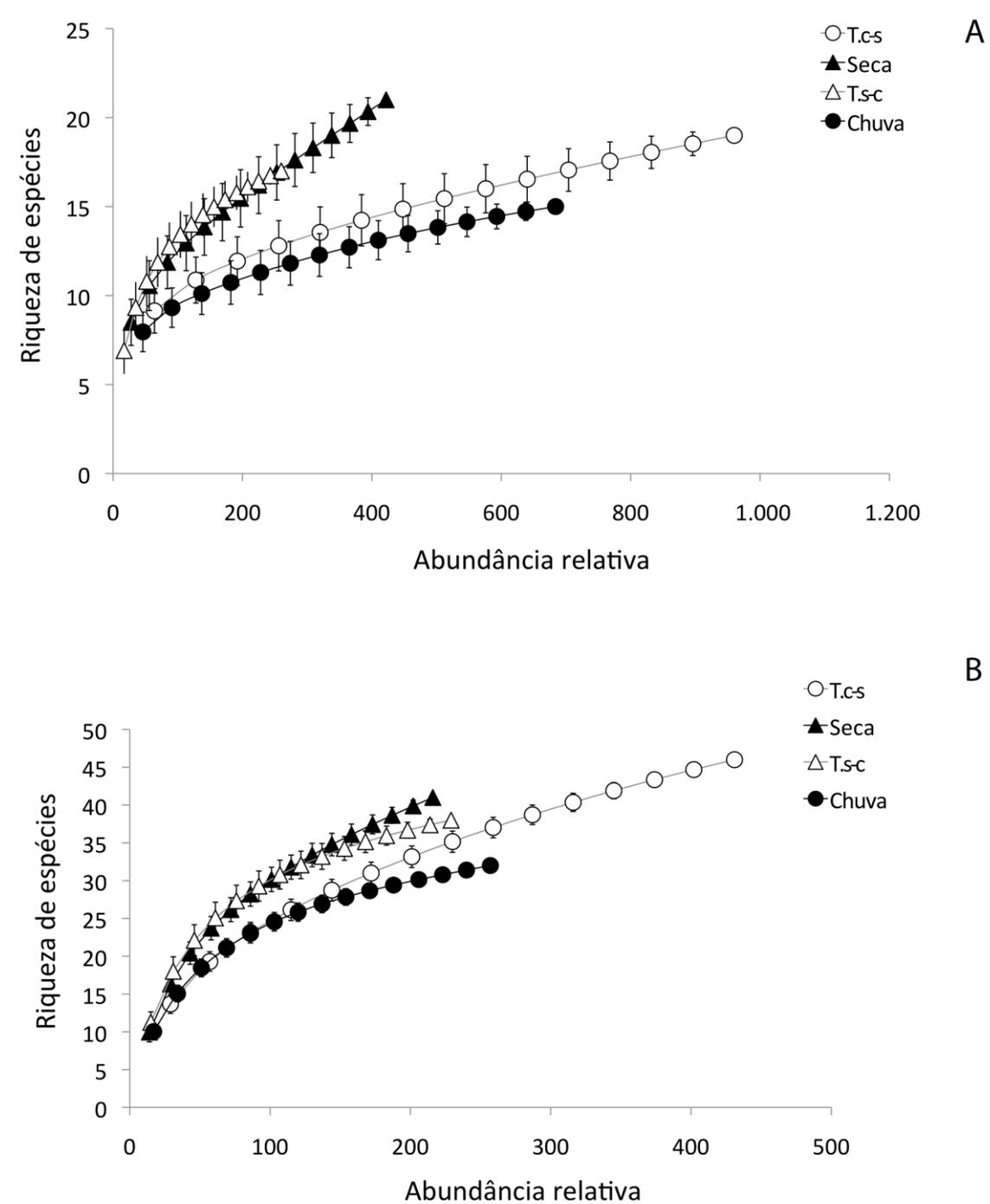


Figura 8. Curvas de rarefação da riqueza de espécies de borboletas frugívoras em relação ao número de indivíduos capturados de julho/2012 a junho/2013, em cada período climático no A) cerrado *sensu stricto* e na B) mata de galeria, da Fazenda Água Limpa (FAL) e da Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília-DF.

FIGURA 9

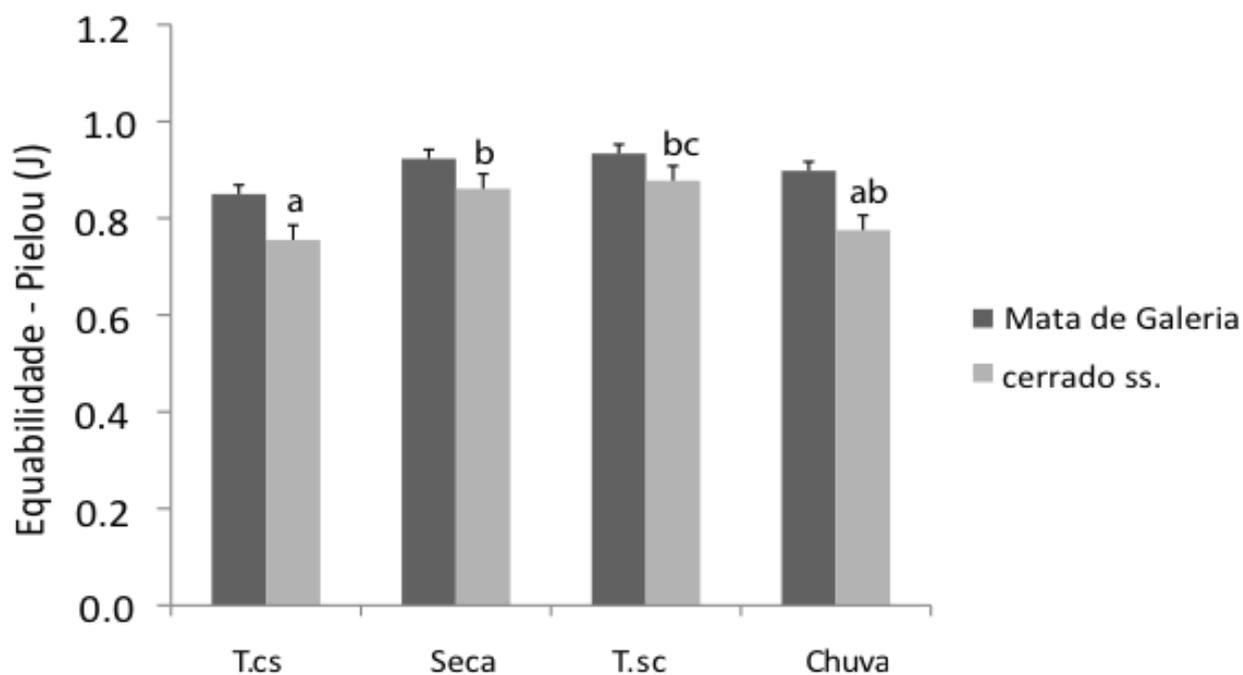


Figura 9. Valores de *equabilidade* de Pielou da comunidade de Nymphalidae em dois *habitat*: cerrado *sensu stricto* (cinza claro) e mata de galeria (cinza escuro) em quatro estações climáticas (transição chuva:seca–T.cs; seca; transição seca:chuva–T.sc; chuva), de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF. Letras diferentes indicam valores dissimilares ($p < 0.05$).

FIGURA 10

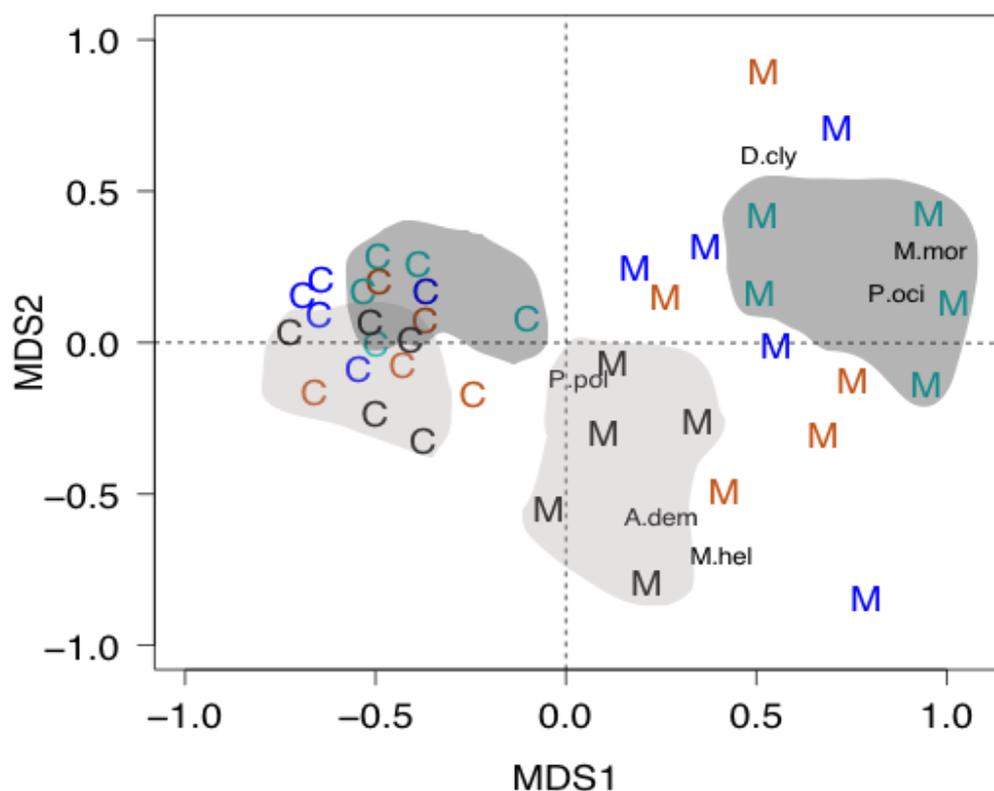


Figura 10. NMDS com base na composição de espécies de Nymphalidae capturados de julho/2012 a junho/2013, nos quatro períodos climáticos: chuva (azul escuro) seca (vermelho) transição chuva–seca (azul claro), transição seca–chuva (preto) em áreas de cerrado *sensu stricto* "C" e mata de galeria "M" da Fazenda Água Limpa (FAL). *Archeoprepona demophon*–A.dem; *Paryphthimoides poltys*–P.pol e *Morpho helenor*–M.hel foram mais abundantes na transição seco-chuvoso e *Diaethria clymena*–D.cly; *Memphis moruus*–M.mor e *Pareuptychya ocirrhoe*–P.oci. na transição seco-chuvoso. Stress: 0.15.

Anexo 1. Lista de espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) capturadas durante quatro períodos climáticos (chuvoso, seco e transições seco–chuvoso "T.s-c" e chuvoso–seco "T.c-s") na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.

Subfamília–Tribo/Espécie	Períodos climáticos				Total
	T.cs	Seca	T.sc	Chuva	
Biblidinae					
<i>Callicore astarte codomanus</i> (Fabricius, 1781)	1	4	0	0	5
<i>Callicore astarte selima</i> (Guenée, 1872)	1	0	0	0	1
<i>Callicore pygas</i> (Godart, [1824])	12	3	6	7	28
<i>Callicore sorana</i> (Godart, [1824])	52	63	38	31	184
<i>Catonephele acontius</i> (Linnaeus, 1771)	37	11	3	8	59
<i>Diaethria clymena janeira</i> (C. Felder, 1862)	10	0	0	4	14
<i>Diaethria clymena meridionalis</i> (H. Bates, 1864)	0	1	0	0	1
<i>Diaethria eluina</i> (Hewitson, [1855])	1	0	0	0	1
<i>Eunica bechina magnipunctata</i> (Talbot, 1928)	0	0	1	1	2
<i>Eunica curvierii</i> (Godart, 1819)	2	7	12	3	24
<i>Eunica tatila bellaria</i> (Fruhstorfer, 1908)	1	0	0	0	1
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	1	0	1	0	2
<i>Hamadryas chloe rhea</i> (Fruhstorfer, 1907)	1	0	0	0	1
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, [1823])	30	23	58	24	135
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	429	153	80	244	906
<i>Temenis huebneri korallion</i> (Fruhstorfer, 1912)	2	1	0	0	3
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	26	10	1	4	41
<i>Temenis pulchra</i> (Hewitson, 1861)	2	1	0	0	3
Biblidinae–Total	608	277	200	326	1.411
Charaxinae					
Anaeini					
<i>Fountainea glycerium catrais</i> (Hewitson, 1874)	0	2	0	0	2
<i>Fountainea ryphea phidile</i> (Cramer, 1775)	1	0	0	0	1
<i>Memphis acidalia victoria</i> (H. Druce, 1877)	0	1	0	0	1
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	15	8	8	6	37
<i>Siderone marthesia</i> (Illiger, 1802)	29	68	11	25	133
<i>Zaretis itys</i> (Cramer, 1777)	3	2	2	0	7
Anaeini–Total	48	81	21	31	181
Preponini					
<i>Agrias claudina</i> (G. Gray, 1832)	0	0	2	1	3
<i>Archaeoprepona amphinachus</i> (Fabricius, 1775)	0	1	0	0	1
<i>Archaeoprepona demophon thalpius</i> (Hübner, [1814])	2	1	8	3	14
<i>Archaeoprepona demophoon antimache</i> (Hübner, [1819])	0	0	1	0	1
<i>Prepona dexamenus dexamenus</i> (Hopffer, 1874)	3	0	0	0	3

continua

Subfamília–Tribo/Espécie	Períodos climáticos				Total
	T.c-s	Seca	T.s-c	Chuva	
<i>Prepona laertes demodice</i> (Godart, [1824])	1	0	0	0	1
Preponini–Total	6	2	11	4	23
Charaxinae–Total	54	83	32	35	204
Nymphalinae					
Coenini					
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	14	15	4	8	41
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)	1	0	2	1	4
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)	2	0	1	1	4
Nymphalinae–Total	17	15	7	10	49
Satyrinae					
Brassolini					
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775)	1	10	11	2	24
<i>Catoblepia berecynthia</i> (Cramer, 1777)	1	0	0	0	1
<i>Eryphanis automedon</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	4	1	0	1	6
<i>Narope cyllabarus</i> (Westwood, 1851)	0	0	0	2	2
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	31	20	9	25	85
Brassolini–Total	37	31	20	30	118
Morphini					
<i>Antirrhea archea</i> (Hübner, [1822])	1	0	0	0	1
<i>Morpho helenor achillides</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	1	0	7	2	10
<i>Morpho menelaus</i> (Linnaeus, 1758)	2	0	0	0	2
Morphini–Total	4	0	7	2	13
Satyrini					
<i>Cissia terrestris</i> (A. Butler, 1867)	34	7	7	12	60
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])	0	4	1	0	5
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	268	5	8	133	414
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)	131	47	7	62	247
<i>Paryphthimoides numeria</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	0	2	1	0	3
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, [1824])	1	3	5	0	9
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	15	9	21	0	45
<i>Satyrinae.sp1</i>	42	32	23	7	104
<i>Satyrinae.sp2</i>	116	51	8	1	176
<i>Taygetis chiquitana</i> (Forster, 1964)	0	1	0	0	1
<i>Taygetis kerea</i> (A. Butler, 1869)	2	2	1	3	8
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	1	8	10	15	34
<i>Taygetis mermeria</i> (Cramer, 1776)	0	1	1	1	3
<i>Taygetis rufomarginata</i> (Staudinger, 1888)	4	2	2	2	10
<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer, 1776)	0	0	2	0	2
<i>Yphthimoides celmis</i> (Godart, [1824])	1	0	0	0	1
<i>Yphthimoides mimula</i> (Hayward, 1954)	1	5	15	6	27

continua

Subfamília–Tribo/Espécie	Períodos climáticos				Total
	T.c-s	Seca	T.s-c	Chuva	
<i>Ypthimoides pacta</i> (Weymer, 1911)	0	0	0	78	78
<i>Ypthimoides renata</i> (Stoll, 1780)	14	7	7	22	50
<i>Ypthimoides</i> sp1.	11	33	83	175	302
<i>Ypthimoides straminea</i> (A. Butler, 1867)	28	13	21	23	85
Satyrini–Total	669	232	223	540	1.664
Satyrinae–total	710	263	250	572	1.795
Total	1.389	638	489	943	3.459

Capítulo 2. Importância de condições climáticas e características fenológicas e do tamanho corporal na dinâmica temporal das borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado

Resumo: A estação chuvosa no bioma Cerrado, savana brasileira, apresenta alta riqueza e abundância de espécies de borboletas (Nymphalidae) mas pouco se sabe sobre os mecanismos responsáveis pela distribuição temporal dos Nymphalidae nesse bioma. Fatores climáticos, fenológicos e o tamanho corporal das borboletas, normalmente, não são considerados conjuntamente na explicação de padrões de distribuição temporal. O objetivo do presente estudo foi verificar possíveis efeitos das variáveis: macro e microclimáticas, estruturais da vegetação (cerrado ss. e mata de galeria), fenológicas (disponibilidade de frutos maduros) e do tamanho corporal das borboletas na dinâmica temporal na abundância e riqueza das espécies de Nymphalidae. Houve maior abundância e riqueza de espécies de borboletas nos períodos quentes e úmidos (variáveis macro-climáticas). Os Satyrini foram especialmente sensíveis às variações da umidade relativa do ar, sendo pouco abundantes na estação seca. A temperatura e a umidade relativa do ar explicaram a dinâmica temporal dos Nymphalidae em micro-escala. Assim, períodos e ambientes com temperaturas mais estáveis foram mais ricos em espécies. Os resultados indicaram que espécies de tamanho corporal maior, que necessitam de maior aporte energético, foram temporalmente mais restritas e mais sincronizadas com a maior oferta de recurso alimentar do que as menores. Assim, pode-se sugerir que a variação temporal na diversidade é influenciada por uma série de fatores, muitas vezes dependentes e é bem mais complexa do que a simples associação com as variáveis climáticas regionais. Para o Cerrado, ambiente de clima sazonal e com estação seca prolongada, a hipótese aceita é de que as borboletas maiores ocorram sincronizadas com a oferta de recurso alimentar.

Palavras-chaves: efeitos do macro e microclima, fenologia de frutos maduros, Satyrinae, savana e sazonalidade.

INTRODUÇÃO

As borboletas frugívoras (Nymphalidae) são bastante utilizadas como organismos modelo em estudos ecológicos (Brown Jr. & Freitas 2000; DeVries & Walla 2001; Uehara-Prado *et al.* 2007). A distribuição temporal dessa família é bem estabelecida para a região Neotropical, especialmente para Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2010; Ribeiro & Freitas 2011) e Floresta Amazônica (DeVries *et al.* 1997; DeVries & Walla 2001; Barlow *et al.* 2007; DeVries *et al.* 2012). Nesses biomas, esses lepidópteros apresentam uma distribuição, não uniforme, com dois picos de abundância no ano, geralmente, associados ao aumento da temperatura e umidade relativa do ar (Ribeiro *et al.* 2010). A maior estabilidade climática é associada aos picos de abundância e riqueza de espécies de Nymphalidae (Checa *et al.* 2014).

Entretanto, há variações na dinâmica temporal das subfamílias e tribos de Nymphalidae. Nesse sentido, o tamanho corporal das espécies pode ser um importante fator dessas diferenças (Ribeiro & Freitas 2011). Espécies menores de Nymphalidae ocorrem de forma mais homogênea ao longo do ano do que as maiores (Ribeiro & Freitas 2011), o que sugere a existência de custo-benefício ("*trade-off*") entre tamanho corporal e persistência temporal (Ribeiro & Freitas 2011). Há uma grande demanda energética em espécies de maior tamanho corporal (García-Barros 2006) que, associada à potencial resposta evolutiva, favorece a alta sincronia com os períodos ótimos em recurso alimentar. Embora essa hipótese seja usada com frequência para explicar a dinâmica temporal dos Nymphalidae, ela deve ser usada com cautela, sendo necessário mais investigação.

O bioma Cerrado apresenta duas estações, seca e chuvosa, bem definidas e bastante previsíveis. A estação seca é intensa e dificulta o estabelecimento e a persistência dos organismos (Marquis *et al.* 2002). A disponibilidade de água é um

dos principais determinantes dos ciclos de crescimento e padrões fenológicos de flores e frutos das plantas do Cerrado, o que interfere diretamente na distribuição temporal das comunidades animais, especialmente dos insetos (Pinheiro *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011a).

Dos estudos realizados acerca da distribuição temporal dos insetos no Cerrado, alguns padrões já foram investigados e podem ser discutidos. Entretanto, há muitas questões a serem respondidas, especialmente aquelas em relação à influência dos fatores climáticos em escala macro e micro-espacial, da oferta temporal de recurso alimentar e do tamanho corporal na distribuição temporal de borboletas. Dessa maneira, o presente estudo tem como objetivos: 1) testar a influência da temperatura e da umidade relativa do ar em duas escalas espaciais: macro (Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do Roncador) e micro (três unidades amostrais no cerrado *sensu stricto* e três na mata de galeria); 2) investigar como o tamanho corporal e a oferta potencial de recurso alimentar (riqueza de plantas com frutos zoocóricos maduros "dispersados por animais") explicariam a dinâmica temporal dos Nymphalidae.

Com base em estudos prévios, será discutida a hipótese de que a dinâmica temporal dessas borboletas está, em parte, associada à temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%), e ao tamanho corporal (comprimento da asa anterior). Em escala macro-espacial, esperamos que os fatores climáticos exerçam efeito positivo na abundância e riqueza de espécies de Nymphalidae (Ribeiro *et al.* 2010). Considerando a micro-escala, espera-se maior abundância e riqueza de borboletas em locais com condições climáticas mais estáveis (Checa *et al.* 2014).

Considerando, que borboletas maiores sejam mais restritas ao longo do tempo (Ribeiro & Freitas 2011) e, que elas demandam mais energia (García-Barros 2006) do que seus relativos menores, espera-se que as espécies de maior tamanho corporal

devem ocorrer de forma mais sincronizada com o período ótimo em recursos alimentares (frutos maduros).

MATERIAL E MÉTODOS

Variáveis ambientais e preditores temporal

As informações macro-climáticas mensais (Julho/2012 a Junho/2013), de temperatura (máx.–°C) e umidade relativa do ar (min.–%) utilizadas, foram referentes à estação meteorológica da RECOR (website: <http://www.inmet.gov.br>). Adicionalmente, 12 medidores de temperatura e umidade relativa do ar (HOBO U23–001), programados para realizar medições a cada 15 minutos, foram igualmente distribuídos nas duas alturas (dossel e sub-bosque) e dois *habitat* (cerrado: C1–C3 e mata de galeria: M1–M3). As medições foram realizadas mensalmente, durante os seis dias de captura dos Nymphalidae. As variáveis micro-climáticas consideradas foram: médias das temperaturas máxima e mínima (°C) e da umidade relativa do ar (%), e suas respectivas variações (desvio-padrão).

As informações sobre fenologia de frutos zoocóricos (dispersados por animais) foram obtidas em três etapas: 1) pelo inventário da vegetação lenhosa (CAP ≥ 5 cm) e herbácea/arbustiva (CAP ≤ 4 cm) em áreas de 100m², estabelecidas em cada um dos 30 pontos nos quais foram instaladas as armadilhas; 2) por informações da literatura já bem estabelecida sobre fenologia de plantas do Cerrado (Batalha & Mantovani 2000; Guarino & Walter 2005; Silva–Júnior & Sarmiento 2009) que possibilitaram a determinação do período de maturação dos frutos para a maioria das espécies encontradas no inventário; 3) pelo somatório das espécies lenhosas e herbáceas/arbustivas que apresentavam registros de frutos zoocóricos maduros a cada mês.

Para cada subfamília ou tribo de borboleta, o número de indivíduos no mês de maior abundância foi dividido pelo total de indivíduos do referido *taxa*. Essa proporção foi considerada como medida de agregação temporal para cada subfamília e tribo de Nymphalidae. Assim, valores próximos a 1 (um) indicam que o *taxa* está distribuído heterogeneamente e quanto menor o valor mais homogênea foi a distribuição desse no ano.

O comprimento (mm) da asa anterior direita (distância entre extremidade apical até o ponto de inserção no tórax) foi utilizado como medida do tamanho corporal, uma vez que nos Nymphalidae a correlação entre essas variáveis é maior que 0.8 (Shahabuddin & Ponte 2005).

A variação da abundância mensal de Nymphalidae em função do número de espécies de plantas com frutos carnosos maduros, foi avaliada por modelos lineares generalizados (GLM–Poisson) para cada subfamília e tribo. Essa análise fornece um valor de "*deviance*", que indica a proporção de variação no número de borboletas que foi explicada pelo preditor fenológico (espécies de plantas com frutos maduros). Estes valores foram utilizados como variável denominada "*sincronia com o recurso alimentar*" a qual foi, posteriormente, utilizada como variável resposta a fim de investigar a associação com o tamanho corporal.

Análises estatísticas

Foram gerados modelos lineares generalizados (GLM), na distribuição de Poisson e ajustados para sobredispersão dos valores ("quasi-Poisson"), quando necessário, para testar possíveis efeitos dos preditores: climáticos nas duas escalas macro e micro-espacial; fenológico (espécies vegetais com frutos maduros a cada mês); e tamanho corporal (comprimento da asa – mm) na dinâmica temporal dos diferentes *taxa* de Nymphalidae. Para cada subfamília/tribo de Nymphalidae foi

avaliado o tamanho corporal como preditor da sincronia temporal com a oferta de recurso alimentar.

Inicialmente, todos os preditores foram incluídos no modelo estatístico (modelo cheio). Posteriormente, foram retiradas aquelas variáveis com baixo poder preditivo, e a eficiência dos modelos foi testada pela razão de verossimilhança (AIC) (Logan 2010). O modelo contendo menor valor de AIC foi considerado, uma vez que este contém o conjunto de preditores que melhor explicou a variação contida na variável resposta (Logan 2010). Todas as análises foram realizadas no programa estatístico R (R Development Core Team 2014).

RESULTADOS

Preditores climáticos e ambientais

Em macro-escala, a abundância dos Nymphalidae foi positivamente influenciada pela umidade relativa do ar (Figura 1) a qual explicou 40% da variação mensal no número de indivíduos (Tabela 1A). A riqueza de espécies foi positivamente associada à temperatura do ar (Figura 2) que explicou 30% da variação mensal no número de espécies de Nymphalidae ($\log(\text{riqueza de espécies})=1.65+0.05*x$; expl.: 0.3; p: 0.04).

Dentre os Nymphalidae, Morphini foi positivamente influenciado pela temperatura máxima em macro-escala ($\log(\text{abundância}) = -16.04 + 0.37* x$; p = 0.004), e os Satyrini pela umidade relativa do ar ($\log(\text{abundância})= 3.48 + 0.23*x$; p = 0.013), as quais explicaram, respectivamente, 20% e 59% da distribuição temporal desses taxa (Figuras 3A e 3B).

O cerrado *sensu stricto* e a mata de galeria apresentaram perfis microclimáticos dissimilares. As matas de galeria foram, em média, mais frias e

úmidas (temperatura: $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$; umidade relativa do ar: $60\% \pm 21\%$) e, climaticamente, apresentou menor variação do que o cerrado *sensu stricto* (temperatura: $30^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$; umidade relativa do ar: $44\% \pm 15\%$) (Figura 4A e 4B).

Quanto ao efeito do microclima na comunidade de borboletas frugívoras, menor variação nas temperaturas do ar foram associadas à maior abundância (Figura 5A) e riqueza de espécies de Nymphalidae ao longo do ano (Figura 5B), tanto na mata de galeria ($\log(\text{abundância}) = 4.89 - 0.74*x$; $p < 0.001$; $\log(\text{riqueza de spp.}) = 3.23 - 0.38*x$; $p < 0.05$), como no cerrado *sensu stricto* ($\log(\text{abundância}) = 6.88 - 0.71*x$; $p < 0.001$; $\log(\text{riqueza de spp.}) = 2.78 - 0.14*x$; $p < 0.001$). Entretanto, no cerrado *sensu stricto* foi observada maior abundância de Nymphalidae nos períodos de maior instabilidade na umidade relativa do ar (Figura 5C, Tabela 2). A riqueza de espécies foi positivamente associada à média da umidade relativa do ar tanto no cerrado *sensu stricto* quanto na mata de galeria (Figura 5D, Tabela 2).

O tamanho corporal explicou cerca de 70% da variação no grau de agregação temporal das espécies ($\log(\text{proporção}) = -2.11 + 1.31*x$; $p: 0.04$). Isso indica que, de modo geral, subfamílias compostas por espécies menores foram distribuídas de maneira mais homogênea ao longo do ano (Figura 6).

A abundância dos *taxa* de Nymphalidae variou em diferentes graus de intensidade em função da oferta potencial do recurso alimentar (Figura 7A–F). Desses, Satyrini (deviance: 4%) e Charaxinae (deviance: 13%) apresentaram associação fraca com o pico de oferta de frutos maduros; Nymphalinae (deviance: 22%) e Biblidinae (deviance: 28%) apresentaram associações moderadas; Brassolini (deviance: 32%) e Morphini (deviance: 83%) foram fortemente associado ao período de maior oferta de frutos maduros. Desses, apenas para os Morphini, *taxa* composto

por espécies maiores, a abundância foi significativamente sincronizada com a oferta de recurso ($\log(y): -4.89 + 0.21*x$; expl.: 83%; $p < 0.001$) (Figura 7F).

O tamanho corporal foi um preditor eficiente da sincronia dos diferentes taxa de Nymphalidae com a oferta potencial dos recursos alimentares ($\log(\text{sincronia}): -4.32 + 5.04$; expl. 81%; $p: 0.01$) (Tabela 1D). Assim, a abundância dos taxa que possuem espécies maiores foi mais fortemente sincronizada com os períodos de maior disponibilidade de frutos maduros do que os seus relativos menores (Figura 8).

DISCUSSÃO

O presente estudo corrobora outros resultados que indicaram associação positiva da abundância e riqueza de espécies de borboletas aos meses com temperatura e umidade do ar mais elevada (Brehm *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2010). Tais associações podem ser explicadas pelos efeitos diretos e indiretos das variáveis climáticas (Douwes 1976, Ribeiro *et al.* 2010, Silva *et al.* 2011a), pela ação dos inimigos naturais (Morais *et al.* 1999) e pelo tamanho corporal dos indivíduos (Ribeiro & Freitas 2011). A temperatura é um importante preditor da atividade dessas borboletas (Douwes 1976; Meyer & Sisk 2001; Ribeiro & Freitas 2010), assim, diretamente interfere na taxa de captura desses Nymphalidae (Holoyoak *et al.* 1997; Brehm *et al.* 2007; Ribeiro *et al.* 2010).

A estação seca do Cerrado é um importante fator na fenologia do Cerrado, e influencia diretamente a disponibilidade dos recursos alimentares para as comunidades de insetos (Pinheiro *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011a). Alguns grupos, como as lagartas de lepidópteros, ocorrem em maior número na estação seca e, aparentemente, pode funcionar como uma adaptação de fuga temporal dos inimigos naturais (Morais *et al.* 1999). Neste caso, a emergência dos adultos ocorre no início da

estação chuvosa, período de maturação dos frutos carnosos da maioria das espécies vegetais (Mantovani & Martins 1988; Batalha *et al.* 1997; Batalha & Mantovani 2000; Batalha & Martins 2004; Silva *et al.* 2011b), e que constitui o principal recurso alimentar dos Nymphalidae (DeVries *et al.* 1997).

Os Nymphalidae, apresentaram uma redução populacional associada aos períodos de menor teor de umidade na vegetação (Braby 1995) como, também, aos períodos de alta pluviosidade (Hill *et al.* 2003). Nobre e colaboradores (2012) indicaram que a baixa representatividade de Satyrini no nordeste brasileiro foi devido às características climáticas da Caatinga, que é um bioma xérico. Os resultados do presente trabalho reforçam a hipótese de que os Satyrini são, especialmente, sensíveis às mudanças na umidade relativa do ar. Assim, são desfavorecidos em períodos de baixa umidade relativa do ar, sobretudo na longa e intensa estação seca do Cerrado.

A maior ocorrência de Morphini durante os meses de maior temperatura pode ser associada aos efeitos diretos da temperatura na atividade desses insetos (Wolda 1992; Brehm *et al.* 2007, Ribeiro *et al.* 2010) e, indiretamente, pela resposta fenológica da vegetação durante os meses/períodos quentes e úmidos (Mantovani & Martins 1988; Batalha *et al.* 1997; Batalha & Mantovani 2000; Batalha & Martins 2004; Silva *et al.* 2011b).

As diferenças estruturais dos dois *habitat* (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) favorecem condições microclimáticas diferenciadas (Meyer & Sisk 2001; Hoffmann *et al.* 2005), as quais são mais amenas na mata de galeria (Figura 5A e 5B), essa característica já foi indicada como explicação da variação da abundância e riqueza de Hymenoptera e Diptera, na mesma região (Diniz & Kitayama 1998; Tidon 2006). Os resultados aqui obtidos reforçam a idéia de que a estrutura da vegetação e a variabilidade microclimática no cerrado *sensu stricto* e na mata de galeria atuam

como importantes preditores da dinâmica temporal dos Nymphalidae (Barlow *et al.* 2007; Checa *et al.* 2014), no qual, maior abundância e riqueza de espécies dessas borboletas estão associadas aos períodos e aos microambientes com condições microclimáticas mais estáveis (temperatura máxima do ar e umidade relativa do ar).

Nas matas secas do Equador, a abundância e riqueza dos Nymphalidae foram associadas positivamente à variação da temperatura do ar e negativamente associada a variação na umidade relativa do ar (Checa *et al.* 2014). O padrão encontrado no Cerrado mostra algumas dissimilaridades comparado ao encontrado nas matas do Equador e pode estar associado aos perfis climáticos distintos dessas regiões (floresta Equatorial e Cerrado). O Cerrado possui baixa umidade relativa do ar o que constitui em um fator limitante forte para as comunidades animais (Marquis *et al.* 2002). Assim, a variabilidade na umidade relativa do ar, especialmente nos ambientes mais abertos do Cerrado (*cerrado sensu stricto*), está relacionada à contribuição de períodos mais úmidos, os quais podem favorecer uma maior abundância de borboletas, diferentemente do relatado para a mata seca do Equador.

A hipótese de que borboletas maiores são temporalmente mais restritas do que as menores (Ribeiro & Freitas 2011) é bem aceita para as borboletas no Cerrado. O presente estudo se diferencia dos anteriores porque, além de corroborar com a restrição temporal das borboletas maiores, mostra que isso ocorre mais frequentemente sincronizada com os períodos ótimos em oferta do recurso alimentar do que os seus relativos menores. Uma possível explicação para tal associação refere-se ao maior requerimento energético (García-Barros 2006), que implica em limitações ambientais que, evolutivamente, atuam em favor de uma ocorrência mais sincrônica com o período ótimo em recursos alimentares (Ribeiro & Freitas 2011).

Concluindo, os meses mais quentes e com maior umidade relativa do ar são propícios à maior atividade e portanto, maior captura dos Nymphalidae no Cerrado. A estrutura do ambiente e as variáveis microclimáticas são também bons preditores da dinâmica temporal dessas borboletas. Além disso, ambientes e períodos climaticamente mais estáveis favorecem maior riqueza de espécies de borboletas. Adicionalmente, o tamanho corporal influencia a dinâmica temporal dos Nymphalidae: borboletas maiores são temporalmente mais restritas e fortemente associadas aos períodos de maior oferta alimentar comparada aos seus relativos menores. Desse modo, este estudo é pioneiro ao testar como tamanho corporal e comportamento alimentar estão associados à dinâmica temporal dos Nymphalidae, além de testar os efeitos de variáveis micro e macroclimáticas. Assim, pode-se sugerir que a variação na diversidade temporal é influenciada por uma série de fatores, muitas vezes dependentes e é bem mais complexa do que a simples associação da dinâmica dos Nymphalidae com as variáveis climáticas regionais.

REFERÊNCIAS

- Barlow, J., Overall, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A. & Peres, C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forest on fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*. 44:1001–1012.
- Batalha, M.A., Aragaki, S. & Mantovani, W. 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas, Pirassununga, São Paulo. *Acta Botanica Brasilica*. 11:61–78.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*. 60:129–145.
- Batalha, M.A. & Martins, F.R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park. *Australian Journal of Botany* 52:149–161.
- Braby, M.F. 1995. Seasonal changes in relative abundance and spatial distribution of Australian lowland tropical satyrine butterflies. *Australian Journal of Zoology*. 43:209–229.
- Brehm, G., Colwell, R.K. & Kluge, J. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*. 16:205–219.
- Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2000. Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica*. 32:934–956.
- Castro, L. H. R., Moreira, A. M. & Assad, E. D. 1994. Definição e regionalização dos padrões pluviométricos dos Cerrados brasileiros. p.13–23. *In*: E. D. Assad (ed.) *Chuvas nos Cerrados: análise e espacialização*. Brasília, Embrapa CPAC, Embrapa SPI, 423 p.

- Checa, M.F., Rodriguez, J., Willmont, R.K. & Linger, B. 2014. Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened Neotropical dry forest. *Florida Entomologist*. 97:1–13.
- DeVries, P.J., Alexander, L.G., Chacon, I.A. & Fordyce, J.A. 2012. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*. 81:472–482.
- DeVries, P.J., Murray, D. & Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 62:343–364.
- DeVries, P.J. & Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of Linnean Society*. 74:1–15.
- DeVries, P.J., Walla, T.R. & Greeney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*. 68:333–353.
- Diniz, I.R. & Kitayama, K. 1998. Seasonality of a vespidae species (Hymenoptera: Vespidae) in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical*. 46:109–114.
- Douwes, P. 1976. Activity in *Heodes virgaureae* (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to air temperature, solar radiation, and time of day. *Oecologia*. 22:287–298.
- Fonseca, M., Silva-Júnior, M.C. 2004. Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília. *Acta Botânica Brasilica*. 18:19–29.

- García-Barros, E. 2006. Within and between species scaling in the weight, water, carbon and nitrogen contents of eggs and neonate larvae of twelve satyrine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology*. 103: 559–568.
- Guarino, G.S.E. & Walter, T.M.B. 2005. Fitossociologia de dois trechos inundáveis de Matas de Galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*. 19:431–442.
- Hill, J.K., Hamer, K.C., Dawood, M.M., Tangah, J. & Chey, V.K. 2003. Rainfall but not selective logging affect changes in abundance of a tropical forest butterfly in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*. 19:35–42.
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*. 19:932–940.
- Holoyoak, M., Jarosik, V. & Novák, I. 1997. Weather-induced changes in moth activity bias measurement of long-term population dynamics from light trap samples. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 83:329–335.
- Logan, M. 2010. *Biostatistical design analysis using R: a practical guide*. Wiley–Blackwell, Oxford, UK.
- Mantovani, W. & Martins, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11:101–102.
- Marcuzzo, F.F.N., Cardoso, M.R.D. & Faria, T.G. 2012. Chuvas no Cerrado da região centro-oeste do Brasil. *Ateliê Geográfico*. 6:112–130.

- Marcuzzo, F.F.N., Goularte, E.R.P., Melo, D.C.R., Pinto-Filho, R.F. & Cardoso, M.R.D. 2011. Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto. 5217–5224.
- Marini-Filho, O.J. & Martins, R.P. 2010. Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *Journal of Insect Conservation*. 14:401–411.
- Marquis, R. J., Morais, H. C. & Diniz, I. R. 2002. Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? *In* *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 306–328.
- Meyer, C.L. & Sisk, T.D. 2001. Butterfly response to microclimatic conditions following *Ponderosa* pine restoration. *Restoration Ecology*. 9:453–461.
- Morais, H.C., Diniz, I.R. & Silva, D.M.S. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista Biologia Tropical*. 47:1025–1033.
- Nobre, C.E.B., Iannuzzi, L. & Schlindwein, C. 2012. Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian semiarid area. *International Scholarly Research Network-Zoology*. 1–8.
- Pinheiro, F., Diniz, I.R., Coelho, D. & Bandeira, M.P.S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*. 27: 132–136.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Online: www.R-project.org.
- Ribeiro, D.B. & Freitas, A.V.L. 2010. Differences in thermal responses in a fragmented landscape: temperature affects the sampling of diurnal, but not nocturnal fruit-feeding Lepidoptera. *Journal of Research on Lepidoptera*. 42:1–4.

- Ribeiro, D.B. & Freitas, A.V.L. 2011. Large-sized insects show stronger seasonality than small-sized ones: a case study of fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*. 104:820–827.
- Ribeiro, D.B., Prado, P.I, Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2010. Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the Atlantic Forest. *Biotropica*. 42:710–716.
- Shahabuddin, G. & Ponte, C.A. 2005. Frugivorous butterfly species in tropical forest fragments: correlates of vulnerability to extinction. *Biodiversity and Conservation*. 14:1137–1152.
- Silva, F.A.M., Assad, E.A. & Evangelista, B.A. 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado. p. 69–88. *In*: S. M. Sano; S. P. Almeida; J. F. Ribeiro (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Vol. 2, Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 406 p.
- Silva, I.A., Silva, D.M., Carvalho, G.H. & Batalha, M.A. 2011b. Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. 68:1207–1215.
- Silva, N.A.P., Frizzas, M.R. & Oliveira, M.C. 2011a. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*. 55:79–87.
- Silva–Júnior, M.C. & Sarmiento, T.R. 2009. Comunidades lenhosas no cerrado sentido restrito em duas posições topográficas na estação ecológica do Jardim Botânico de Brasília, DF, Brasil. *Rodriguésia*. 60:277–294.
- Tidon, R. 2006. Relationship between drosophilids (Diptera: Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87:233–247

Uehara-Prado, M., Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*.16:43–54.

Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia*. 89:47–52.

Tabela 1. Parâmetros dos modelos lineares generalizados (GLM) contendo apenas os preditores da abundância e da riqueza de espécies de Nymphalidae, mantidos pelo critério de verossimilhança. Nos modelos A) e B) foram utilizados os preditores macroclimáticos (média mensal de temperatura e umidade relativa do ar) e fenológico (riqueza de plantas com frutos maduros), nos modelos C) e D) apenas o tamanho corporal dos Nymphalidae (comprimento da asa direita em mm). Dados macroclimáticos foram cedidos pela Estação Meteorológica da Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília – DF, para o período de julho/2012 a junho/2013.

Var. resposta/ Fatores	α/β	G.L _{num}	G.L _{den}	Dev.	Resid.dev.	t	F	P
A) Abundância								
Intercepto	-1.09	-	10	-	1062.1	-0.38	-	-
Temp.max(°C)	0.18	1	9	98.3	963.7	2.13	1.4	0.2
Umid. (%)	0.02	1	8	421.6	542.1	2.41	6.06	0.03 *
B) Riqueza de espécie								
Intercepto	1.65	-	10	-	13.6	2.02	-	-
Temp.max(°C)	0.05	1	9	4.02	9.5	2.02	4.02	0.04 *
C) Prop. de captura								
Intercepto	-2.11	-	5	-	0.07	-7.8	-	-
Comp. asa anterior	1.3	1	4	0.05	0.02	2.9	8.59	0.04 *
D) Sincronia c/ frutos								
Intercepto	-4.3	-	5	-	1.13	-4.8	-	-
Comp. asa anterior	5.04	1	4	0.9	0.2	3.89	16.5	0.01 **

Tabela 2. Parâmetros dos modelos lineares generalizados da influência do microclima (média e desvio-padrão, da temperatura máxima-°C; e umidade relativa do ar-%) na abundância e a riqueza de espécies dos Nymphalidae verificado por seis datalogers (HOBO U23-001) instalados em três pontos amostrais do cerrado *sensu stricto* (C1.1, C2.1 e C3.1) e três da mata de galeria (M1.2; M2.2 e M3.2) da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília-DF., Dados obtidos de julho/2012 a junho/2013.

Var. resposta/ Fatores microclima	α/β	G.L _{num}	G.L _{den}	Dev.	Resid.dev.	F	P
Abundância relativa							
Intercepto	-6.59	-	23	-	1875.6	-	-
Ambiente	-1.53	1	22	417.4	1458.1	14.97	0.001**
Temperatura-dp.	-0.99	1	21	536.3	921.7	19.24	0.0003***
Umidade-dp.	0.17	1	20	129.1	792.6	4.63	0.4*
Umidade-dp.:Ambiente	-0.19	1	19	251.9	540.7	9.03	0.007**
Riqueza de espécies							
Intercepto	0.97	-	23	-	1.41	-	-
Ambiente	0.05	1	22	0.83	0.57	45.1	<0.0001***
Umidade rel. média	0.001	1	21	0.12	0.44	6.8	0.01*
Temperatura-dp.	-0.07	1	20	0.08	0.36	4.3	0.04*

FIGURAS

Figura 1

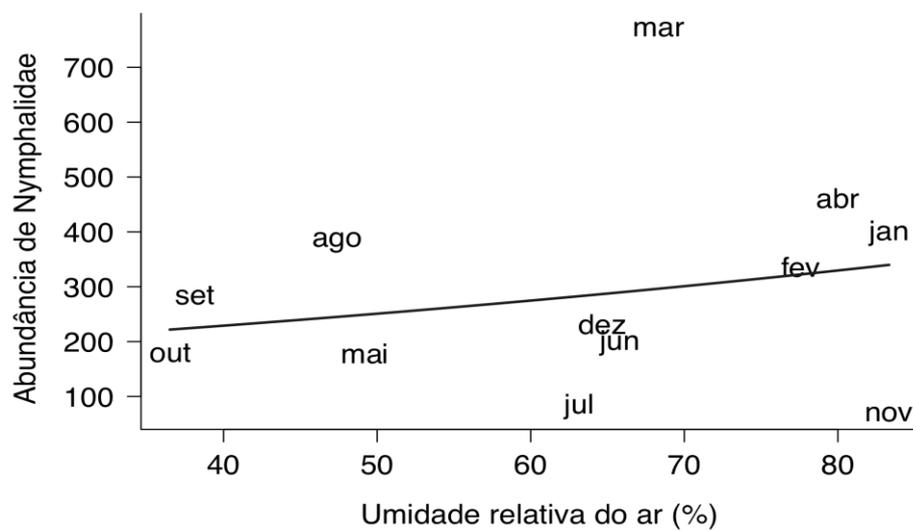


Figura 1. Relação entre abundância relativa de Nymphalidae e umidade relativa do ar (%) de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR) (macroclima da região), Brasília, DF.

Figura 2

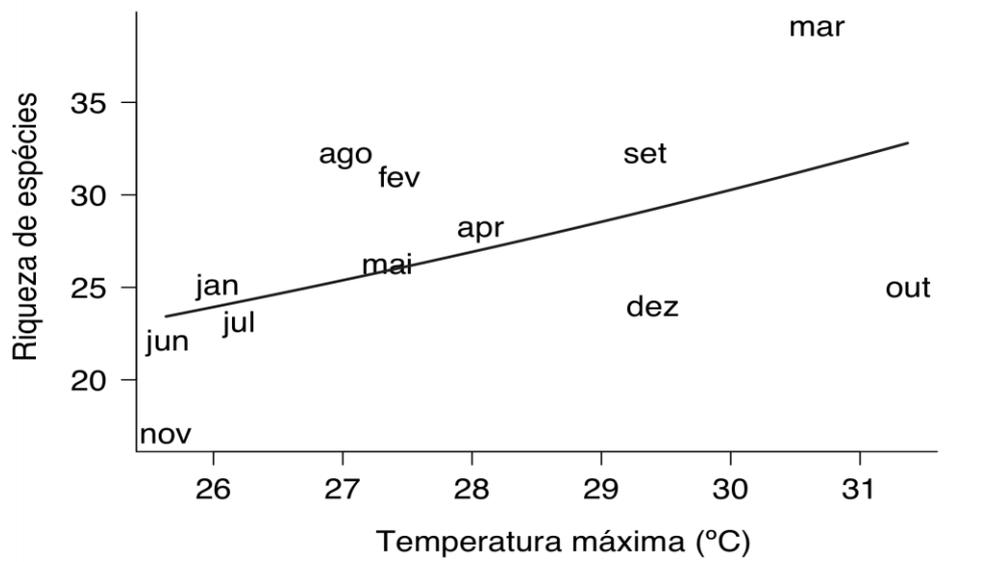


Figura 2. Relação entre riqueza de espécies de Nymphalidae e temperatura máxima mensal (°C), de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), (macroclima da região), Brasília, DF.

Figura 3

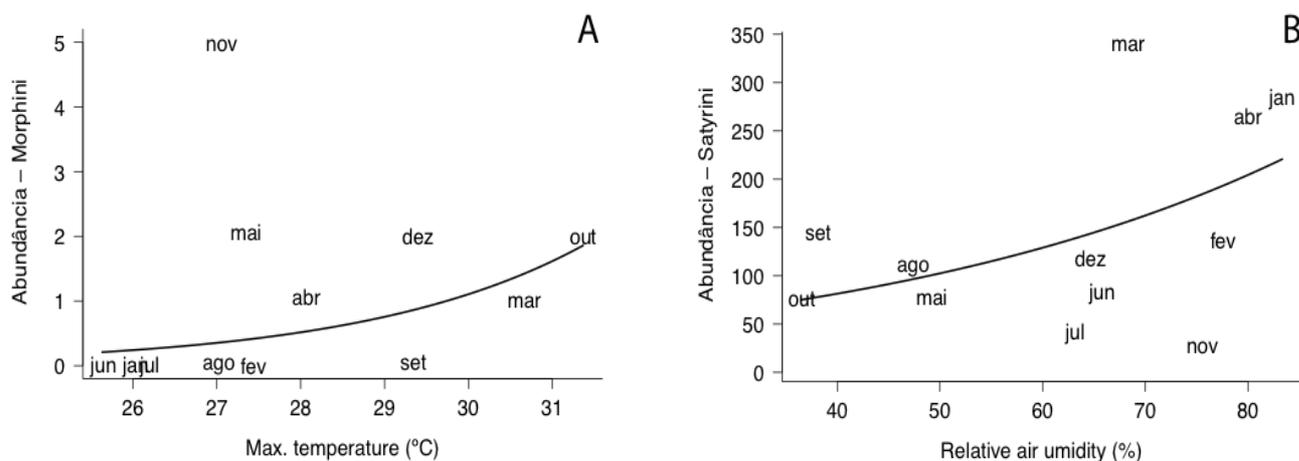


Figura 3. Relação entre: A) abundância de Morphini e temperatura máxima (°C) ($\log(y) = -11.3 + 0.38 * x$; $p = 0.004$) e B) abundância relativa de Satyrinae e umidade relativa do ar (%) ($\log(y) = 3.48 + 0.23 * x$; $p = 0.013$) na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR) (macroclima da região), Brasília, DF, de julho/2012 a junho/2013.

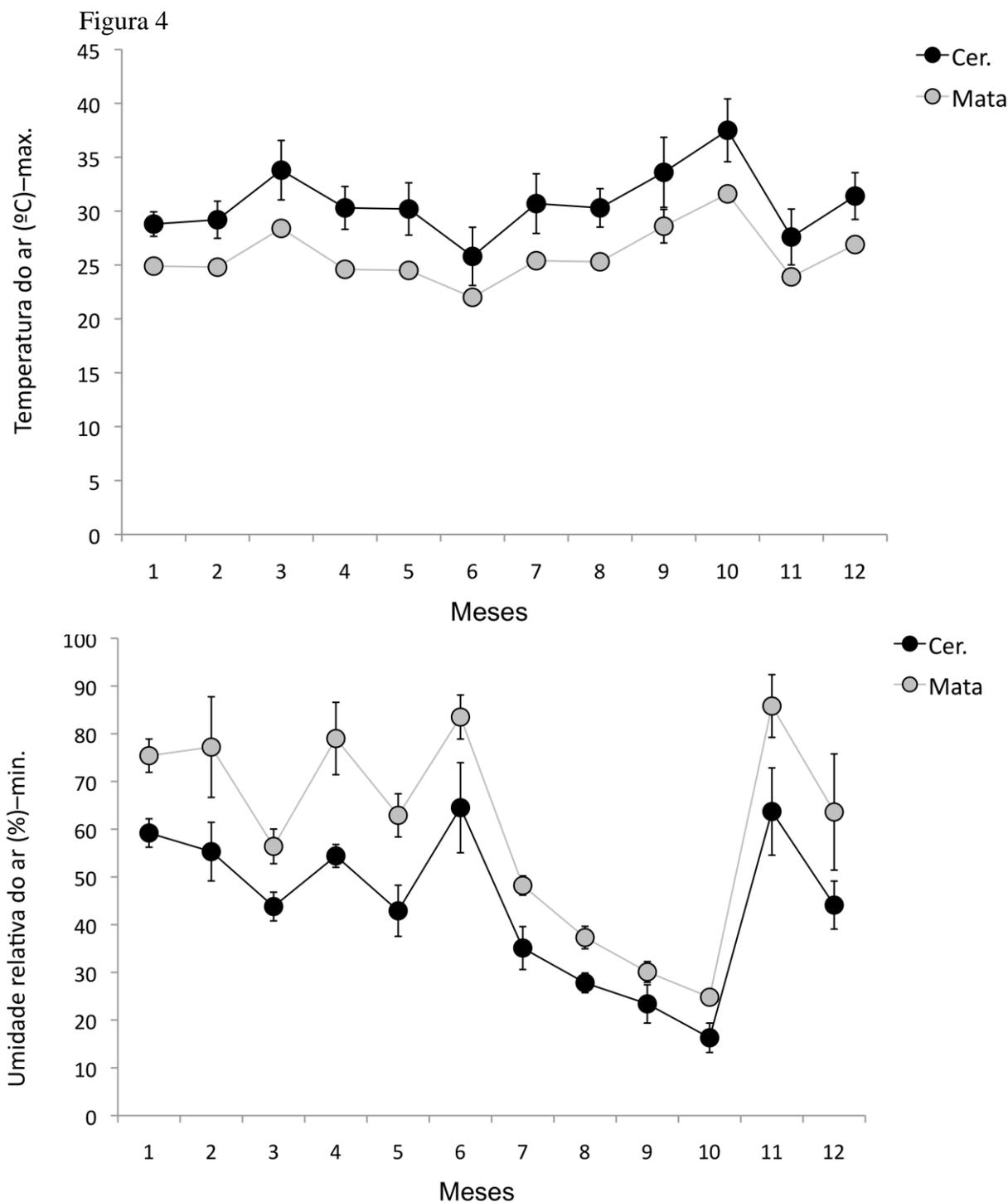


Figura 4. Informações microclimáticas mensais: A) temperatura máxima (°C) e B) umidade relativa do ar (%), obtidas por seis medidores (HOBO U23–001) de julho/2012 a junho/2013 em três áreas de cerrado *sensu stricto* (cer.) e três de mata de galeria (Mata) da Fazenda Água Limpa e da Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.

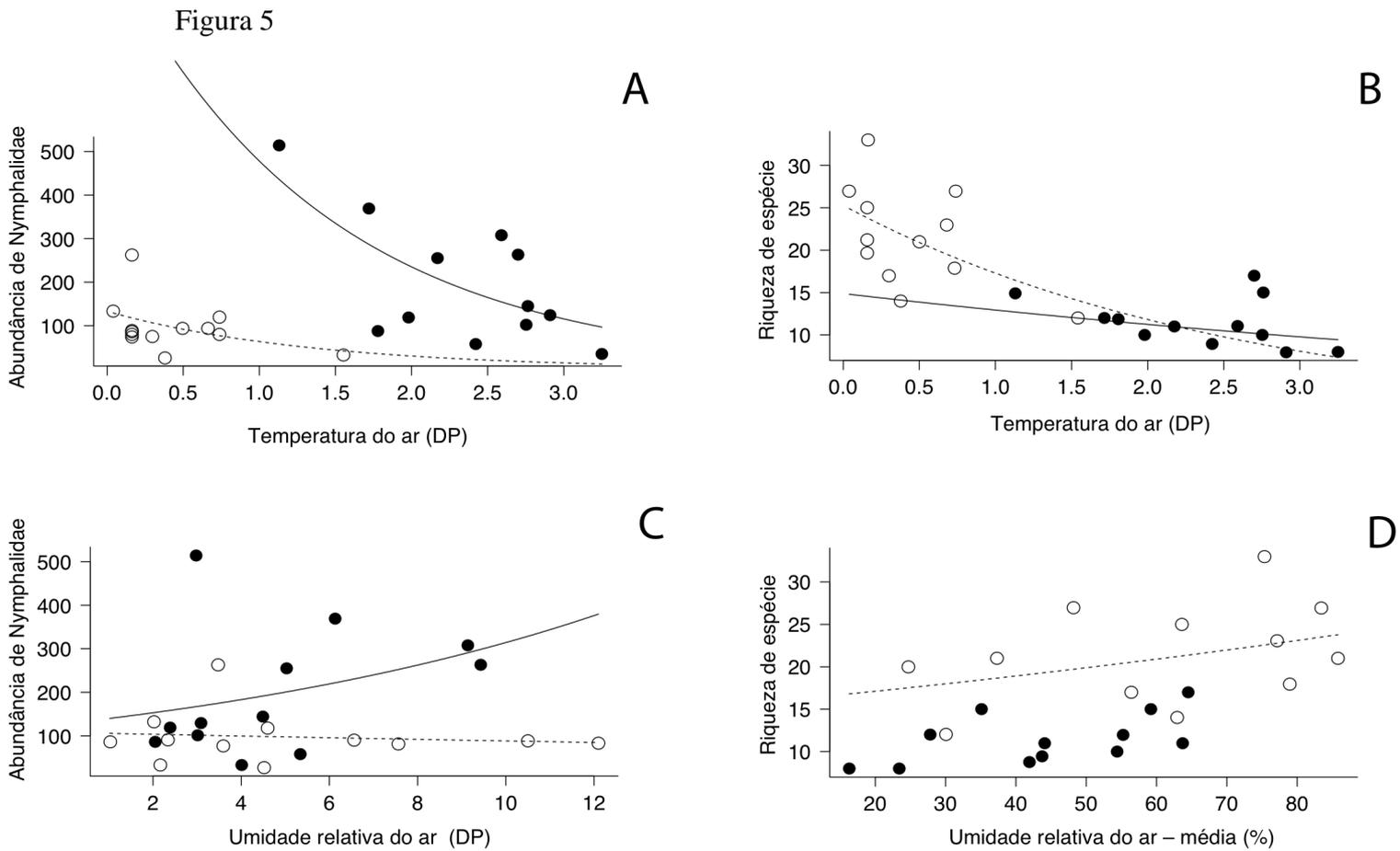


Figura 6. Abundância de Nymphalidae em função da variação (desvio-padrão-dp) na A) temperatura e C) umidade relativa do ar; Riqueza de espécies de Nymphalidae em função do B) desvio-padrão da temperatura do ar e da D) média da umidade relativa do ar em áreas de cerrado *sensu stricto* (círculos cheios) e mata de galeria (círculos vazios). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.

Figura 6

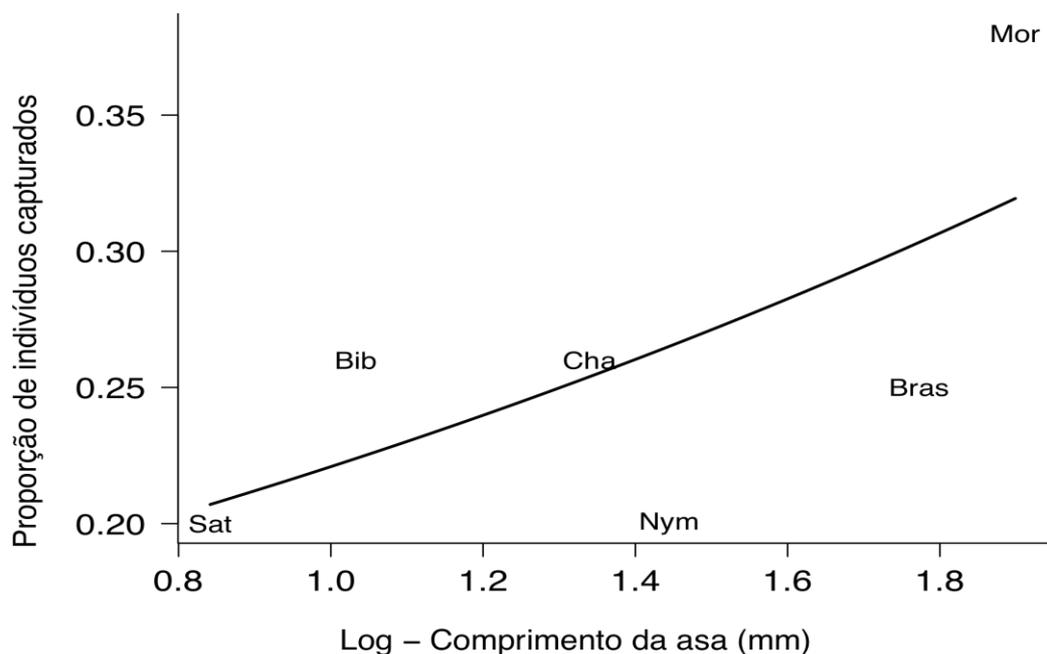


Figura 6. Relação entre a proporção de indivíduos capturados no mês de maior ocorrência e o tamanho corporal (comprimento da asa) de diferentes tribos e subfamílias de Nymphalidae (Bib–Biblidinae; Bra–Brassolini; Cha–Charaxinae; Mor–Morphini; Nym–Nymphalinae; Sat–Satyrinae). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.

Figura 7

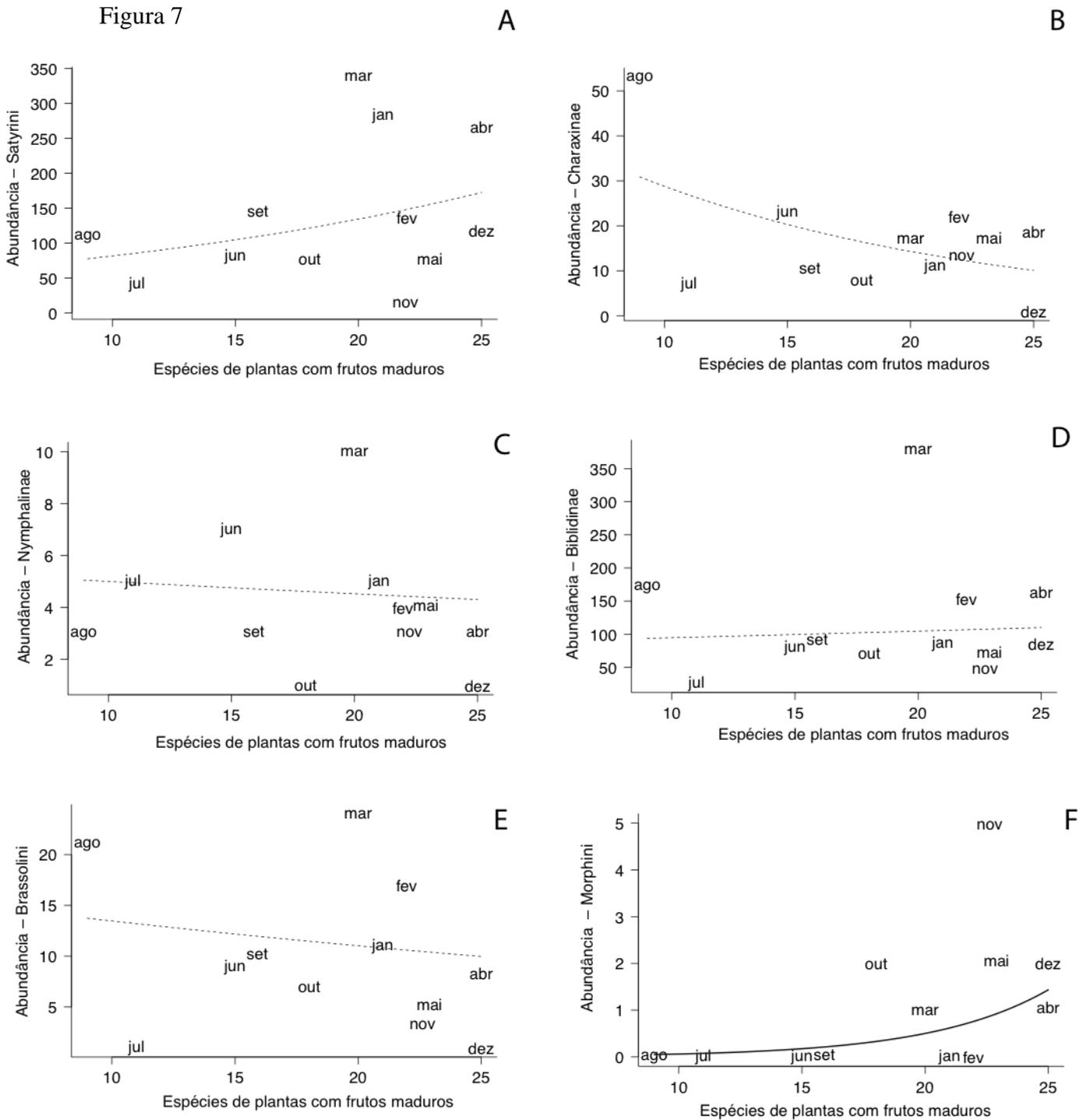


Figura 7. Relação entre abundância mensal das subfamílias/tribos de Nymphalidae e riqueza de espécies vegetais apresentando frutos zoocóricos maduros a cada mês (A: Satyrinae; B: Charaxinae; C: Nymphalinae; D: Brassolini; E: Biblidinae e F: Morphini). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.

Figura 8

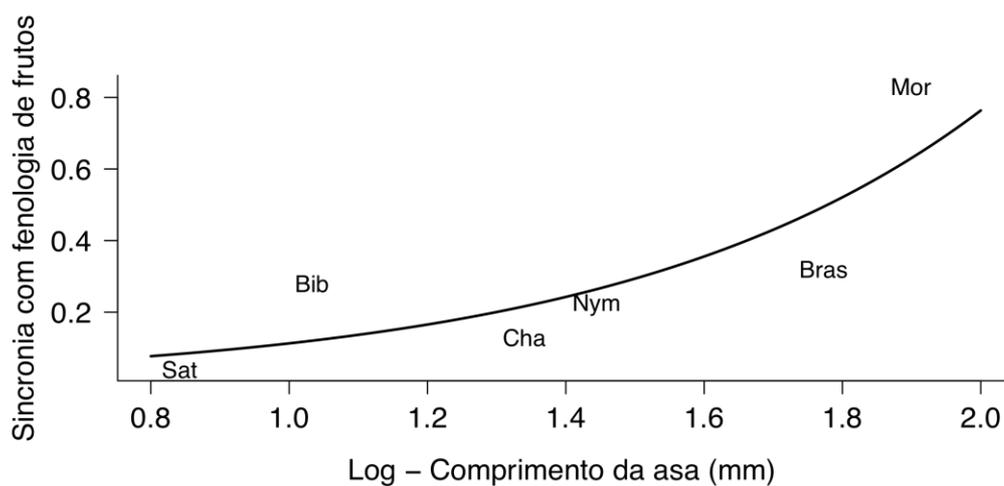


Figura 8. Sincronia entre abundância de Nymphalidae e fenologia de frutos (GLM deviance) em função do tamanho corporal médio das subfamílias e tribos de Nymphalidae (Blib.: Biblidinae; Bras.: Brassolini; Char.: Charaxinae; Mor.: Morphini e Sat.: Satyrinae;). Dados coletados de julho/2012 a junho/2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília, DF.

Capítulo 3. Comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do cerrado: dimensões horizontal e vertical

Resumo: A heterogeneidade de *habitat*, a complexidade ambiental e a diversidade biológica estão positivamente associadas. Horizontalmente, o Cerrado é um ambiente formado por um mosaico de diferentes tipos de vegetação o que remete à heterogeneidade. Entretanto, a dimensão vertical está entre os fatores que definem a complexidade espacial do ambiente. Para os Nymphalidae do Cerrado não existem informações na literatura acerca da contribuição dessas dimensões na estruturação dessa comunidade. Desse modo, o presente estudo tem os objetivos de avaliar o efeito das dimensões horizontal e vertical na estruturação da comunidade dessas borboletas e testar a hipótese de que ambientes estruturalmente mais complexos comportam a coexistência de maior riqueza de espécies. O estudo foi realizado de julho/2012 a junho/2013 e capturou 3.459 indivíduos de 62 espécies de Nymphalidae na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR). Houve maior abundância de Nymphalidae no cerrado *sensu stricto* e no sub-bosque do que na mata de galeria e no dossel. A mata de galeria foi o ambiente mais rico em espécies e 13% das espécies foram restritas ao dossel. Tanto a dimensão horizontal quanto a vertical contribuíram para a estruturação da comunidade de Nymphalidae. Entretanto, houve maior substituição de espécies entre o dossel e o sub-bosque na mata de galeria em comparação aos dois estratos verticais no cerrado *sensu stricto*. A maior complexidade espacial nas dimensões horizontal e vertical da mata de galeria, somadas à maior substituição de espécies nesse ambiente são fatores que reforçam a hipótese de que a complexidade estrutural do ambiente e a diversidade biológica estão positivamente relacionadas. Assim, é importante que os estudos explorem ambas as dimensões da escala espacial, para discutir propriamente a heterogeneidade do ambiente, especialmente na mata de galeria. O presente estudo reforça a contribuição ímpar das matas de galeria na manutenção da alta diversidade de borboletas no Cerrado.

Palavras-chave: assembléia, diversidade, dossel, mata de galeria, heterogeneidade de *Habitat*

INTRODUÇÃO

Heterogeneidade ambiental pode ser definida como a variabilidade e a complexidade das propriedades espaciais nos sistemas ecológicos (Li & Reynolds 1994). Compreender como a estrutura dos ambientes afeta os padrões e processos da diversidade animal é uma das questões fundamentais em ecologia (MacArthur & Wilson 1967; Turner *et al.* 2001; Turner 2005). A hipótese da heterogeneidade de *Habitat* (Simpson 1949; Tew *et al.* 2004), prediz que ambientes estruturalmente mais complexos proporcionam meios diversos (maior variabilidade de nichos) para a exploração dos recursos e, assim, permite a coexistência de maior diversidade de espécies animais (MacArthur & Wilson 1967; Tew *et al.* 2004).

O Cerrado (savana brasileira) é caracterizado como um mosaico de formações vegetais, abrangendo desde áreas abertas (campos) até formações florestais (cerradão e mata de galeria) (Oliveira-Filho & Ratter 2002). No Cerrado, os ambientes de savana (cerrado *sensu stricto*) dominam a paisagem, enquanto as florestas (mata de galeria) possuem distribuição restrita a 10% do bioma. Apesar dessa restrição espacial, as matas de galeria desempenham um papel crucial na manutenção da alta diversidade animal, pois mantém a conexão física do Cerrado com a Amazônia e a Mata Atlântica e, ainda, possibilita o refúgio da biota durante o intenso período seco desse bioma (Redford & Fonseca 1986; Cavalcanti & Joly 2002; Mata & Tidon 2013; Scherrer *et al.* 2013). Tais características fazem do Cerrado um ambiente ideal para se avaliar a hipótese da heterogeneidade de *habitat* (Pacheco & Vasconcelos 2012).

Dado o alto endemismo, a rica biodiversidade e a intensa transformação da paisagem (Klink & Machado 2005; Mata & Tidon 2013), o Cerrado é reconhecido como um dos biomas prioritários para conservação da biodiversidade mundial – "hotspots" (Mittermeier *et al.* 2005; Mata & Tidon 2013). Dessa maneira,

compreender como a fauna está distribuída nos diversos ambientes torna-se como uma das medidas prioritárias para a definição de ações de conservação das paisagens naturais e proteção das espécies frente à intensa expansão do setor agrícola no Cerrado (Cavalcanti & Joly 2002; Klink & Machado 2005; Mata & Tidon 2013).

No Cerrado há estimativas de 90.000 espécies de insetos (Dias 1992). Entretanto, apesar de conhecermos alguns padrões dessa diversidade (Klink & Machado 2005), a explicação dos mecanismos que determinam estes padrões, tem sido negligenciada, como por exemplo, o efeito da heterogeneidade de *habitat* (Pinheiro & Ortiz 1992; Diniz *et al.* 2010; Morais *et al.* 2011; Silva *et al.* 2012; Mata & Tidon 2013). A heterogeneidade de ambientes, somado à longa história evolutiva na interação entre os herbívoros e suas plantas hospedeiras são fatores chaves na estruturação das comunidades de borboletas (Pinheiro & Ortiz 1992; Brown Jr. & Gifford 2002; Uehara-Prado *et al.* 2007). Nesse sentido, estima-se que paisagens de Cerrado estruturalmente mais simples sejam marcadas por uma drástica redução no número de espécies (Ratter *et al.* 1997; Brown Jr. & Gifford 2002).

Os ambientes verticalmente mais complexos abrigam diferentes subconjuntos de espécies, o que contribui para a manutenção da rica biodiversidade de mamíferos (Hannibal & Caceres 2010), de coleópteros (Grimbacher & Stork 2007), drosófilas (Roque *et al.* 2013) e de borboletas frugívoras (DeVries 1987, 1988; DeVries *et al.* 2012; Fermon *et al.* 2003, 2005; Molleman *et al.* 2006; Ribeiro & Freitas 2012). Embora a distribuição vertical das borboletas frugívoras seja bem documentada para florestas tropicais (Schulze *et al.* 2001; Fermon *et al.* 2003; Drumbell & Hill 2005; Molleman *et al.* 2006; DeVries *et al.* 2012), incluindo a Amazônia brasileira (Barlow *et al.* 2007, Ribeiro & Freitas 2012) e a Mata Atlântica (Santos, 2013), até a presente data não temos conhecimento sobre esses estudos no Cerrado.

Visando o preenchimento dessa lacuna no conhecimento, o presente estudo investiga como os padrões de distribuição espacial dos Nymphalidae são influenciados pelas dimensões horizontal (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) e vertical (dossel e sub-bosque) no Cerrado. Horizontalmente, espera-se que a comunidade de borboletas no cerrado *sensu stricto* seja diferente e mais simples do que a da mata de galeria, sendo, tais diferenças, associadas às dissimilaridades florísticas e estruturais desses dois ambientes (Mesquita–Jr. 2000; Hoffmann *et al.* 2005a; Hoffmann *et al.* 2005b). Em relação à dimensão vertical, espera-se que diferenças na comunidade de Nymphalidae sejam restritas à mata de galeria, uma vez que, nesse ambiente, há estruturação vertical mais complexa do que no cerrado *sensu stricto* (Oliveira–Filho & Ratter 2002; Campos *et al.* 2008; Machado 2009).

MATERIAL E MÉTODOS

Estimadores de diversidade e descritores da comunidade

A riqueza de espécies foi estimada por curvas de rarefação com base nos valores de (*MaoTau*) e (*Jackknife1*), geradas com 1.000 aleatorizações sem reposição, pelo programa EstimateS (Colwell 2005). O estimador *Jackknife* é amplamente utilizado dado o bom desempenho e eficiência frente aos outros estimadores, além de possuir menor viés e baixa dependência quanto ao tamanho amostral (Brose *et al.* 2003). Adicionalmente, os valores de riqueza observada (Sobs–*MaoTau*) foram utilizados para comparar a riqueza de espécies entre os ambientes nas dimensões horizontal (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) e vertical (sub-bosque e dossel) na mata e no cerrado *sensu stricto* (Colwell 2005). Dessa maneira, a variação espacial na comunidade de Nymphalidae foi avaliada em cinco critérios: *abundância* (número de indivíduos capturados), *riqueza de espécies* (número de espécies observado - *Mao*

Tau; e esperado - *Jackknife1*), *equabilidade* (perfil de equabilidade de Rényi), *diversidade* (perfil de diversidade de Rényi) e *composição de espécies* (identidade taxonômica).

O perfil de Rényi é calculado $H_a = 1/(1-a) \log \sum p_i^a$, onde p_i é a abundância relativa da espécie i e o parâmetro alfa (α) muda de acordo com a sensibilidade à ocorrência de espécies pouco frequentes e abundantes. Para $\alpha = 0$, $H_0 = \log S$, onde S representa o número de espécies na comunidade; para $\alpha = 1$, $H_1 = H$, onde H é o índice de diversidade de Shannon; para $\alpha = 2$, $H_2 = \log 1/D$, onde D é o índice de Simpson; ∞ , $H_\infty = \log 1/d = \log 1/p_{\max}$, onde d representa o índice de Berger-Parker e p_{\max} , é a proporção da espécie mais abundante. Enquanto as medidas tradicionais de diversidade indicam descrições pontuais da estrutura das comunidades, na equação de Rényi há um continuum de medidas de diversidade que consideram ambas, as espécies raras e abundantes (Tóthmérész 1995; Ricotta 2003). A análise visual dos perfis gerados permite a rápida ordenação das comunidades com base na diversidade de espécies. Quando o perfil de diversidade de uma dada localidade permanece acima do perfil de uma segunda, é indicativo que a primeira comunidade possui maior diversidade de espécie comparada à segunda.

A forma dos perfis é influenciada pela distribuição das abundâncias (equabilidade), assim, o perfil de diversidade de uma localidade cujas espécies possuem abundâncias similares será mais horizontalmente disposto comparado a uma segunda comunidade com abundâncias dissimilares (Tóthmérész 1995; Ricotta 2003). Entretanto, o perfil de equabilidade de Rényi consiste em um método mais eficiente para comparar a equabilidade de duas ou mais comunidades (Ricotta 2003). A interpretação do perfil de equabilidade é similar ao perfil de diversidade, no sentido que, os perfis das comunidades com abundâncias mais homogeneamente distribuídas

(maior equabilidade) estarão dispostos acima daquelas cuja distribuição das abundâncias é mais heterogênea (menor equabilidade) (Ricotta 2003). Os valores de *diversidade* e *equabilidade* de Rényi foram calculados utilizando os pacotes "BiodiversityR" e "vegan" do programa estatístico R (R Development Core Team 2014).

Análises estatísticas

Modelos lineares de efeito misto (lme) foram utilizados para verificar a importância da dimensão horizontal (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) e da dimensão vertical (sub-bosque e dossel) de cada *habitat* para a explicação da abundância de Nymphalidae. As armadilhas e transecções lineares (C1 – C5 e M1 – M5) foram consideradas como efeitos aleatórios. As dimensões horizontal (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) e vertical (dossel e sub-bosque) como efeitos fixos.

Análise de variância por permutação (PERMANOVA), geradas com 1.000 aleatorizações, foi utilizada para verificar a significância das diferenças com base na composição de espécies nas comparações horizontais (cerrado e mata) e verticais (dossel e sub-bosque) com o esperado ao acaso. A análise dimensional de escalonamento não métrico (NMDS) (Logan 2010) foi feita para visualizar possíveis diferenças na composição de espécies ao longo do espaço horizontal e vertical do Cerrado.

Adicionalmente, verificamos quais espécies (≥ 10 ind.) caracterizam melhor cada *habitat* e o estrato vertical, utilizando a abordagem de Dufrêne e Legendre (1997) "*indval*". Essa análise fornece um valor indicador para cada espécie, que expressa a sua importância específica em uma dada partição espacial. O valor de significância é gerado após 10.000 aleatorizações com correção de Holm. Essa análise

foi calculada utilizando o pacote "labdsv" do programa estatístico R (R Development Core Team 2014).

RESULTADOS

Distribuição espacial em duas dimensões do Cerrado

A abundância de Nymphalidae no cerrado *sensu stricto* (2.326 ind.–67%) foi superior à capturada na mata de galeria (1.133 ind.–33%) (Figura 1A). Entretanto, em média, tais diferenças não foram significativas ($F_{1,42}:2.0$; $p: 0.12$).

A abundância no sub-bosque foi cinco vezes maior (2.888 ind. – 83.5%), do que a encontrada no dossel (571 ind. – 16.5%) (Figura 1B). No cerrado *sensu stricto*, foram capturadas 2.052 borboletas no sub-bosque (88%) e 274 no dossel (12%) enquanto na mata de galeria foram 836 no sub-bosque (74%) e 297 no dossel (26%) e (Figuras 1C e 1D; Tabela 1).

A riqueza de espécies foi maior na mata de galeria (55 spp.) do que no cerrado *sensu stricto* (34 spp.) (Figura 2). Do total de espécies capturadas, 28 (45%) foram exclusivamente encontradas na mata de galeria e sete (11%) exclusivas do cerrado *sensu stricto* (Anexo 1). Não houve diferença na riqueza de espécies entre o dossel e o sub-bosque nos dois *habitat* (Figura 3A e 3B). Entretanto, o dossel da mata de galeria foi utilizado por um maior número de espécies (Figura 3A), comparado ao dossel no cerrado *sensu stricto* (Figura 3B).

Das espécies capturadas na mata de galeria, 32 (58%) ocorreram nos dois estratos, 16 (29%) no sub-bosque e sete (13%) foram exclusivamente do dossel. No cerrado *sensu stricto*, 13 (39%) ocorreram em ambos os estratos, 17 (50%) no sub-bosque e quatro espécies (11%) foram capturadas exclusivamente no dossel (Anexo 1). Dentre as espécies capturadas exclusivamente no dossel do cerrado *sensu stricto*,

inclui *Callicore pygas* que foi capturada em maior número no dossel da mata de galeria (Anexo 1).

A mata de galeria foi o ambiente de maior diversidade de borboletas (índice de Rényi) comparado ao cerrado *sensu stricto* (Figura 4A). Quanto aos estratos verticais, não foi possível discriminar aquele com maior diversidade de espécies nem no cerrado *sensu stricto* nem na mata de galeria (Figuras 4B e 4C). Entretanto, na mata de galeria, a diversidade de espécies foi maior no dossel se considerado apenas os estimadores de Simpson ou Berger-Parker (Figura 4C).

Na mata de galeria as abundâncias das espécies de borboletas foram distribuídas de maneira mais homogênea (maior equabilidade) do que as do cerrado *sensu stricto* (Figura 5A). O dossel, nos dois *habitat*, foi o estrato no qual as abundâncias das espécies estiveram distribuídas mais homoganeamente (Figura 5B e 5C).

A estruturação da comunidade de borboletas frugívoras do Cerrado foi influenciado pelos *habitat*, pela dimensão vertical e, ainda, pela interação do *habitat* com a dimensão vertical (Tabela 2A). Os dois *habitat* foram dissimilares quanto ao conjunto de espécies capturadas em cada um deles. O subconjunto de espécies do dossel e do sub-bosque da mata de galeria foram mais dissimilares do que esses dois estratos verticais no cerrado *sensu stricto* (Figura 6A). A comunidade de Nymphalidae encontrada nos pontos amostrais do dossel da mata foram similares aqueles do cerrado *sensu stricto* (Figura 6A).

Resultado similar foi observado também em relação à distribuição das subfamílias/tribos para a ordenação dos pontos amostrais (Tabela 2B). Os Charaxinae, em especial a tribo Preponini, foram mais abundantes no dossel da mata de galeria, enquanto os Nymphalinae, os Morphini e os Brassolini caracterizaram melhor o sub-

bosque (Figura 6B). Os Biblidinae foram mais abundantes em áreas de cerrado *sensu stricto* (Figura 6B).

Três espécies, *Memphis moruus*, *Temenis laothoe*, *Callicore pygas*, entre aquelas com mais de 10 indivíduos capturados na mata de galeria, foram mais abundantes no dossel (Tabela 3), enquanto *Callicore sorana* foi mais abundante no cerrado *sensu stricto* (155 ind.). Entretanto, 29 indivíduos (90%) de *Callicore sorana* capturados na mata estavam no dossel, (Tabela 3). Dentre as espécies mais abundantes no cerrado *sensu stricto*, nove ocorreram em maior proporção no sub-bosque, em especial *Hamadryas februa*, *H. feronia* e *Hermeuptychia hermes* (Tabela 3). Não houve nenhuma espécie que tenha ocorrido em maior número no dossel do cerrado *sensu stricto* (Tabela 3).

DISCUSSÃO

Distribuição espacial

A abundância de Nymphalidae no cerrado *sensu stricto* foi cerca de duas vezes superior à da mata de galeria, isto ocorreu, principalmente, pela alta abundância de duas espécies, *Hamadryas feronia* (906 ind.) e *Hermeuptychia hermes* (414 ind.), que são reconhecidamente associadas aos ambientes mais abertos (Pinheiro & Ortiz 1992; Uehara–Prado *et al.* 2007; Silva *et al.* 2012). A maior abundância de Nymphalidae no sub-bosque pode ser devido ao fato dessas borboletas utilizarem frutos em decomposição como principal fonte alimentar (DeVries 1987, 1988), assim, a queda dos frutos ao solo poderia explicar a distribuição vertical dessas borboletas (DeVries 1988; Schulze *et al.* 2001; Dumbrell & Hill 2005; Barlow *et al.* 2007; Ribeiro & Freitas 2012). Padrão similar também foi encontrado para os Nymphalidae na Malásia (Schulze *et al.* 2001).

Os dois *habitat* analisados possuem composição florística e estrutural distintas (Mesquita-Jr. 2000; Hoffmann *et al.* 2005a; Hoffmann *et al.* 2005b). A mata de galeria constitui-se em uma vegetação de maior porte, com árvores de 15 a 20m de altura, e com cobertura de dossel maior do que a do cerrado *sensu stricto* (Oliveira-Filho & Ratter 2002). A maior complexidade estrutural da dimensão vertical da mata de galeria em relação à encontrada no cerrado *sensu stricto*, pode ser um dos fatores determinantes para a maior utilização do dossel pelas borboletas. As matas de galeria estão localizadas sob condições variadas de topografia e drenagem (Felfili *et al.* 1994; Felfili 1998), as quais favorecem a diferenciação da riqueza florística e das espécies vegetais (Oliveira-Filho & Ratter 2002). A maior complexidade estrutural e a maior diversidade de borboletas frugívoras na mata de galeria, como observado no presente estudo, são fatores que reforçam a hipótese de que ambientes estruturalmente mais complexos ofereçam meios diversos de exploração dos recursos e possibilite a maior coexistência entre espécies com diferentes requerimentos (MacArthur & Wilson 1967; Brown Jr. & Gifford 2002; Tew *et al.* 2004).

No presente trabalho, confirmou-se a predição de que a mata de galeria é o *habitat* de maior riqueza de borboletas frugívoras (55 spp.) comparada ao cerrado *sensu stricto* (34 spp.). Esse resultado contrapõe dois outros estudos no mesmo bioma, os quais não verificaram diferenças significativas na riqueza de espécies entre o cerrado *sensu stricto* e a mata de galeria (Pinheiro & Ortiz 1992; Silva *et al.* 2012). Sabe-se que a escala espacial normalmente afeta a conclusão em estudos ecológicos (Hamer & Hill 2000; Ribeiro *et al.* 2012), assim, a inclusão dos dois estratos verticais e de maiores distâncias entre os pontos amostrais podem explicar algumas das divergências entre o presente estudo e outros previamente realizados nesse bioma (Pinheiro & Ortiz 1992; Silva *et al.* 2012). Por exemplo, no estudo de Silva e

colaboradores (2012), a distância de 200m entre as unidades amostrais pode não ter sido suficiente para contemplar a heterogeneidade ambiental das diferentes áreas de mata de galeria (Oliveira-Filho *et al.* 1990; Silva-Jr. *et al.* 1998; Oliveira-Filho & Ratter 2002) e assim, indicar diferenças significativas na comunidade de Nymphalidae.

A riqueza e a diversidade (índice de Rényi) de espécies não diferiram entre os dois estratos verticais nos dois *habitat* analisados (veja Figuras 3A e 3B; Figuras 4B e 4C). Isto reforça os resultados similares obtidos na Amazônia brasileira (Barlow *et al.* 2007) e equatorial (DeVries *et al.* 1999; DeVries e Walla 2001), e na floresta tropical da Malásia (Schulze *et al.* 2001). Entretanto, isso não significa dizer que a dimensão vertical seja irrelevante para a estruturação da comunidade de Nymphalidae no Cerrado. Ao contrário, com base nos resultados aqui apresentados, pode se afirmar que a estruturação dessa comunidade se deu pela interação complexa entre as dimensões horizontal e vertical desse bioma.

Para o cerrado *sensu stricto*, não haveria prejuízo no número de espécies capturadas se o dossel não fosse incluído nas análises. Entretanto, deixaríamos de registrar a presença de sete espécies de Nymphalidae (13%), caso não fosse considerado o dossel da mata de galeria, além de indicar que algumas espécies podem ocorrer no dossel dos dois *habitat*. De modo geral, na mata de galeria, a comunidade do dossel foi composta pelos Charaxinae, que se caracterizam por apresentarem asas menores e tórax largos como, por exemplo, *Memphis moruus*; *Callicore astarte selima*; *Callicore pygas*, *Temenis laothoe*. Estas características permitem maior capacidade de voo (Chai & Srygley 1990) e são frequentemente associadas às espécies de dossel (DeVries *et al.* 1997; Schulze *et al.* 2001; DeVries *et al.* 2012) e a ambientes mais abertos (Uehara-Prado *et al.* 2007; Ribeiro & Freitas 2012).

A hipótese de que a intensidade luminosa seja determinante para a estruturação vertical dos Nymphalidae, prediz uma diferença pequena entre as comunidades de borboletas de dossel e sub-bosque em áreas impactadas, ou mais abertas (DeVries 1988). Este fator pode explicar, em parte, a variação vertical na comunidade de Nymphalidae no Cerrado, especialmente quando considerado o alto compartilhamento de espécies entre áreas de cerrado *sensu stricto* e o dossel da mata de galeria além da maior estruturação vertical dos Nymphalidae na mata de galeria (Figuras 6A e 6B). Outro fator importante pode ser a diferença na altura das duas vegetações, o cerrado *sensu stricto* possui árvores entre cinco a oito metros, enquanto as árvores das matas possuem 13-15m, o que possivelmente resulta em maior complexidade microespacial e microclimática na dimensão vertical da mata.

O presente estudo é inovador ao investigar a contribuição do dossel, estrato vertical, até então negligenciado na dinâmica espacial dos Nymphalidae no Cerrado. Além disso, indicou que a estruturação da comunidade de borboletas se deu pela complexa interação entre as dimensões horizontal e vertical do Cerrado. Embora as análises realizadas para subfamílias/tribos apresentem certa congruência com aquelas específicas (Tabela 2), no nível taxonômico maior, houve perda no poder de refutação das hipóteses-nulas e simplificação de importantes atributos biológicos. Assim, não recomendamos que o nível taxonômico de subfamília/tribo seja adotado nesse bioma, sobretudo em estudos de curta duração.

Resumindo, os resultados apresentados reforçam a hipótese de que a heterogeneidade ambiental e a diversidade biológica estão positivamente associadas (MacArthur & Wilson 1967; Brown Jr. & Gifford 2002; Tew *et al* 2004). As matas de galeria, embora pouco extensas espacialmente (10% da área do bioma), constitui-se em ambientes bastante heterogêneos e cruciais para a manutenção da alta diversidade

de insetos (Diniz & Kitayama 1998; Tidon 2006; Scherrer *et al.* 2013), incluindo as borboletas (Brown Jr. & Gifford 2002). Nesse sentido, recomenda-se que a preservação das matas de galeria deve ser priorizada frente à intensa transformação da paisagem e expansão das fronteiras agrícolas nesse bioma (Oliveira e Marquis 2002; Pacheco *et al.* 2013).

REFERENCIAS

- Barlow, J., Overall, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A. & Peres, C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit- feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*. 44:1001–1012
- Brose, R., Martinez, N.D. & Williams, R.J. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology*. 84(9):2364–2377.
- Brown Jr., K.S. & Gifford, D.R. 2002. Lepidoptera in the cerrado landscape and the conservation of vegetation, soil, and topographical mosaics. *In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna. Columbia University Press, New York. pp. 201–222.*
- Campos, R.I., Lopes, C.T, Magalhães, W.C.S. & Vasconcelos, H.L. 2008. Estratificação vertical de formigas em cerrado *stricto sensu* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás, Brasil. *Iheringia Série Zoológica*. 98(3):311–316.
- Cavalcanti, R.B. & Joly, C.A. 2002. Biodiversity and conservation priorities in the cerrado region. *In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna. Columbia University Press, New York. pp. 351–367.*
- Chai, P. & Srygley, R.B. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain forest butterflies. *The American Naturalist*. 135:748–765.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS, Version 7.5: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide). Online: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

- DeVries, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton, New Jersey. Princeton University Press.
- DeVries, P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 16:98–108.
- DeVries, P.J., Alexander, L.G., Chacon, I.A. & Fordyce, J.A. 2012. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*. 81:472–482.
- DeVries, P.J., Murray, D. & Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 62:343–364.
- DeVries, P.J. & Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of Linnean Society*. 74:1–15.
- DeVries, P.J., Walla, T.R. & Greeney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:333–353.
- Dias, B.F.S. 1992. Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: manejo e conservação de recursos naturais e renováveis. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Fundação Pró-Natureza, Brasília.
- Diniz, I.R. & Kitayama, K. 1998. Seasonality of a vespidae species (Hymenoptera: Vespidae) in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical*. 46:109–114.

- Diniz, S., Prado, P.I. & Lewinsohn, T.M. 2010. Species richness in natural and disturbed *habitat*: Asteraceae and flower-head insects (Tephritidae: Diptera). *Neotropical Entomology*. 39:163–171.
- Drumbell, A.J. & Hill, J.K. 2005. Impacts of selective logging on canopy and ground assemblages of tropical forest butterflies: implications for sampling. *Biology Conservation*. 125:123–131.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblage and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67:354–366.
- Felfili, J.M. 1998. Determinação de padrões de distribuição de espécies em uma mata de galeria no Brasil Central com a utilização de técnicas de análise multivariada. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*. 2:35–48.
- Felfili, J.M., Filgueiras, T.S., Haridasan, M., Mendonça, R. & Rezende, A.V. 1994. Projeto biogeografia do bioma cerrado: vegetação e solos. *Cadernos de Geociências do IBGE*. 12:75–166.
- Fermon, H., Waltert, M. & Muhlenberg, M. 2003. Movement and vertical stratification of fruit-feeding butterflies in a managed West African rainforest. *Journal of Insect Conservation*. 7:7–19.
- Fermon, H., Waltert, M., Vane-Wright, R.I. & Muhlenberg, M. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biodiversity and Conservation*. 144:333–350.
- Fonseca, M. & Silva-Jr., M.C. 2004. Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado *sentido restrito* em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília. *Acta Botânica Brasílica*. 18:19–29.

- Grimbacher, P.S. & Stork, N.E. 2007. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology*. 32:77–85.
- Hamer, K.C. & Hill, J.K. 2000. Scale-dependent consequences of *habitat* modification for species diversity in tropical forests. *Conservation Biology*. 14:1435–1440.
- Hannibal, W. & Caceres, N.C. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia*. 74:247–255.
- Hoffmann, W.A. Silva–Jr., E.R., Machado, G.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G. & Meinzer, F.C. 2005a. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia*. 145:305–316.
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005b. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*. 19:932–940.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*. 19:707–713.
- Li, H.B. & Reynolds, J.F. 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology*. 75:2446–2455.
- Logan, M. 2010. *Biostatistical design analysis using R: a practical guide*. Wiley–Blackwell, Oxford, UK.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- Machado, F.R. 2009. Drosophilídeos (Insecta; Diptera) da Mata do Pitoco: diversidade e distribuição vertical. *In*: Departamento de Ecologia. Vol. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- Marini-Filho, O.J. & Martins, R.P. 2010. Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *Journal of Insect Conservation*. 14:401–411.
- Mata, R.A. & Tidon, R. 2013. The relative roles of *habitat* heterogeneity and disturbance in drosophilid assemblages (Diptera, Drosophilidae) in the Cerrado. *Insect Conservation and Diversity*. 6:663–670.
- Mesquita-Jr, H.N. 2000. NDVI measurements of Neotropical savanna physiognomies a gradient of biomass, structure and phenology changes. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*. 33:93–100.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. & Fonseca, G.A.B. 2005. Hot-spots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. University of Chicago Press, Chicago.
- Molleman, F., Kop, A., Brakefield, P.M., DeVries, P.J. & Zwaan, B.J. 2006. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiversity and Conservation*. 15:107–121.
- Morais, H.C., Sujii, E.R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P.S., Hay, J.D. & Diniz, I.R. 2011. Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica*, 43:467–472.
- Nobre, C.E. Iannuzzi, L. & Schlindwein, C. 2012. Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian semiarid area. *International Scholarly Research Network – Zoology*. 1–8.

- Oliveira-Filho, A. T., Ratter, J. A. & Shepherd, G. J. 1990. Floristic composition and community structure of a central Brazilian gallery forest. *Flora* 184:103–117.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In*: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 91–120.
- Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. 2002. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- Pacheco, R. & Vasconcelos, H.L. 2012. *Habitat* diversity enhances ant diversity in a naturally heterogeneous Brazilian landscape. *Biodiversity and Conservation*. 21:797–809.
- Pacheco, R., Vasconcelos, H.L., Groc, S., Camacho, G.P. & Frizzo, T.L.M. 2013. The importance of remnants of natural vegetation for maintaining ant diversity in Brazilian agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*. 22(4):983–997.
- Pinheiro, C.E. & Ortiz, J.V.C. 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in Central Brazil. *Journal of Biogeography*. 19:505–5011.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Online: www.R-project.org.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*. 80:223–230.
- Redford, K.H. & G.A.B. Fonseca. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*. 18:126–135.

- Ribeiro, D.B., Batista, R., Prado, P.I., Brown Jr., K.S. & Freitas, A.V.L. 2012. The importance of small scales to the fruit-feeding butterfly assemblages in a fragmented landscape. *Biodiversity Conservation*. 21:811–827.
- Ribeiro, D.B. & Freitas, A.V.L. 2011. Large-sized insects show stronger seasonality than small-sized ones: a case study of fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*. 104:820–827.
- Ribeiro, D.B. & Freitas, A.V.L. 2012. The effect of reduced impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation*. 16(5):733–744.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In*: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (eds). *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina. pp. 151-212.
- Ricotta, C. 2003. On parametric evenness measures. *Journal of Theoretical Biology* 222:189–197.
- Roque, F. Mata, A.R. & Tidon, R. 2013. Temporal and vertical drosophilid (Insecta; Diptera) assemblage fluctuations in a Neotropical gallery forest. *Biodiversity Conservation*. 22: 657–672.
- Santos, J.P. 2013. Efeitos da estratificação vertical na comunidade de borboletas frugívoras na floresta atlântica estacional. *In*: Instituto de Biologia. Vol. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual de Campinas. Campinas–SP.
- Scherrer, S., Ferro, V.R., Ramos, M.N. & Diniz, I.R. 2013. Species composition and temporal activity of Arctiinae (Lepidoptera Erebidae) in two cerrado vegetation types. *Zoologia*. 30:200–210.

- Schulze, C.H., Linsenmair, K.E. & Fielder, K. 2001. Understory versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology*. 13:133–152.
- Silva, A.R.M., Castro, C.O., Mafia, P.O., Mendonça, M.O.C., Alves, T.C.C. & Beirão, M.V. 2012. Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) de uma área urbana (Área de Proteção Especial Manancial Cercadinho) em Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica*. 12:292–297.
- Silva–Jr., M.C., Nogueira, P.E. & Felfili, J.M. 1998. Flora lenhosa das matas de galeria no Brasil Central. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*. 2:57–76.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*. 163:688.
- Tew, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by *habitat* heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31:79–92.
- Tidon, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87:233–247.
- Tóthmérész, B. 1995 Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*. 6:283–290.
- Tufto, J., Landel, R., Ringsby, T.H., Engen, S., Saether, B.E., Walla, T.R. & DeVries, P.J. 2012. Estimating Brownian motion dispersal rate, longevity and population density from spatially explicit mark-recapture data on tropical butterflies. *Journal of Animal Ecology*. 81:756–769.

- Turner, M.G. 2005. Landscape ecology: what is the state of the science. *Annual Review Ecology Evolution Systematics*. 36:319–344
- Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill, R.V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice-pattern and process*. Springer, New York
- Uehara-Prado, M., Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*.16:43–54.

Tabela 1. Resultado do modelo linear de efeito misto na investigação do efeito do *habitat*, estrato e interação *habitat*:estrato, na abundância de borboletas frugívoras capturadas de Julho/2012 a Junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília–DF.

Fatores	Gl _{num.}	Gl _{den.}	F	P
(Intercepto)	1	42	1496	<.0001
<i>Habitat</i>	1	42	2.392	0.12
Dimensão vertical	1	42	84.6505	<.0001
<i>Habitat</i> :Estrato	1	42	15.134	0.0004

Tabela 2. Efeito da dimensão horizontal (*Habitat*), vertical (dossel e sub-bosque) e da interação entre esses dois fatores (*Habitat*:Estratos verticais) na estruturação da comunidade com base na composição de (a) espécies e de (b) subfamílias/tribos de Nymphalidae capturadas de julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).

Var. resposta/fatores	Gl	SS	MS	Parâmetros			
				F	R ²	P	
a) Espécies							
<i>Habitat</i>	1	3.45	3.45	17.31	0.21	0.001	***
Estrato vertical	1	1.73	1.73	8.7	0.11	0.001	***
<i>Habitat</i> : Estrato vertical	1	0.52	0.52	2.61	0.05	0.017	*
Resíduos	56	11.17	0.19	0.661			
Total	59	16.89	1				
b) Subfamílias/tribos							
<i>Habitat</i>	1	0.128	0.128	10.13	0.12	0.008	**
Estrato vertical	1	0.078	0.078	6.18	0.07	0.052	.
<i>Habitat</i> : Estrato vertical	1	0.086	0.086	6.83	0.08	0.033	*
Resíduos	56	0.710	0.012	0.71			
Total	59	1.004	1				

Tabela 3. Distribuição espacial das subfamílias e espécies de borboletas frugívoras com abundância superior do que 10 indivíduos, capturadas em dois estratos verticais (sub-bosque: Sub. e dossel: Dos.) no cerrado *sensu stricto* e na mata de galeria da Fazenda Água Limpa. (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), valores da análise INDVAL e teste de significância (P).

Habitat/Espécie.	Dos.	Sub.	Total	Estr.	indval	P
Cerrado						
Espécies						
<i>Callicore sorana</i>	37	118	155	Sub	0.71	0.017 **
<i>Eunica curvierii</i>	5	19	24	Sub	0.47	0.04 *
<i>Hamadryas februa</i>	7	115	122	Sub	0.75	0.002 **
<i>Hamadryas feronia</i>	82	764	846	Sub	0.91	0.001 ***
<i>Hermeuptychia hermes</i>	33	328	361	Sub	0.91	0.001 ***
<i>Opsiphanes invirae</i>	21	45	66	Sub	0.45	0.243 NS
<i>Satyrinae.sp1</i>	14	58	72	Sub	0.53	0.012 **
<i>Satyrinae.sp2</i>	11	140	151	Sub	0.86	0.001 ***
<i>Siderone marthesia</i>	32	86	118	Sub	0.68	0.017 **
<i>Ypthimoides cer.</i>	25	259	284	Sub	0.91	0.001 ***
<i>Ypthimoides pacta</i>	0	78	78	Sub	0.53	0.003 **
Subfamílias						
Biblidinae	134	1027	1161	Sub	0.88	0.001 ***
Brassolini	21	48	69	Sub	0.51	0.125 NS
Charaxinae	32	90	122	Sub	0.69	0.008 ***
Satyrini	85	883	968	Sub	0.91	0.001 ***
Mata						
<i>Archeoprepona demophon</i>	5	9	14	Sub	0.17	0.708 NS
<i>Caligo illioneus</i>	0	21	21	Sub	0.66	0.002 **
<i>Callicore pygas</i>	23	4	27	Dos	0.51	0.012 *
<i>Callicore sorana</i>	24	5	29	Dos	0.49	0.018 *
<i>Catonephele acontius</i>	5	53	58	Sub	0.79	0.001 ***
<i>Cissia terrestris</i>	7	52	59	Sub	0.41	0.097 NS
<i>Colobura dirce</i>	3	37	40	Sub	0.61	0.004 **
<i>Diaethria clymena janeira</i>	14	0	14	Dos	0.26	0.117 NS
<i>Hamadryas februa</i>	0	13	13	Sub	0.41	0.015 *
<i>Hamadryas feronia</i>	32	28	60	Dos	0.35	0.639 NS
<i>Hermeuptychia hermes</i>	9	44	53	Sub	0.49	0.05 *
<i>Memphis moruus</i>	30	6	36	Dos	0.66	0.006 **
<i>Opsiphanes invirae</i>	10	9	19	Dos	0.24	0.85 NS
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i>	19	223	242	Sub	0.86	0.001 ***
<i>Parypthimoides poltys</i>	2	39	41	Sub	0.57	0.007 **
<i>Satyrinae.sp1</i>	9	23	32	Sub	0.43	0.106 NS
<i>Satyrinae.sp2</i>	1	24	25	Sub	0.44	0.015 *

Continua

<i>Habitat/Espécie.</i>	Dos.	Sub.	Total	Estr.	indval	P	
<i>Siderone marthesia</i>	11	4	15	Dos	0.29	0.282	NS
<i>Taygetis laches</i>	1	33	34	Sub	0.51	0.007	**
<i>Taygetis rufomarginatta</i>	0	10	10	Sub	0.26	0.1	NS
<i>Temenis laothoe</i>	25	8	33	Dos	0.65	0.006	**
<i>Ypthimoides</i> sp1	7	11	18	Sub	0.36	0.19	NS
<i>Ypthimoides mimula</i>	9	17	26	Sub	0.17	0.516	NS
<i>Ypthimoides renata</i>	18	25	43	Sub	0.34	0.388	NS
<i>Ypthimoides straminea</i>	2	82	84	Sub	0.84	0.001	***
Subfamília							
Biblidinae	136	115	251	Dos	0.54	0.519	NS
Brassolini	11	37	48	Sub	0.77	0.002	**
Charaxinae	48	14	62	Dos	0.67	0.011	*
Morphini	0	11	11	Sub	0.47	0.005	**
Nymphalinae	9	37	46	Sub	0.54	0.028	*
Preponini	9	11	20	Sub	0.22	0.998	NS
Satyrini	84	611	695	Sub	0.88	0.001	***

FIGURA 1

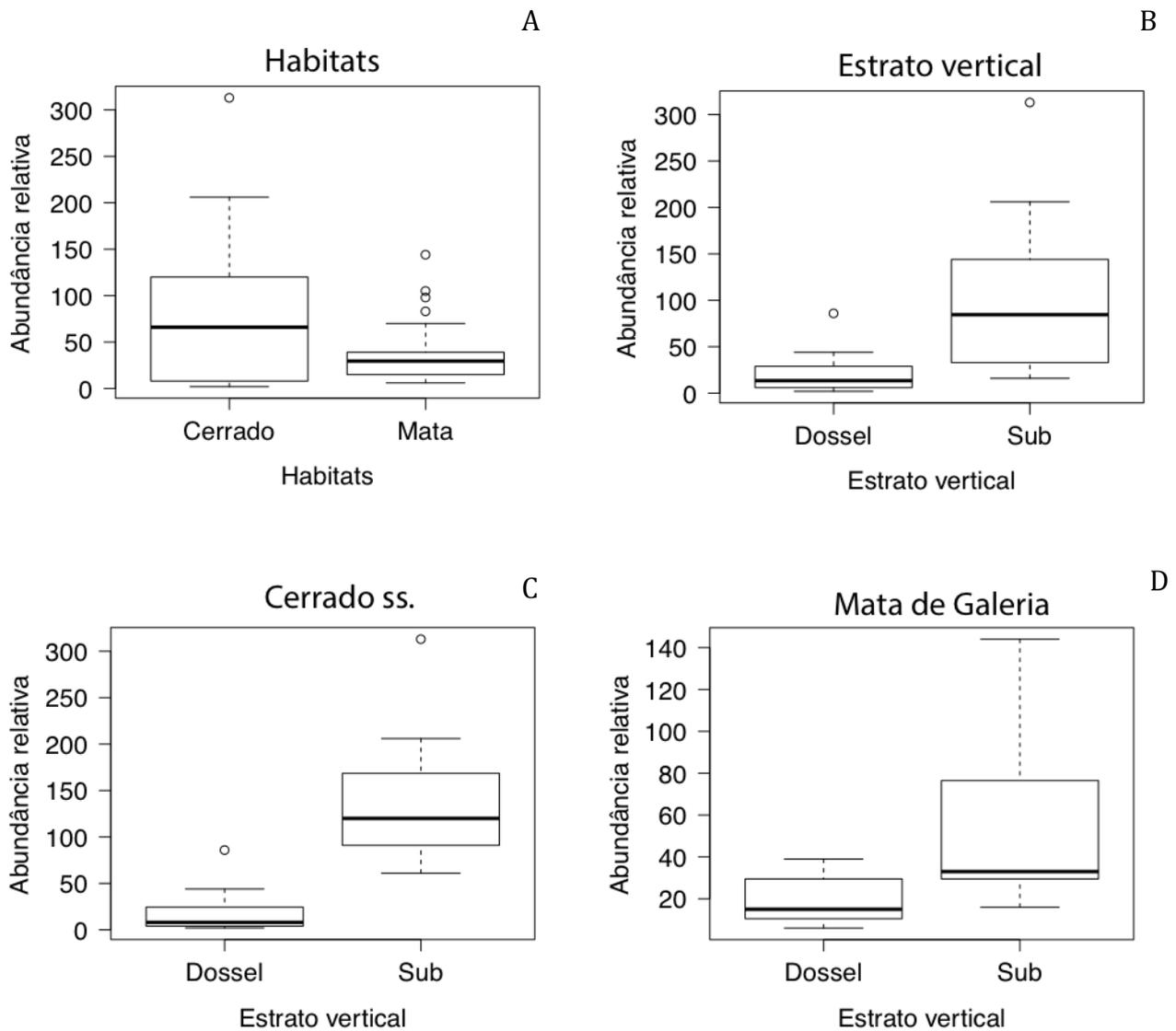


Figura 1. Distribuição da abundância total de Nymphalidae entre os A) *Habitat*, B) Dimensão Vertical; a separadamente para o C) cerrado *sensu stricto* e D) mata de galeria, de Julho/2012 a Junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).

FIGURA 2

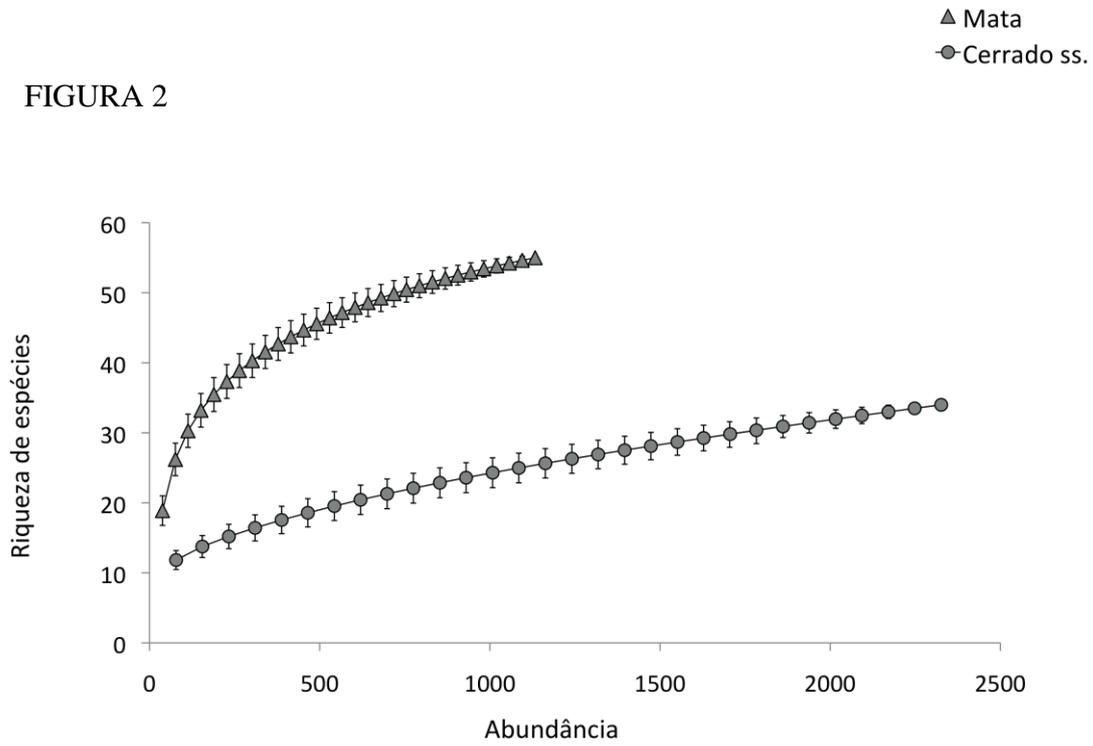


Figura 2. Curvas de rarefação, geradas com 1.000 aleatorizações indicando a riqueza de espécies de borboletas frugívoras em relação ao número de indivíduos capturados no cerrado *sensu stricto* (círculos) e na mata de galeria (triângulos). As barras verticais indicam o intervalo de confiança de 95%.

FIGURA 3

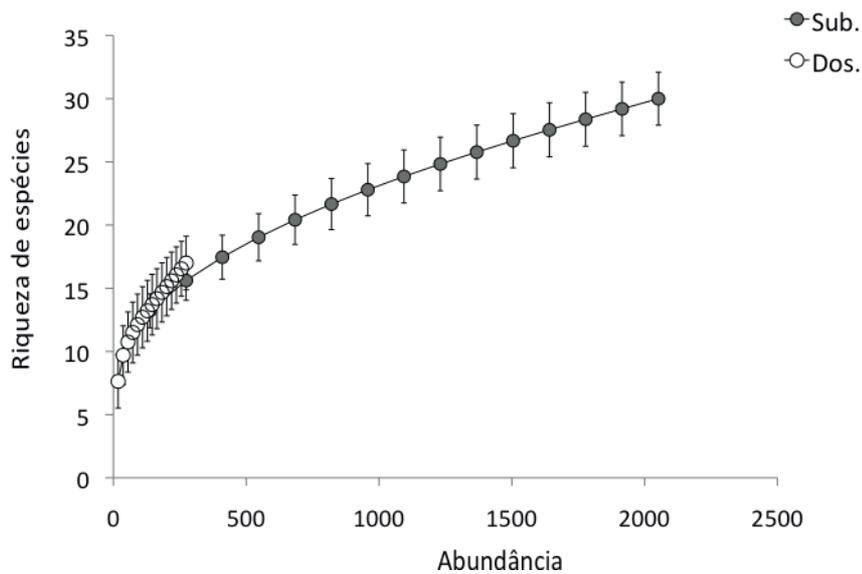
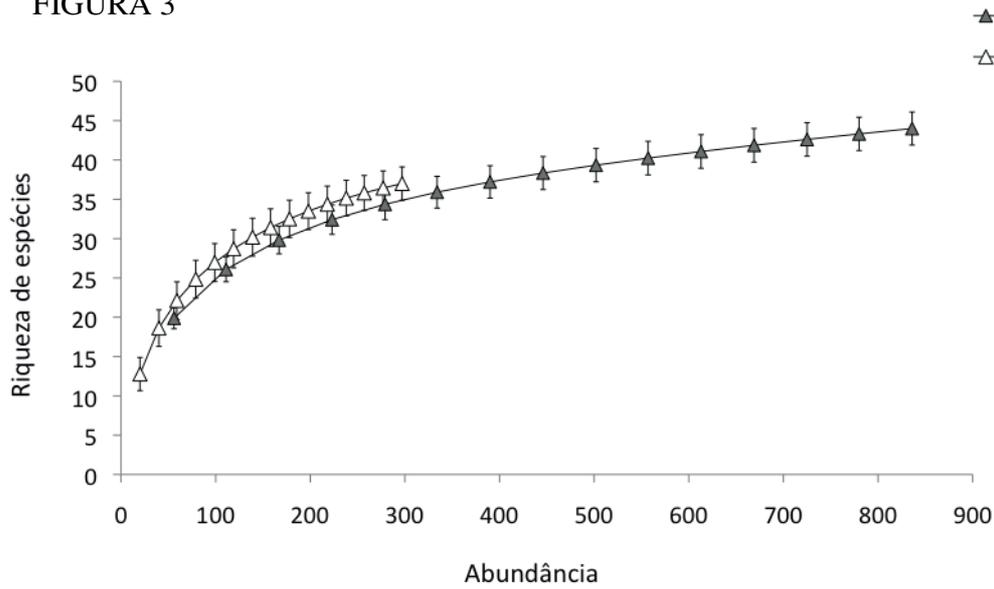


Figura 3. Curvas de rarefação, geradas com 1.000 aleatorizações, indicando a riqueza de espécies de borboletas frugívoras em relação à dimensão vertical (sub-bosque: símbolos preenchidos e dossel: símbolos vazios) na A) na mata de galeria (triângulos) e no B) cerrado *sensu stricto* (círculos). As barras verticais indicam o intervalo de confiança de 95%.

FIGURA 4

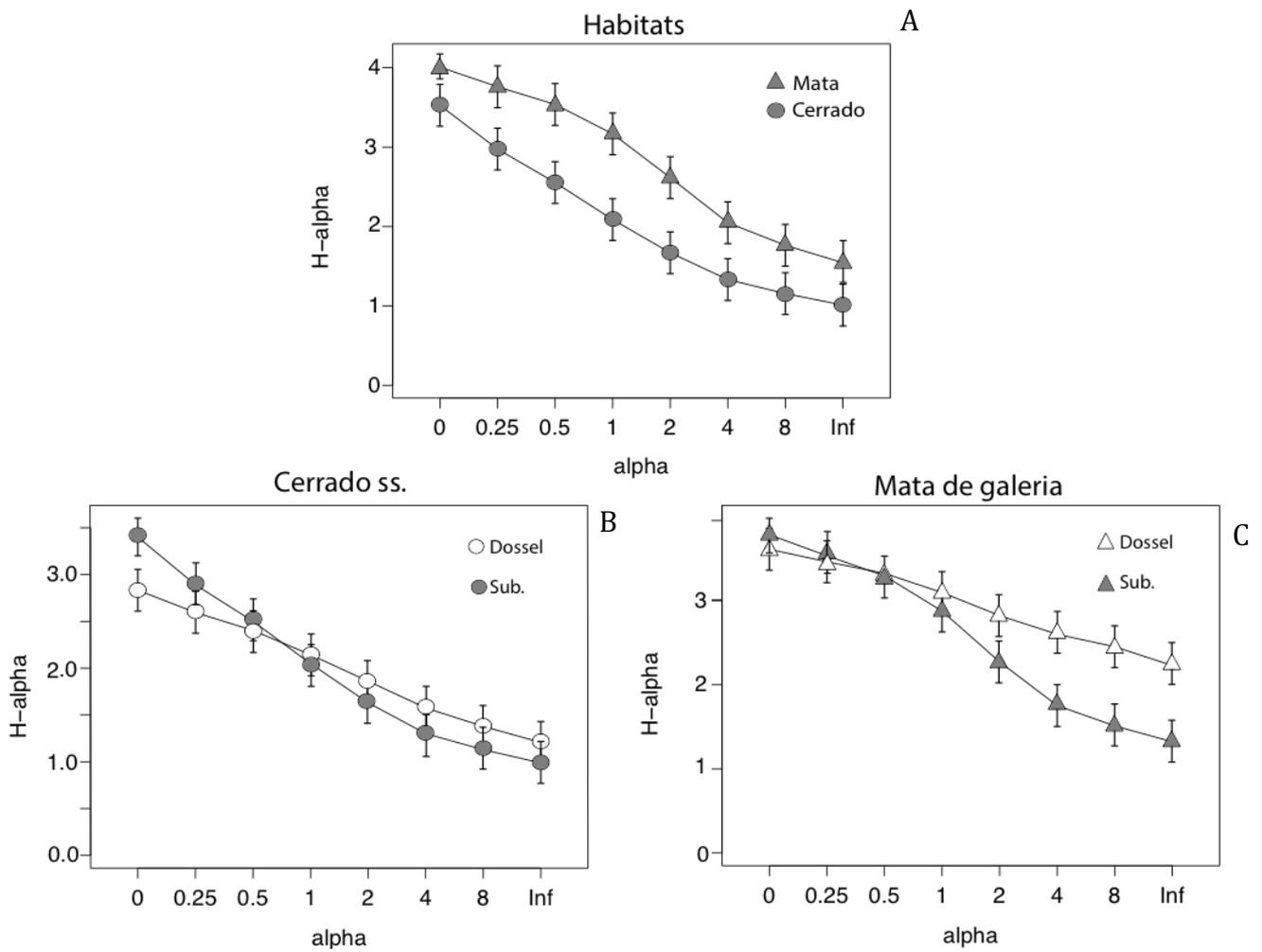


Figura 4. Perfis de diversidade de Rényi, representando as comparações entre A) *Habitat*; B) cerrado *sensu stricto* e C) mata de galeria da comunidade de Nymphalidae, de Julho 2012 a Junho 2013 na Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).

FIGURA 5

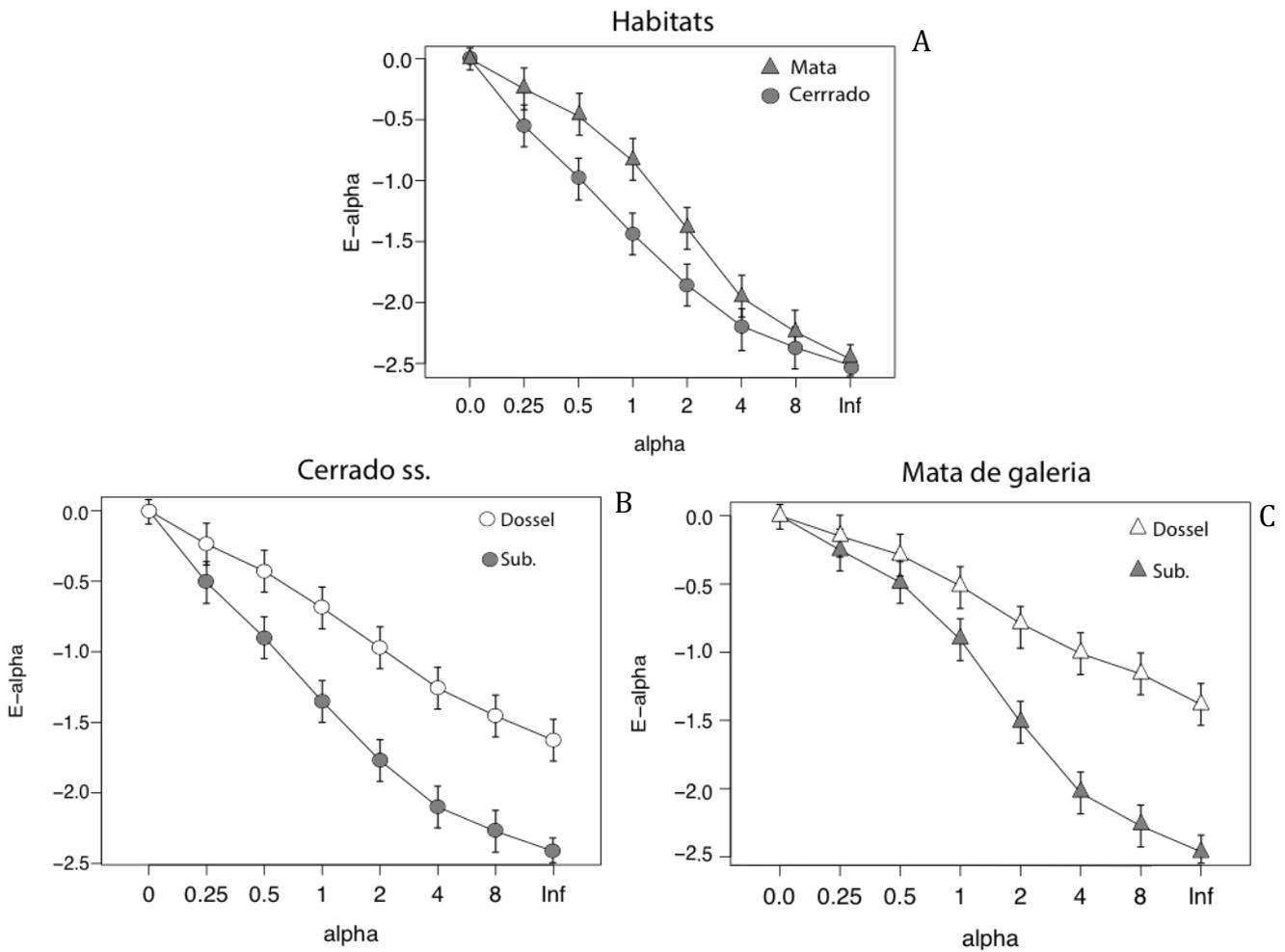


Figura 5. Perfis de equabilidade de Rényi, representando as comparações entre A) *Habitat*; B) cerrado *sensu stricto* e C) mata de galeria da comunidade de Nymphalidae, de Julho 2012 a Junho 2013 na Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR).

FIGURA 6

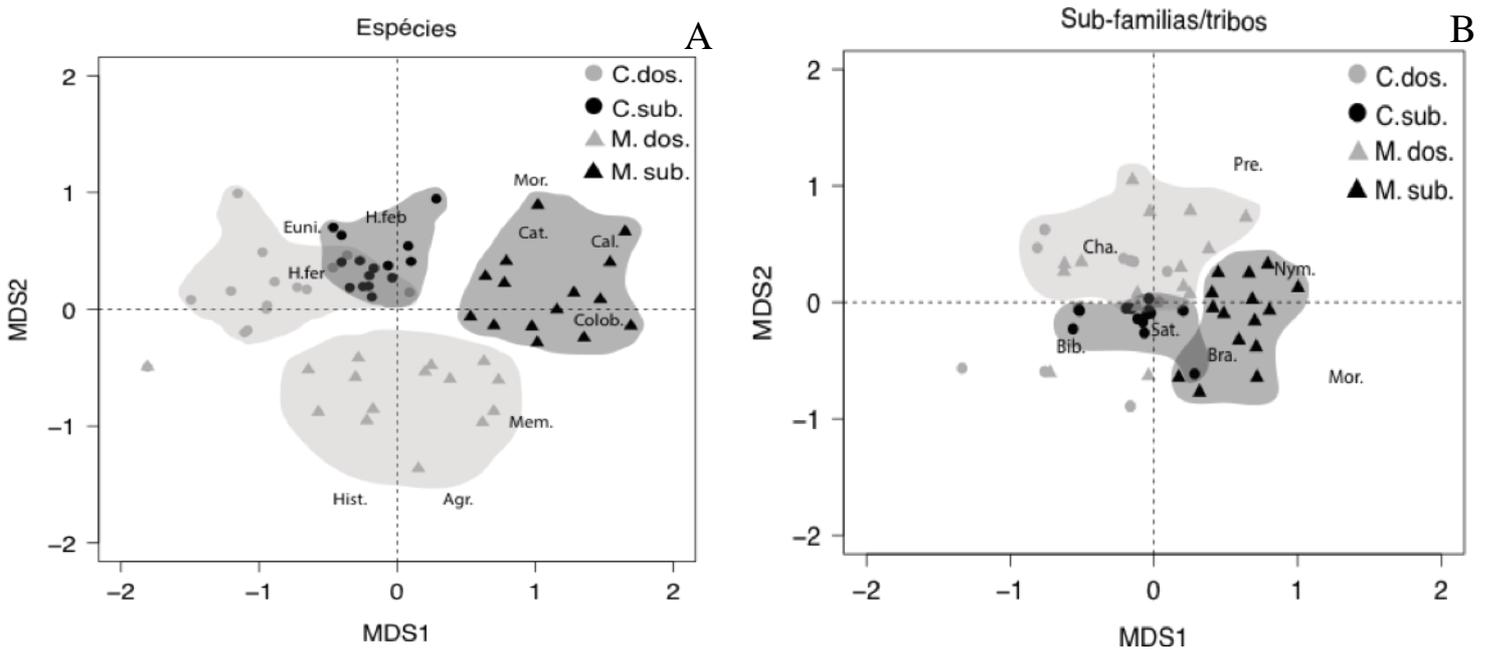


Figura 6. NMDS com base na composição de: A) espécies e B) subfamílias e tribos de Nymphalidae na dimensão horizontal (cerrado *sensu stricto*: círculos; e mata de galeria: triângulos) e vertical (sub-bosque: preto e dossel: cinza) da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR). **Espécies** (Stress: 0.13) *Agrias claudina*–Agr; *Catonephelle acontius*–Cat.; *Caligo brasiliensis*–Cal.; *Colobura dirce*–Colob.; *Eunica bellaria*–Euni.; *Hamadryas februa*–H.feb.; *Hamadryas feronia*–H.fer.; *Historis odius*–Hist.; *Memphis moruus*–Mem. **Subfamílias/tribos** (Stress: 0.17) Brassolini–Bras.; Biblidinae–Bib.; Charaxinae–Cha.; Morphini–Mor.; Nymphalinae–Nym.; Preponini–Pre.; Satyrini–Sat.

Anexo 1. Espécies de borboletas frugívoras (Nymphalidae) capturadas no dossel e no sub-bosque do cerrado *sensu stricto* e da mata de galeria, de Julho 2012 a Junho 2013, na Fazenda Água Limpa (FAL) e na Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), Brasília-DF.

Subfamília,Tribo/Espécie	Cer		Mata		Total
	Dos	Sub	Dos	Sub	
Biblidinae					
<i>Callicore astarte codomanus</i> (Fabricius, 1781)	0	0	4	1	5
<i>Callicore astarte selima</i> (Guenée, 1872)	0	0	1	0	1
<i>Callicore pygas</i> (Godart, [1824])	1	0	23	4	28
<i>Callicore sorana</i> (Godart, [1824])	37	118	24	5	184
<i>Catonephele acontius</i> (Linnaeus, 1771)	0	1	5	53	59
<i>Diaethria clymena janeira</i> (C. Felder, 1862)	0	0	14	0	14
<i>Diaethria clymena meridionalis</i> (H. Bates, 1864)	0	0	1	0	1
<i>Diaethria eluina</i> (Hewitson, [1855])	0	0	1	0	1
<i>Eunica bechina magnipunctata</i> (Talbot, 1928)	0	2	0	0	2
<i>Eunica curvierii</i> (Godart, 1819)	5	19	0	0	24
<i>Eunica tatila bellaria</i> (Fruhstorfer, 1908)	1	0	0	0	1
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	0	0	2	0	2
<i>Hamadryas chloe rhea</i> (Fruhstorfer, 1907)	0	0	0	1	1
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, [1823])	7	115	0	13	135
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	82	764	32	28	906
<i>Temenis huebneri korallion</i> (Fruhstorfer, 1912)	0	0	2	1	3
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	1	7	25	8	41
<i>Temenis pulchra</i> (Hewitson, 1861)	0	0	2	1	3
Biblidinae Total	134	1.026	136	115	1.411
Charaxinae					
Anaeini					
<i>Fountainea glycerium catrais</i> (Hewitson, 1874)	0	1	1	0	2
<i>Fountainea ryphea phidile</i> (Cramer, 1775)	0	1	0	0	1
<i>Memphis acidalia victoria</i> (H. Druce, 1877)	0	1	0	0	1
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	0	1	30	6	37
<i>Siderone marthesia</i> (Illiger, 1802)	32	86	11	4	133
<i>Zaretis itys</i> (Cramer, 1777)	0	0	3	4	7
Anaeine Total	32	90	45	14	181
Preponini					
<i>Agrias claudina</i> (G. Gray, 1832)	0	0	3	0	3
<i>Archaeoprepona amphimachus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	1	1
<i>Archaeoprepona demophon thalpius</i> (Hübner, [1814])	0	0	5	9	14
<i>Archaeoprepona demophoon antimache</i> (Hübner, [1819])	0	0	1	0	1
<i>Prepona dexamenus dexamenus</i> (Hopffer, 1874)	0	0	3	0	3
<i>Prepona laertes demodice</i> (Godart, [1824])	0	0	0	1	1
Preponini Total	0	0	12	11	23
Charaxinae Total	32	90	57	25	204

continua

Subfamilia,Tribo/Espécie	Cer		Mata		Total
	Dos	Sub	Dos	Sub	
Nymphalinae					
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	3	37	41
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)	0	0	4	0	4
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)	1	1	2	0	4
Nymphalinae Total	2	1	9	37	49
Satyrinae					
Brassolini					
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775)	0	3	0	21	24
<i>Catoblepia berecynthia</i> (Cramer, 1777)	0	0	0	1	1
<i>Eryphanis automedon</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	0	0	0	6	6
<i>Narope cyllabarus</i> (Westwood, 1851)	0	0	0	2	2
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	21	45	10	9	85
Brassolini Total	21	48	10	39	118
Morphini					
<i>Antirrhea archea</i> (Hübner, [1822])	0	0	0	1	1
<i>Morpho helenor achillides</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	0	3	0	7	10
<i>Morpho menelaus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	2	2
Morphini Total	0	3	0	10	13
Satyrini					
<i>Cissia terrestris</i> (A. Butler, 1867)	0	1	7	52	60
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])	0	1	0	4	5
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	33	328	9	44	414
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)	0	5	19	223	247
<i>Paryphthimoides numeria</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	0	1	0	2	3
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, [1824])	0	1	0	8	9
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	1	3	2	39	45
<i>Satyrinae.sp1</i>	14	58	9	23	104
<i>Satyrinae.sp2</i>	11	140	1	24	176
<i>Taygetis chiquitana</i> (Forster, 1964)	0	1	0	0	1
<i>Taygetis kerea</i> (A. Butler, 1869)	0	0	0	8	8
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	0	0	1	33	34
<i>Taygetis mermeria</i> (Cramer, 1776)	0	0	0	3	3
<i>Taygetis rufomarginata</i> (Staudinger, 1888)	0	0	0	10	10
<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer, 1776)	0	0	0	2	2
<i>Yphthimoides celmis</i> (Godart, [1824])	0	0	0	1	1
<i>Yphthimoides mimula</i> (Hayward, 1954)	1	0	9	17	27
<i>Yphthimoides pacta</i> (Weymer, 1911)	0	78	0	0	78
<i>Yphthimoides renata</i> (Stoll, 1780)	0	7	18	25	50
<i>Yphthimoides sp1.</i>	25	259	7	11	302
<i>Yphthimoides straminea</i> (A. Butler, 1867)	0	1	2	82	85
Satyrini Total	85	884	84	611	1.664
Satyrinae Total	106	935	94	660	1.795
Total	274	2.052	296	837	3.459

Capítulo 4. Preditores espaciais da estruturação da comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado

Resumo: As altas *taxas* de desmatamento do Cerrado impõem sérios riscos à biodiversidade do Cerrado. Relacionar os fatores espaciais que influenciam a distribuição dos insetos no bioma Cerrado é muito importante tanto para a proteção quanto para conservação das paisagens naturais, como também para a manutenção da diversidade da flora e fauna. O presente estudo foi proposto para investigar o papel dos fatores espaciais (altura das armadilhas, distância espacial e composição de espécies vegetais) na dinâmica dos Nymphalidae, e foi realizado de julho/2012 a junho/2013. Foram capturadas 3.259 indivíduos de 62 espécies de Nymphalidae. A altura das armadilhas foi negativamente associada à abundância dos Nymphalidae: mais indivíduos foram capturados nas armadilhas próximas ao solo (2.888 ind.–83,5%) do que naquelas dispostas nas alturas maiores (571 ind.–16,5%). A abundância de Nymphalidae foi positivamente associada à densidade de plantas herbáceas ou arbustivas e negativamente àquela de plantas lenhosas: mais indivíduos capturados no cerrado *sensu stricto* (2.326 ind.–67%) do que na mata de galeria (1.133 ind.–33%). A riqueza de espécies de Nymphalidae foi maior na mata de galeria e foi positivamente associada à riqueza de plantas lenhosas e negativamente associada à densidade de plantas herbáceas/arbustivas. A distância espacial (11%) e a composição de espécies de plantas (69%) foram importantes estruturadores da comunidade de Nymphalidae. O comportamento alimentar de imaturos e adultos dessas borboletas, a associação entre riqueza vegetal e heterogeneidade espacial e a relação positiva entre heterogeneidade espacial e biodiversidade são fatores que podem explicar a dinâmica espacial dos Nymphalidae. O grau de preservação da área estudada pode, ainda, explicar a contribuição pequena da distância espacial na dinâmica dos Nymphalidae. A associação entre composição florística, estrutura física do ambiente e microclima são fatores que atuam na seleção de espécies de borboletas com necessidades similares.

Palavras-chaves: assembléia; dinâmica espacial; ecologia; mata de galeria; savana.

INTRODUÇÃO

O Cerrado já cobriu uma área de 2 milhões de km² do território brasileiro (Klink & Machado 2005). Entretanto, cerca de metade dessa área foi transformada em plantações ou convertida para outro tipo de uso, com desmatamentos correspondentes entre 22.000 e 30.000km² por ano, o que superam os da Amazônia brasileira (Machado *et al.* 2004). A redução intensa de área traz como consequências a simplificação das paisagens naturais e a perda da biodiversidade do Cerrado (Klink & Machado 2005).

A associação entre heterogeneidade espacial, que pode ser definida como a variabilidade das propriedades espaciais nos sistemas ecológicos (Li & Reynolds 1994), e a biodiversidade é amplamente reconhecida na teoria ecológica (Huston 1999; Sarr *et al.* 2005; Dufour *et al.* 2006) o que reforça a hipótese de que paisagens de Cerrado estruturalmente mais simples sejam marcadas por uma drástica redução no número de espécies (Ratter *et al.* 1997; Brown Jr. & Gifford 2002).

Explicar como a estrutura da comunidade animal é afetada por fatores espaciais ou por fenômenos ambientais é uma das pesquisas mais importantes para a melhor compreensão dos padrões de biodiversidade (Borcard *et al.* 1992; Duivenvoorden *et al.* 2002). Entretanto, uma das maiores dificuldades nesses estudos está na quantificação do grau de heterogeneidade ambiental, dada a complexidade das variáveis envolvidas e ao alto número de unidades amostrais necessárias (Dufour *et al.* 2006). Sabe-se que cada espécie de planta possui arquitetura própria e resulta em forte associação entre composição de espécie e estrutura vegetal. A estrutura vegetal, por sua vez, determina as condições microclimáticas. Assim, pode-se assumir que ao integrar grande parte da informação contida nos fatores ambientais (Palmer 1992; Vivian-Smith 1997; Lundholm & Larson 2003; Sabo *et al.* 2005; Dufour *et al.* 2006),

a riqueza e a composição de espécies vegetais são tidas como excelentes medidas para indicar o grau de heterogeneidade do ambiente em estudos com artrópodes (Schaffers *et al.* 2008) e será utilizada no presente estudo.

A distribuição espacial dos *habitat* pode influenciar a capacidade de dispersão e as *taxas* de colonização assim como a extinção de espécies (Harte *et al.* 1999; Hubbell 2001). Se a dispersão das espécies for um fator determinante para a estruturação das comunidades, então unidades amostrais próximas devem apresentar assembléias mais similares, e essa similaridade declinaria com o aumento da distância espacial (Hubbell 2001; Cleary *et al.* 2004). Alternativamente, caso as condições locais prevaleçam na estruturação da comunidade, a distância espacial passaria a ser menos importante e os *habitat* com condições ambientais similares, mesmo que distantes uns dos outros, apresentariam maior similaridade entre as comunidades de Nymphalidae (Cleary *et al.* 2004; Uehara–Prado *et al.* 2007).

Diversos estudos indicam que a dispersão não é um fator limitante para a estruturação da comunidade de Nymphalidae, o que significa que a distância espacial teria menor significado na explicação dos mecanismos que regem a ocorrência dessas borboletas (Dapporto & Dennis 2008; Prugh *et al.* 2008; Ribeiro *et al.* 2012). Nesse sentido, características estruturais do ambiente como tipo de *Habitat*, composição vegetal, presença de estratos verticais, grau de perturbação da área e diferenças microclimática seriam preditores mais importantes para a determinação da comunidade de Nymphalidae em uma dada localidade (DeVries *et al.* 2012; Ribeiro & Freitas 2012; Ribeiro *et al.* 2012). Entretanto, um estudo realizado em área composta por isolados florestais com diferentes históricos de queimadas, indicou a distância espacial como fator chave para a explicação das diferenças na composição de espécies de Nymphalidae em Bornéu (Cleary *et al.* 2004). As divergências entre

esses estudos parecem reforçar a hipótese de que o grau de fragmentação da paisagem e a modificação das paisagens podem influenciar importantes processos biológicos como a dispersão (Saunders *et al.* 1991; Tew *et al.* 2004).

Cerca de 90.000 espécies de insetos (Dias 1992) , incluindo a presença de 13% das borboletas da região Neotropical, é estimada para o Cerrado (Cavalcanti & Joly 2002; Brown Jr. & Gifford 2002). Os Nymphalidae respondem às características estruturais da vegetação em escala espacial menor e a presença de estratos verticais da Floresta Amazônica (DeVries *et al.* 2012; Ribeiro *et al.* 2012; Ribeiro & Freitas 2012), dos *habitat* do Cerrado (Pinheiro e Ortiz 1992) e aos distúrbios ambientais na Mata Atlântica (Uehara-Prado *et al.* 2007), ao apresentar subconjuntos de espécies associados a certos tipos de *habitat* e graus de perturbação ambiental (Shahabuddin & Terborgh 1999; Dover & Settele 2009). Assim, os ninfalídeos constituem um modelo ideal para a investigação de efeitos de fatores ambientais nas comunidades animais (Bonebrake *et al.* 2010). Além disso, borboletas são de fácil captura, possuem taxonomia bem conhecida e estão entre os grupos de insetos mais estudados no mundo, com grande potencial para geração de conhecimento acerca dos padrões de diversidade animal e conservação da paisagem (DeVries *et al.* 1997).

O presente estudo tem como objetivo avaliar quais são os fatores espaciais (altura da armadilha; densidade e riqueza de plantas herbáceas ou arbustivas e lenhosas; composição florística e distância espacial) que contribuem para a explicação da variação encontrada na comunidade de borboletas frugívoras do Cerrado. As seguintes questões serão o foco desse capítulo: 1) Qual é a influência da altura da armadilha na abundância de borboletas frugívoras? Com base no comportamento alimentar dessas borboletas (DeVries *et al.* 1997) e nos resultados obtidos na estratificação vertical para a Mata Atlântica (Santos 2013) e na Amazônia brasileira

(Ribeiro & Freitas 2012) espera-se que a altura das armadilhas influencie negativamente a abundância dessas borboletas. 2) Qual é o efeito da densidade e da riqueza de espécies vegetais do estrato lenhoso e herbáceo/arbustivo na abundância e riqueza de espécies de Nymphalidae? Diversos estudos mostraram que a abundância de Nymphalidae é superior em áreas com certo grau de perturbação e, portanto, mais abertas (Barlow *et al.* 2007; Uehara–Prado *et al.* 2007; Ribeiro *et al.* 2012) do que em áreas preservadas e mais fechadas. No Cerrado, também foi encontrado uma abundância de Nymphalidae maior em áreas de cerrado *sensu stricto*, que são áreas mais abertas do que as da mata de galeria (Pinheiro & Ortiz 1992; Capítulos 1 e 3). Assim, espera-se que a abundância dessas borboletas no Cerrado esteja positivamente associada à maior densidade de plantas do estrato herbáceo/arbustivo e, negativamente, associada à densidade das plantas lenhosas (Oliveira–Filho & Ratter 2002). De maneira inversa, a riqueza de espécies de borboletas é geralmente maior nas matas de galeria e, assim, parece estar positivamente associada à maior riqueza de plantas lenhosas desse ambiente. 3) Qual efeito da composição de espécies vegetais e da distância espacial na composição de espécies de Nymphalidae? Uma vez que o presente estudo foi desenvolvido em área de proteção ambiental e conta com uma matriz de Cerrado ainda em bom estado de preservação, espera-se que a dispersão não seja um fator limitante para essas borboletas. Desse modo, locais com composição florística e condições ambientais específicas devam conter subconjuntos similares de espécies de borboletas (Cleary *et al.* 2004; Uehara–Prado *et al.* 2007; Ribeiro e Freitas 2012).

MATERIAL E MÉTODOS

Inventário da vegetação

Foi delimitada uma área de 100m² (10x10m) em cada uma das 15 unidades amostrais presentes no cerrado *sensu stricto* e na mata de galeria. Nessas unidades amostrais, todos os indivíduos vegetais do estrato lenhoso foram identificados em espécie, com informações de altura e "*circunferência da altura do peito*" (CAP). Foram considerados com estrato lenhoso indivíduos cujo valor de CAP foi superior ou igual a 16 cm. O inventário de plantas do estrato herbáceo/arbustivo (CAP < 15 cm) se restringiu a uma sub-parcela de 25m² (5x5m) dentro de cada unidade amostral, de maneira similar, os indivíduos foram identificados em espécie e tiveram a altura e o CAP anotados.

Descritores da comunidade

As variáveis: *abundância* (número de indivíduos capturados); *riqueza* e *composição* (identidade taxonômica) *de espécies* foram utilizadas para testar as associações da comunidade de Nymphalidae com as variáveis ambientais: abundância, densidade e riqueza de espécies de plantas lenhosas e do estrato herbáceo/arbustivo, altura das armadilhas (m), distância espacial entre as unidades amostrais (Bray–Curtis) e similaridade florística (Bray–Curtis).

Análises estatísticas

Modelos lineares generalizados (GLM), sob a distribuição de Poisson e, quando necessário, ajustado para a sobredispersão dos valores (quasi-Poisson) foram utilizados para testar o efeito da comunidade vegetal (densidade e riqueza de espécies de plantas do estrato lenhoso e do herbáceo/arbustivo e a composição de espécies de plantas) e dos atributos espaciais da área de estudo (altura das armadilhas e distância física entre as unidades amostrais) na comunidade de Nymphalidae. Para tanto, foram

utilizadas como variáveis resposta a abundância (número de indivíduos) a riqueza (número de espécies) e a composição (identidade taxonômica) de espécies de Nymphalidae.

Foram gerados quatro modelos estatísticos: o primeiro para teste do efeito da altura das armadilhas na abundância de Nymphalidae; o segundo, para o testar o efeito da densidade e da riqueza de espécies de plantas herbáceas/arbustivas e lenhosas na abundância de Nymphalidae; o terceiro modelo, para testar o efeito dos mesmos preditores incluídos no segundo modelo, com a inclusão da riqueza de espécies de Nymphalidae como variável resposta. Por fim, no quarto modelo estatístico (Mantel parcial) foi testada a associação entre as matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis calculadas com base na composição de espécies de Nymphalidae (variável resposta) e as matrizes de Bray-Curtis calculadas com base na composição de espécies vegetais e na distância espacial entre as unidades amostrais (preditores).

Para os modelos estatísticos com mais de uma variável preditora, foram consideradas todas as variáveis predictoras em um primeiro modelo (modelo cheio), sendo retirada aquela com menor poder de predição. Após a exclusão de cada variável preditora, o novo modelo (com uma variável a menos) foi contrastado com o anterior e o desempenho avaliado pelo valor de (AIC) (Logan 2010). Assim, foram considerados os modelos com menor AIC, uma vez que estes contém o conjunto de preditores que melhor explicam a variação na variável resposta (Logan 2010). Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa estatístico R (R Development Core Team 2014).

Análise de variância por permutação (PERMANOVA), geradas com 1.000 aleatorizações, foi utilizada para verificar a significância das diferenças com base na

composição de espécies vegetais e de Nymphalidae nas comparações horizontais (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria). A análise de escalonamento multidimensional (NMDS) foi utilizada para visualizar possíveis diferenças na composição de espécies de borboletas e de plantas ao longo do espaço horizontal do Cerrado (Logan 2010). Essa análise foi calculada utilizando o pacote "labdsv" do programa estatístico R (R Development Core Team 2014)

RESULTADOS

Nas armadilhas próximas ao solo (~1.5m) a abundância de Nymphalidae foi cinco vezes maior (2.888 ind. – 83.5%), do que aquela encontrada nas alturas maiores (571 ind. – 16.5%). Tal diferença foi mais marcante no cerrado *sensu stricto* (1.5m.: 2.052 ind.–88%; ~ 8m.: 274 ind.–12%) do que na mata de galeria (1.5m.: 836 ind.–74%; ~12m: 297 ind.–26%). A altura das armadilhas foi negativamente associada à abundância de Nymphalidae e explicou 47% da variação encontrada (Figura 1).

A abundância total de Nymphalidae no cerrado *sensu stricto* (2.326 ind.–67%) foi superior à da mata de galeria (1.133 ind.–33%). Dentre as cinco unidades amostrais do cerrado *sensu stricto* C2 foi o ponto onde houve maior abundância de Nymphalidae (811 ind.), seguido por C3 (499 ind.) e C4 (460 ind.). Na mata de galeria, M1 (417 ind.), M5 (322 ind.) e M4 (165 ind.) foram, respectivamente, as três unidades amostrais com maior abundância de Nymphalidae.

A densidade de plantas do estrato herbáceo/arbustivo e de lenhosas explicaram, respectivamente, 76% e 18% da variação da abundância de Nymphalidae entre as unidades amostrais (Tabela 1A). Maior abundância de Nymphalidae foi encontrada nas áreas com maior densidade de plantas herbáceas/arbustivas comparada às áreas com maior densidade de plantas lenhosas (Figura 2A, 2B).

A riqueza de espécies de Nymphalidae foi negativamente associada à densidade de plantas herbáceas/arbustivas e riqueza de lenhosas que explicou 50% e 29%, respectivamente, da variação da riqueza de borboletas (Tabela 1B). Áreas mais densas em espécies herbáceas/arbustivas tiveram menor riqueza (Figura 3A) e as mais ricas em espécies lenhosas tiveram maior riqueza de espécies de Nymphalidae (Figura 3B).

A composição de espécies de borboletas (Figura 4A) e a composição florística (Figura 4B) do cerrado *sensu stricto* foram dissimilares daquelas encontradas na mata de galeria. A distância espacial (Mantel $r^2 = 0.11$; $p < 0.001$) e a dissimilaridade florística de cada unidade amostral (Mantel $r^2 = 0.67$; $p < 0.001$) influenciaram a composição da comunidade de Nymphalidae, explicando, respectivamente, 11% e 67% da variação do conjunto de espécies de borboletas de cada unidade amostral.

A distância espacial e a dissimilaridade florística entre as unidades amostrais estiveram positivamente associadas à dissimilaridade da composição da comunidade de borboletas observadas em cada unidade amostral (Figura 5A e Figura 5B). O que significa que unidades amostrais fisicamente mais próximas são mais similares quanto ao conjunto de espécies de borboletas. Do mesmo modo, áreas com composição florística similar possuem uma assembléia de Nymphalidae similar.

DISCUSSÃO

No presente estudo foi mostrado que a altura das armadilhas influenciou negativamente a abundância dos Nymphalidae. Essas borboletas utilizam frutos em decomposição como principal fonte alimentar (DeVries 1987, 1988), assim, a queda dos frutos ao solo e a, conseqüente, decomposição deve funcionar como isca de atração e pode explicar parte da distribuição vertical das abundâncias dessas

borboletas (DeVries 1988; Schulze *et al.* 2001; Dumbrell & Hill 2005; Barlow *et al.* 2007; Ribeiro & Freitas 2012). Padrão similar foi encontrado, também, para os Nymphalidae na Malásia (Schulze *et al.* 2001) e na Amazônia brasileira (Barlow *et al.* 2007; Ribeiro & Freitas 2012), onde a abundância foi menor em armadilhas dispostas em altura superiores.

Os dois *habitat* (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria) possuem composição florística distintas, e o cerrado *sensu stricto* apresenta maior densidade de plantas no estrato herbáceo/arbustivo do que a mata de galeria (Oliveira-Filho & Rattter 2002). A maior abundância dos Nymphalidae, em áreas de cerrado *sensu stricto*, pode ser devida à essa diferença estrutural que resulta em maiores níveis de luminosidade e temperatura que, por sua vez, favorece a maior atividade e deslocamento dos Nymphalidae (Pardonnet *et al.* 2013). Outra possível explicação pode estar relacionada à presença das espécies mais abundantes nesse estudo: *Hamadryas feronia* (906 ind.) e *Hermeuptychia hermes* (414 ind.) que são reconhecidas como associadas aos ambientes mais abertos (Pinheiro & Ortiz 1992; Uehara-Prado *et al.* 2007; Silva *et al.* 2012). Além disso, sabe-se que essas espécies de borboletas utilizam plantas das famílias Euphorbiaceae (principalmente o gênero *Dalechampia*) e Poaceae, como hospedeiras para as suas lagartas, e estas plantas possuem maior densidade em ambientes mais abertos como o cerrado *sensu stricto* (Filgueiras 2002).

A associação positiva da riqueza de espécies de borboletas com a riqueza de espécies de lenhosas pode ser explicada pelo fato de que, em muitos casos, a diversidade vegetal está associada à heterogeneidade ambiental (Palmer 1992; Vivian-Smith 1997; Lundholm & Larson 2003; Sabo *et al.* 2005; Dufour *et al.* 2006). De acordo com a teoria ecológica, ambientes mais heterogêneos possibilitam meios mais diversos para exploração dos recursos, diluindo o efeito da competição e

possibilitando uma maior coexistência entre as espécies (Tilman 1994, 2004). Outra possibilidade é que a maior riqueza de espécies de borboletas em locais com maior riqueza de espécies lenhosas seja devido ao efeito positivo da maior disponibilidade/variedade de recurso alimentar, uma vez que essas borboletas utilizam, em sua maioria, frutos em decomposição como fonte energética (DeVries *et al.* 1999).

Grande parte da variação na composição de espécies de Nymphalidae entre as unidades amostrais foi explicada pela composição de espécies vegetais (67%) e apenas 11% se deu pela distância espacial entre as unidades amostrais. Diversos estudos ressaltam a baixa contribuição da distância espacial na estruturação da comunidade de Nymphalidae (Dapporto & Dennis 2008; Prugh *et al.* 2008; Ribeiro *et al.* 2012), sugerindo que a dispersão não seja um fator limitante para essas borboletas, especialmente em áreas com bom estado de preservação como na área utilizada para este estudo.

Esses resultados contrapõem um estudo realizado em Bornéu no qual a distância espacial foi o preditor mais eficiente na estruturação da comunidade de Nymphalidae (Cleary *et al.* 2004). Vale ressaltar, entretanto, que o estudo em Bornéu analisou os isolados florestais com diferentes históricos de queimadas, o que levanta a hipótese de que diferenças no grau de fragmentação e perturbação da paisagem sejam determinantes para explicar essas divergências.

A maior contribuição da composição florística na estruturação da comunidade de Nymphalidae pode ser explicada pela associação positiva da diversidade vegetal com a heterogeneidade de *habitat* (Dufour *et al.* 2006). Sabe-se que áreas com subconjuntos similares em espécies vegetais possuem estrutura física e microclimática similares e, assim, possivelmente contém espécies de Nymphalidae com necessidades

semelhantes. Outra hipótese é que a distribuição e disponibilidade das plantas utilizadas como recurso das lagartas e adultos dessas borboletas seja o fator mais importante na estruturação da comunidade de Nymphalidae (Ribeiro *et al.* 2012).

Em síntese, os resultados aqui apresentados reforçam que os fatores em micro-escala são determinantes da comunidade de Nymphalidae (Ribeiro *et al.* 2012), e que a heterogeneidade ambiental e a diversidade biológica estão positivamente associadas (Brown Jr. & Gifford 2002; Tew *et al.* 2004). Que a riqueza e a composição florística estão fortemente associadas à riqueza de espécies e à dinâmica espacial dos Nymphalidae no Cerrado. Com isso é destacada a importância da preservação da heterogeneidade do Cerrado, incluindo as áreas abertas e as matas de galeria frente à intensa transformação da paisagem que ocorre no Cerrado (Oliveira-Filho & Ratter 2002; Pacheco *et al.* 2013), contribuindo para a manutenção da alta diversidade da flora e da fauna, incluindo os vespas, drosófilas, mariposas (Diniz & Kitayama 1998; Tidon 2006; Scherrer *et al.* 2013), e as borboletas frugívoras.

REFERENCIAS

- Barlow, J., Overall, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A. & Peres, C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*. 44:1001–1012.
- Bonebrake, T.C., Ponisio, L.C., Boggs, C.L. & Ehrlich, P.R. 2010. More than just indicators: a review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biology Conservation*. 143:1831–1841.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialing out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73:1045–1055.
- Brown Jr., K.S. & Gifford, D.R. 2002. Lepidoptera in the cerrado landscape and the conservation of vegetation, soil, and topographical mosaics. *In*: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 201–222.
- Cavalcanti, R.B. & Joly, C.A. 2002. Biodiversity and conservation priorities in the cerrado region. *In*: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 351–367.
- Cleary, D.F.R., Mooers, A.o., Eichhorn, K.A.O., Tol, J., Jong, R. & Meken, S.B.J. 2004. Diversity and community composition of butterflies and odonates in an ENSO-induced fire affected *habitat* mosaic: a case study from East Kalimantan, Indonesia. *Oikos*. 105:426–446.
- Dapporto, L. & Dennis, R.L.H. 2008. Species richness, rarity and endemism on Italian offshore islands: complementary signals from island-focused and species-focused analyses. *Journal of Biogeography*. 35:664–674.

- DeVries, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton, New Jersey. Princeton University Press.
- DeVries, P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 16:98–108.
- DeVries, P.J., Alexander, L.G., Chacon, I.A. & Fordyce, J.A. 2012. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*. 81:472–482.
- DeVries, P.J., Murray, D. & Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 62:343–364.
- DeVries, P.J., Walla, T.R. & Greeney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:333–353.
- DeVries, P.J. & Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of Linnean Society*. 74:1–15.
- Dias, B.F.S. 1992. Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: manejo e conservação de recursos naturais e renováveis. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Fundação Pró-Natureza, Brasília.
- Diniz, I.R. & Kitayama, K. 1998. Seasonality of a vespidae species (Hymenoptera: Vespidae) in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical*. 46:109–114.
- Dover, J. & Settele, J. 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation*. 13:3–27.

- Drumbell, A.J. & Hill, J.K. 2005. Impacts of selective logging on canopy and ground assemblages of tropical forest butterflies: implications for sampling. *Biology Conservation*. 125:123–131.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A. & Buttler, A. 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography*. 29:573–584.
- Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.C. & Wright, S.J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science*. 295:636–637.
- Filgueiras, T.S. 2002. Herbaceous plant communities. *In*: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 121–139.
- Fonseca, M. & Silva-Jr., M.C. 2004. Fitosociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado *sentido restrito* em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília. *Acta Botânica Brasílica*. 18: 19–29.
- Harte, J., McCarthy, S., Taylor, K., Kinzig, A. & Fischer, L. 1999. Estimating species-area relationships from plot to landscape scale using species spatial-turnover data. *Oikos*. 86:45–54.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in Population Biology 32. Princeton Univ. Press.
- Huston, M.A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*. 86: 393–401.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*. 19:707–713.

- Li, H.B. & Reynolds, J.F. 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology*. 75:2446–2455.
- Logan, M. 2010. *Biostatistical design analysis using R: a practical guide*. Wiley–Blackwell, Oxford, UK.
- Lundholm, J.T. & Larson, D.W. 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography*. 26:715–722.
- Machado, R.B., Ramos–Neto, M.B., Pereira, P., Caldas, E., Gonçalves, D., Santos, N., Tabor, K. & Steininger, M. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Conservation International do Brasil, Brasília.
- Marini-Filho, O.J. & Martins, R.P. 2010. Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *Journal of Insect Conservation*. 14:401–411.
- Oliveira–Filho, A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In*: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. pp. 91–120.
- Palmer, M.W. 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. *American Naturalist*. 139: 375–397.
- Pacheco, R., Vasconcelos, H.L., Groc, S., Camacho, G.P. & Frizzo, T.L.M. 2013. The importance of remnants of natural vegetation for maintaining ant diversity in Brazilian agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*. 22:983–997.
- Pardonnet, S., Beck, H., Milberg, P. & Bergman, K.O. 2013. Effect of tree-fall gaps on fruit-feeding Nymphalid butterfly assemblages in a Peruvian rain forest. *Biotropica*. 45: 612–619.

- Pinheiro, C.E. & Ortiz, J.V.C. 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in Central Brazil. *Journal of Biogeography*. 19:505–5011.
- Prugh, L.R., Hodges, K.E., Sinclair, R.E. & Brashares, J.S. 2008. Effect of *habitat* area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 105:20770–20775.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Online: www.R-project.org.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*. 80:223–230.
- Ribeiro, R.B., Batista, R., Prado, P.I., Brown Jr., K.S. & Freitas, A.V.L. 2012. The importance of small scales to the fruit-feeding butterfly assemblages in a fragmented landscape. *Biodiversity Conservation*. 21:811–827.
- Ribeiro, D.B. & Freitas, A.V.L. 2012. The effect of reduced impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation*. 16:733–744.
- Sabo, J.L., Sponseller, R., Dixon, M., Gade, K., Harms, T., Haffernan, J., Jani, A., Katz, G., Soykan, C., Watts, J., Welter, J. 2005. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more species. *Ecology*. 86: 56–62.
- Santos, J.P. 2013. Efeitos da estratificação vertical na comunidade de borboletas frugívoras na floresta atlântica estacional. *In: Instituto de Biologia*. Vol. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.
- Sarr, D.A., Hibbs, D.R. & Huston, M.A. 2005. A hierarchical perspective of plant diversity. *The Quarterly Review of Biology*. 80:187–212.

- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 5:18–32.
- Schaffers, A., Raemakers, I.P., Sykora, K.V. & Braak, C.J.F. 2008. Athropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*. 89:782–794.
- Scherrer, S., Ferro, V.R., Ramos, M.N. & Diniz, I.R. 2013. Species composition and temporal activity of Arctiinae (Lepidoptera Erebidae) in two cerrado vegetation types. *Zoologia*. 30:200–210.
- Schulze, C.H., Linsenmair, K.E. & Fielder, K. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology*. 13:133–152.
- Shahabuddin G., Terborgh J.W. 1999. Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. *Journal of Tropical Ecology*. 15:703–722.
- Silva, A.R.M., Castro, C.O., Mafia, P.O., Mendonça, M.O.C., Alves, T.C.C. & Beirão, M.V. 2012. Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) de uma área urbana (Área de Proteção Especial Manancial Cercadinho) em Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica*. 12:292–297.
- Tew, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by *habitat* heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31:79–92.
- Tidon, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87:233–247.

- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured *habitat*. *Ecology*. 75:2–16.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 101:10854–10861.
- Tufto, J., Landel, R., Ringsby, T.H., Engen, S., Saether, B.E., Walla, T.R. & DeVries, P.J. 2012. Estimating Brownian motion dispersal rate, longevity and population density from spatially explicit mark-recapture data on tropical butterflies. *Journal of Animal Ecology*. 81:756–769.
- Uehara-Prado, M., Brown, K.S.Jr. & Freitas, A.V.L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and continuous landscape. *Global Ecology & Biogeography*. 16:43–54.
- Vivian-Smith, G. 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology*. 85:71–82.

Tabela 1. Valores dos modelos lineares generalizados (GLM) do efeito da densidade e da riqueza de plantas lenhosas e herbáceas/subarbustivas na A) abundância e B) riqueza de Nymphalidae, julho/2012 a junho/2013 em áreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR–IBGE), Brasília, DF.

Var. resposta/ Fatores	α/β	G.L _{num}	G.L _{den}	Dev.	Resid. dev.	Expl. (%)	F	P
A) Abundância relativa								
Intercepto	5.38	-	9	-	1278.8		-	-
Densidade (herbáceas)	-0.01	1	8	98.3	1038.9	18	6.8	0.03 *
Densidade (lenhosas)	0.02	1	7	421.6	247.2	76	22.8	0.002 **
B) Riqueza de espécies								
Intercepto	3.44	-	9	-	28.36		-	-
Riqueza de spp. (lenhosas)	0.02	1	8	18.91	19.9	29	5.89	0.04 *
Densidade (herbáceas)	-0.01	1	7	10.03	9.87	50	6.99	0.03 *

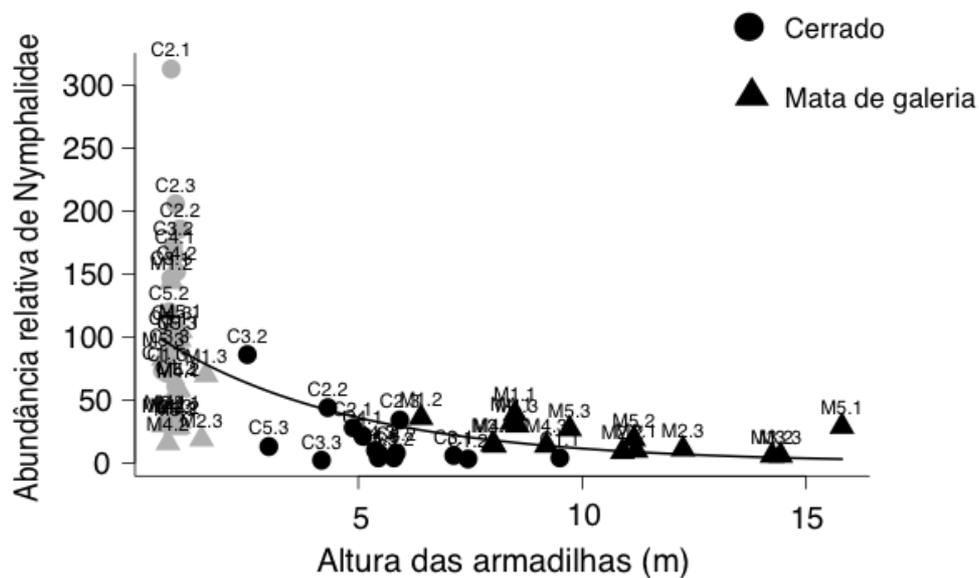


Figura 1. Associação entre abundância de Nymphalidae ($\log(\text{abundancia}) = 5.38 - 0.16 \cdot x$; $p = 0.02$) e altura das armadilhas instaladas no dossel (preto) e sub-bosque (cinza) do cerrado *sensu stricto* (círculos) e da mata de galeria (triângulos) em coletas realizadas de julho/2012 a junho/2013 na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR-IBGE), Brasília, DF.

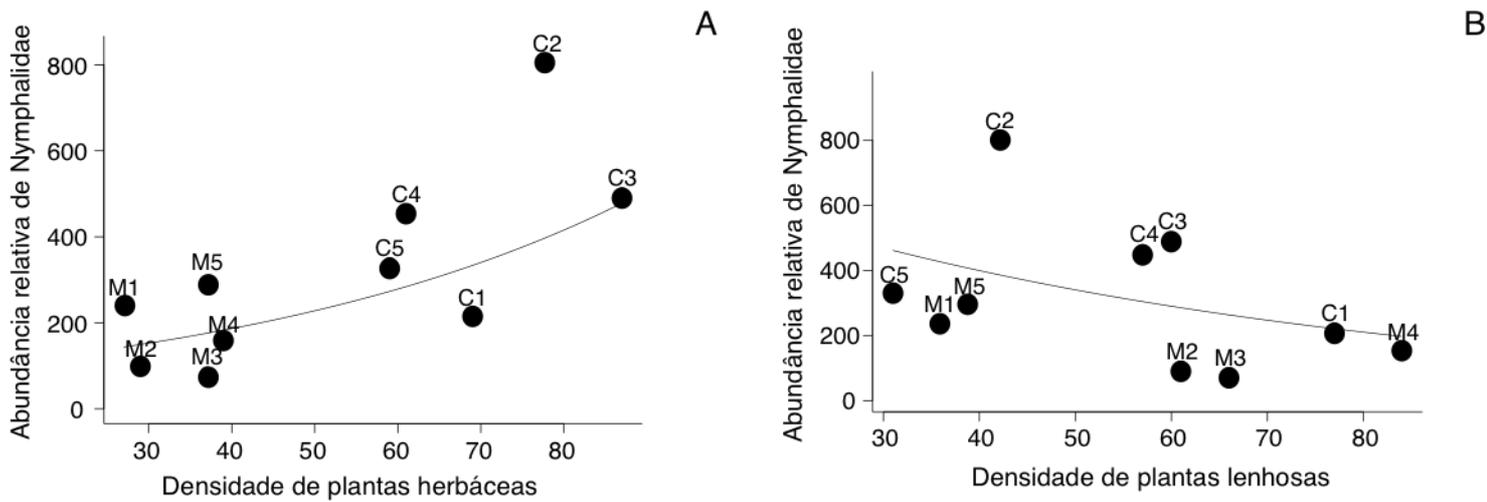


Figura 2. Associação entre abundância de Nymphalidae e A) Densidade de plantas herbáceas/arbustivas ($\log(abundancia) = 4.43 + 0.025*x$; $p = 0.002$) e B) Densidade de plantas lenhosas ($\log(abundancia) = 5.38 - 0.16*x$; $p = 0.02$), de julho/2012 à junho/2013 em cinco áreas de cerrado *sensu stricto* (C1–C5) e cinco áreas de mata de galeria (M1–M5) na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR–IBGE), Brasília, DF.

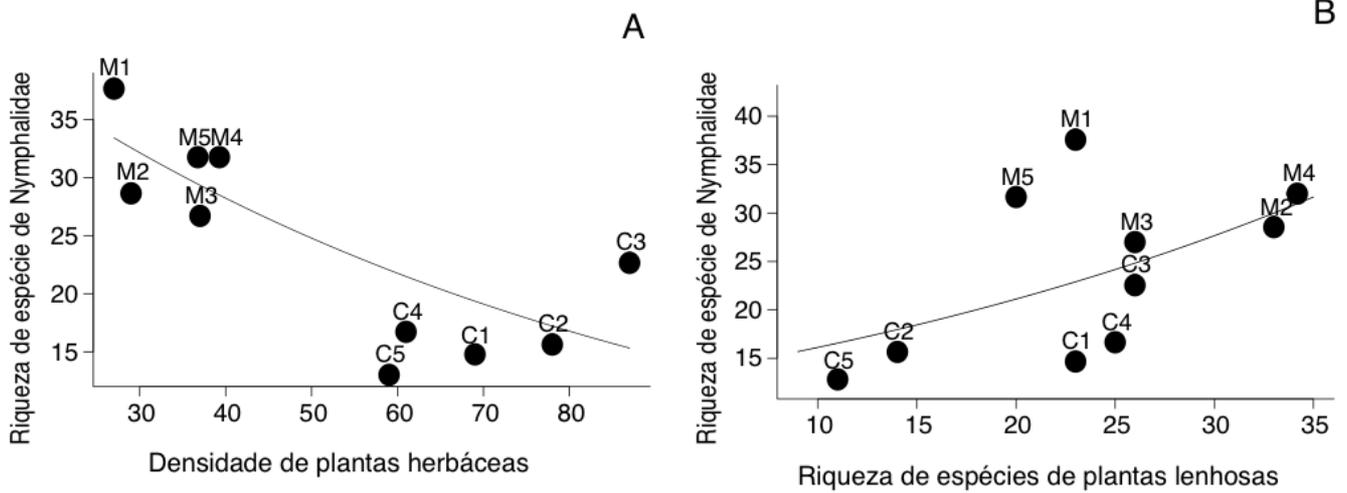


Figura 3. Associação entre riqueza de espécies de Nymphalidae e A) densidade de plantas herbáceas/arbustivas ($r^2: 0.5$; $\log(\text{riqueza spp.}) = 3.86 - 0.013*x$; $p = 0.03$) e B) riqueza de espécies lenhosas ($r^2: 0.29$; $\log(\text{riqueza spp.}) = 2.51 + 0.027*x$; $p = 0.04$), julho/2012 a junho/2013 em cinco áreas de cerrado *sensu stricto* (C1–C5) e cinco áreas de mata de galeria (M1–M5) localizadas na Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR–IBGE), Brasília, DF.

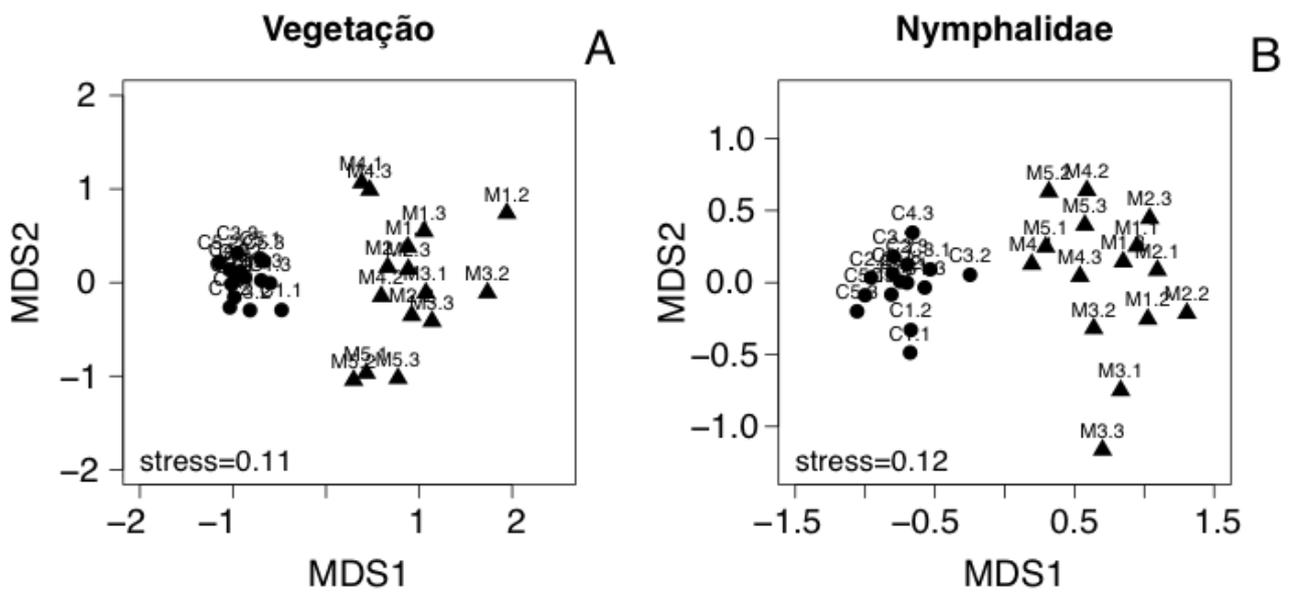


Figura 4. NMDS relativo à composição de A) espécies vegetais e B) espécies de Nymphalidae capturadas nas em 15 unidades amostrais no cerrado *sensu stricto* (C1–C5) e na mata de galeria (M1–M5) da Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do Roncador (RECOR), no cerrado de Brasília, julho/2012 a junho/2013.

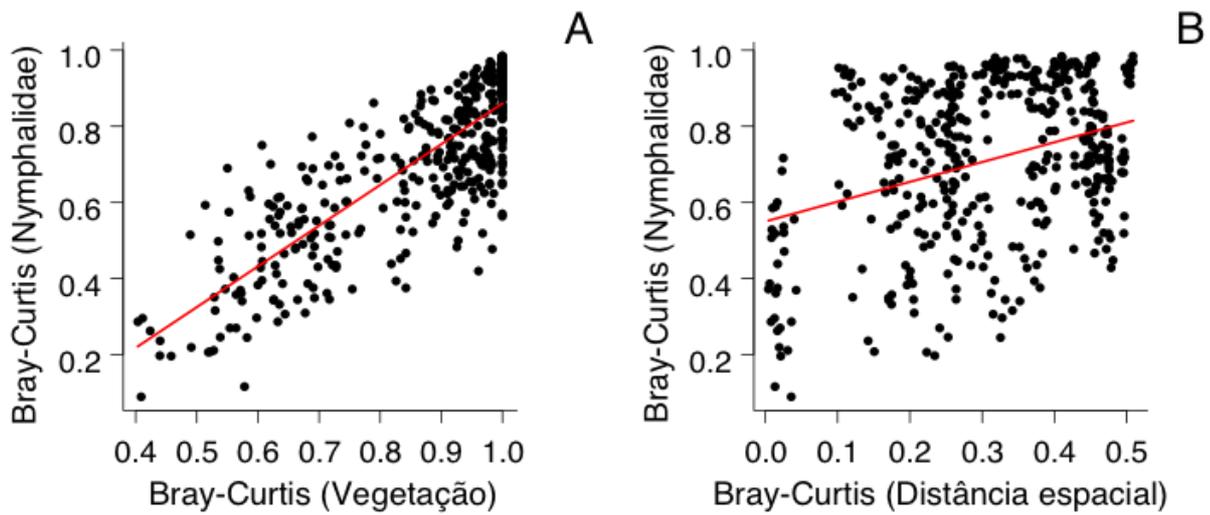


Figura 5. Associação entre as matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis da comunidade de Nymphalidae em relação: A) à comunidade vegetal (Mantel r^2 : 0.67; $y = -0.21 + 1.07 \cdot x$; $p < 0.001$); B) à distância espacial (r^2 : 0.11; $y = 0.55 + 0.52 \cdot x$; $p < 0.001$) entre os pontos amostrais, no cerrado de Brasília, julho/2012 a junho/2013.

CONCLUSÃO GERAL

Conclui-se que ambientes e períodos climaticamente mais estáveis foram mais ricos em espécies de borboletas. A abundância e a riqueza de espécies de Nymphalidae variaram de forma mais ampla em áreas mais abertas (cerrado *sensu stricto*) e, portanto, mais exposta às oscilações do clima. Adicionalmente, borboletas maiores foram temporalmente mais restritas e ocorreram em maior sincronia com a oferta de recurso alimentar. Com isso conclui-se que a variação na diversidade temporal é influenciada por uma série de fatores, muitas vezes dependentes e é bem mais complexa do que a simples associação da dinâmica dos Nymphalidae com as variáveis climáticas regionais.

Espacialmente, a heterogeneidade de *habitat* foi um importante componente de diversidade dessas borboletas no Cerrado. A dimensão vertical, até então negligenciada em estudos prévios, constitui mais um fator de heterogeneidade espacial e contribui para a maior riqueza de espécies de Nymphalidae na mata de galeria. Vale ressaltar que a riqueza e a composição de espécies vegetais foram determinantes para a estruturação da comunidade dessas borboletas e houve uma menor contribuição da distância espacial nesse processo. Assim, as matas de galeria, espacialmente heterogêneas nas dimensões horizontal e vertical, agrupam maior parte da diversidade de borboletas observadas nesse estudo e devem ser priorizadas frente à intensa transformação da paisagem nesse bioma.