



**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação**

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

**Estruturação espaço-temporal, funcional e filogenética de  
borboletas frugívoras em diferentes estratos verticais de uma  
Floresta Estacional Semidecidual**

Poliana Felix Araujo



Campo Grande  
**Junho 2016**

**Estruturação espaço-temporal, funcional e filogenética de borboletas frugívoras em diferentes estratos verticais de uma Floresta Estacional Semidecidual**

Poliana Felix Araujo

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do título de **Mestre em Ecologia**, pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Danilo Bandini Ribeiro

Coorientador: André Victor Lucci Freitas

## **Banca avaliadora**

Dr. Fábio de Oliveira Roque

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Dr. Nicolay Leme da Cunha

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Dr. Nicolás Oliveira Mega

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Dr. Lucas Augusto Kaminski

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Dr. Leandro da Silva Duarte

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Dedico esta dissertação aos meus pais Gilberto e Marlise, que não mediram esforços para que eu chegasse até aqui, abdicando muitas vezes dos seus sonhos para realizarem os meus. Vocês foram e são os meus primeiros e mais importantes mestres!

## Agradecimentos

Gostaria de agradecer a todos que de alguma forma fizeram parte desta trajetória, e especialmente:

Aos meus pais Gilberto e Marlise, que são as pessoas mais importantes da minha vida e sempre estiveram presentes em cada um de meus passos, me incentivando, apoiando minhas decisões e dando força para que eu fosse além. Sem dúvida alguma eu jamais teria chegado até aqui sem o apoio e amor incondicional de vocês. Obrigada por entenderem minha ausência e por serem os melhores pais desse mundo.

Ao meu irmão Bruno e minha cunhada Lilian, que sempre me apoiaram e torceram por mim, além dos inúmeros momentos de descontração que me proporcionaram; e ao meu sobrinho Davi, que transformou esta caminhada mais leve a cada sorriso inocente e puro que deu durante todo esse tempo.

À minha família, que sempre torceu por mim, e que nunca hesitou em ajudar no que fosse preciso para que eu chegasse até aqui. Obrigada por serem tão presentes, companheiros, amorosos e especiais, como são. Vocês são a melhor família que alguém poderia ter.

Ao meu orientador Danilo Ribeiro, primeiramente pela oportunidade e honra de realizar o mestrado sob sua orientação, pela paciência, amizade e orientação durante a realização deste trabalho, que foram essenciais para que eu o concluísse com êxito.

Ao meu co-orientador André Victor Lucci Freitas, que é um dos grandes responsáveis por eu ter escolhido seguir esta área. Obrigada por todo apoio, incentivo e ensinamentos que me foram dados durante minha passagem na UNICAMP, sob sua orientação, e pela co-orientação neste trabalho. Obrigada ainda por sempre ter acreditado em mim. Levarei seus ensinamentos e amizade para sempre comigo.

À Graziela Chagas, pela amizade e inúmeras palavras de incentivo, que foram essenciais para que eu conseguisse entrar no mestrado e concluí-lo com êxito. Ainda, obrigada pelos inúmeros momentos de descontração e chopinhos. Só posso desejar que venham muitos outros.

Ao Rafael Guariento, que me faltam palavras para agradecer pelo tamanho companheirismo, amor, carinho, paciência e ajuda dados ao longo desta trajetória. Sem dúvida alguma você fez com que tudo ficasse mais leve e feliz quando se tornava mais difícil. Além do companheirismo, sua ajuda foi imprescindível nas análises estatísticas e sugestões. Obrigada por ter cuidado tão bem de mim.

Ao meu querido amigo e ex-chefe Artur Furegatti, que sempre me apoiou e me ensinou, com tanto carinho e disposição, sobre as técnicas de montagem e conservação de Lepidoptera. Jamais irei me esquecer do grande amigo que você é; te trago com muito carinho no coração.

Ao Jessie, que torceu junto comigo para que eu conseguisse entrar no mestrado, e que me ajudou na confecção da árvore filogenética deste trabalho.

Às amigas/irmãs da República Lego, que torceram e festejaram comigo cada conquista, e que me acolheram com muito carinho nas minhas idas à Campinas para analisar os dados da dissertação. Também às minhas amigas Nath, Balela, Ana e Tamara. Obrigada pelas inúmeras conversas e cervejas noite afora. Vocês foram, e são, as melhores amigas/irmãs que eu poderia ter; vocês são a melhor terapia que pode existir.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da UFMS, com os quais aprendi muito durante esse período.

Aos colegas de turma, mas principalmente aos meus grandes amigos/irmãos Luna Silvestre e Junior Mundim, que tornaram essa trajetória muito mais divertida. Obrigada

pela boas e grandes risadas e parcerias. Vocês são especiais demais e moram no meu coração. Que venham muitos mais encontros, cervejas e conversas jogadas fora.

Aos amigos que me ajudaram nas coletas: Renata Dias, Leandro Alves, Douglas Petrova, Rafael Guariento, Thielle Santana, Adriana Zulleger, Daniel Sotolani, Izabela Ponso, Guilherme Dalponti, Nelson Gonçalves, Laryssa Galantini, Carmen Dionísio e Ana Lino. Agradeço, também, aos que me ajudaram nas confecções das armadilhas: Junior Mundim e Douglas Petrova. As ajudas de vocês foram imprescindíveis para a realização deste trabalho, além de que o tornaram muito mais divertido e legal! Meu muito obrigada, de coração.

Ao Professor Dr. Leandro Duarte, pela receptividade e disposição em me receber em seu laboratório, e pela ajuda imprescindível nas análises funcional e filogenética deste trabalho.

Ao ICMBio, que prestou todo apoio necessário para que este estudo pudesse ser realizado, meu muito obrigado, em especial ao Fernando, Sandro e Nayara, que ajudaram com a logística do trabalho.

Aos brigadistas do ICMBio, que foram as melhores pessoas possíveis para me acompanhar e auxiliar nas coletas no PARNA da Serra da Bodoquena. A ajuda de vocês foi imprescindível para que eu concluísse este trabalho com êxito. Vocês não só me ajudaram em campo, mas também me tornaram uma pessoa melhor. Vocês são exemplos de que a simplicidade e humildade ainda ganham de tudo nesta vida! Gratidão por cada dia que me foi dado ao lado de vocês.

Aos amigos e professores do Ecopan (Curso de Ecologia de Campo do Pantanal), que contribuíram muito para minha formação acadêmica e pessoal.

Aos proprietários das áreas de estudo, que permitiram a realização do trabalho em suas propriedades.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida (133925/2014-5).

Ao PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) pelo apoio técnico e financeiro para a realização deste projeto.

Ao SISBio pela autorização de licença de coleta número 7256.

Aos grandes amigos que fiz nesta trajetória, em especial: Luiz Gustavo, Pamela Antunes, Diego Santana, Sarah Mângia, Guilherme Dalponti, Rafael Penedo e Luísa Baraldi. Com certeza o mestrado foi bem mais legal com vocês por perto. Obrigada pela amizade, força e companheirismo.

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, em especial à Rosi, que é super competente e atenciosa e me ajudou muito com todas as burocracias decorrentes do mestrado.

Aos membros da banca: Nicolay Lemes da Cunha, Nicolás Mega, Lucas kaminski, Fábio Roque e Leandro Duarte, pelo tempo dedicado a correção deste trabalho e por todas as contribuições que com certeza tornaram o trabalho melhor.

E a todos que estiveram presentes nesta caminhada, e/ou dedicaram o seu tempo a ler esta dissertação, mas que não foram citados devido à minha fraca memória. Meu muito obrigada!!!!

## Índice

<b>Resumo</b> .....	8
<b>Abstract</b> .....	9
<b>Introdução</b> .....	10
<b>Métodos</b> .....	13
<i>Local de Estudo</i> .....	13
<i>Modelo de Estudo</i> .....	15
<i>Coleta de dados</i> .....	16
<i>Análise de dados</i> .....	20
<i>Padrões de Riqueza, Abundância, Diversidade e Composição</i> .....	20
<i>Medidas de Diversidade Funcional e Filogenética</i> .....	21
<b>Resultados</b> .....	23
<i>Padrões de Riqueza, Abundância, Diversidade e Composição</i> .....	23
<i>Medidas de Diversidade Funcional e Filogenética</i> .....	42
<b>Discussão</b> .....	49
<i>Padrões de Riqueza, Abundância, Diversidade e Composição</i> .....	49
<i>Medidas de Diversidade Funcional e Filogenética</i> .....	51
<i>Conclusões</i> .....	53
<b>Literatura citada</b> .....	54

## Resumo

Uma das principais perguntas em ecologia de comunidades é entender os fatores que afetam a distribuição e composição de espécies no espaço e no tempo. Neste contexto, a estratificação vertical da vegetação tem sido apontada como um importante estruturador da composição de espécies dos mais diferentes táxons, uma vez que os estratos apresentam diferenças em seus fatores abióticos. No presente estudo buscamos avaliar se a assembleia de borboletas frugívoras estaria estruturada diferentemente entre os estratos verticais no Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Este trabalho buscou avaliar, além da composição de espécies, já mostrada em trabalhos anteriores, a diversidade funcional e a associação filogenética dos organismos em cada estrato vertical. Para isso, utilizamos armadilhas com iscas atrativas dispostas alternadamente entre o sub-bosque e o dossel ao longo de seis transecções independentes no PARNA Serra da Bodoquena. Em um ano de amostragem foram registrados 4230 indivíduos, distribuídos em 63 espécies de borboletas frugívoras. O sub-bosque foi o estrato mais rico e abundante, enquanto que o dossel apresentou maior diversidade, provavelmente pela alta dominância da espécie *Eunica Macris* no subosque. Porém, observamos um padrão de estratificação vertical sazonal, onde verificamos uma inversão nos valores relativos de riqueza e abundância nos meses mais frios, sendo o dossel o estrato mais rico e abundante neste período. A composição de espécies diferiu significativamente entre os dois estratos, e todas as subfamílias estiveram presentes tanto no dossel quanto no sub-bosque; a tribo Morphini, pertencente a subfamília Satyrinae, ocorreu exclusivamente no sub-bosque. Embora não saibamos exatamente quais os fatores que determinam esta estruturação vertical na assembleia de borboletas frugívoras, uma das possíveis hipóteses seriam os fatores abióticos (luminosidade) e/ou bióticos como a distribuição de plantas hospedeiras e a predação. De forma geral, sugerimos que a estruturação da assembleia de borboletas frugívoras ao longo dos estratos verticais no PARNA Serra da Bodoquena é em parte determinada pela variação nos fatores ambientais entre os estratos, que atua como um filtro selecionando espécies com determinadas características funcionais; todavia, este filtro não é filogenético, ou seja, o grau de relacionamento entre as espécies que ocorrem em um estrato não é significativamente diferente do de espécies que ocorrem em estratos diferentes. Alguns atributos medidos nestes organismos diferiram significativamente entre os estratos verticais, estando estes atributos correlacionados ao voo e à termorregulação. Em borboletas, existem muitos aspectos diferentes relacionados ao voo (velocidade, duração, agilidade, manobrabilidade). A velocidade do voo é positivamente correlacionada com a menor amplitude da asa, comprimento e largura do tórax, enquanto que a massa relativa do abdômen é negativamente relacionada à velocidade do voo; em geral, voos mais lentos conferem ao organismo maior manobrabilidade. Nesse contexto, a diferenciação funcional entre os estratos verticais encontrada no presente trabalho, pode estar relacionada a diferentes estratégias de defesa contra a predação, devido suas características morfológicas e de voo; ainda, pode haver relação direta com biologia termal das espécies, que juntas podem auxiliar na fuga contra predadores. Como conclusão, observamos que as espécies de borboletas frugívoras se distribuem diferentemente entre o sub-bosque e o dossel. Essa diferença encontrada na composição da assembleia de borboletas frugívoras, associada à diferença funcional, sugere que os estratos são fundamentalmente distintos quanto as suas condições bióticas e/ou abióticas, mesmo em uma floresta de menor porte, como a Serra da Bodoquena, que apresenta o estrato de sub-bosque e dossel mais próximos um do outro se comparada à Mata Atlântica e à Amazônia. Além disso, constatamos um agrupamento funcional e não filogenético entre os estratos verticais; desta forma, podemos sugerir que os processos ecológicos e não os fatores históricos foram preponderantes na estruturação funcional da assembleia de borboletas frugívoras entre o sub-bosque e o dossel.

## Abstract

One of the main questions in community ecology is to understand the factors that affect the distribution and composition of species in space and time. In this context, the vertical stratification of vegetation has been identified as an important structuring of the species composition of the different taxa, since the strata differ in their abiotic factors. In the present study we sought to evaluate whether the community of frugivorous butterflies would be structured differently between the vertical strata in the National Park of Bodoquena - PARNA Serra da Bodoquena. This study aimed to evaluate beyond the species composition, as shown in previous studies, functional diversity and phylogenetic association of organisms in each vertical layer. For this, we use traps with attractive baits arranged alternately between the understory and canopy over six independent transects in PARNA Serra da Bodoquena. In a year of sampling were recorded 4230 individuals, distributed in 63 species of fruit-feeding butterflies. The understory was the richest and most abundant strata, while the canopy showed higher diversity, probably due to high dominance of *Eunica macris* species in the understory. However, we observed a pattern of seasonal vertical stratification, where we verify a reversal in the relative values of richness and abundance in the cooler months, making the canopy the richest and most abundant stratum in this period. The species composition differed significantly between the two strata, and all subfamilies were present in both the canopy and in the understory; Morphini tribe, belonging to the subfamily Satyrinae occurred exclusively in the understory. Although we do not know exactly what factors determine this vertical structure in the community of frugivorous butterflies, one possible hypothesis would be the abiotic factors (light) and / or the distribution of host plants and biotic factors such as predation. Overall we suggest that the structure of the community of frugivorous butterflies along the vertical strata in PARNA Serra da Bodoquena is partly determined by the variation in environmental factors between the strata, which acts as a filter by selecting species with certain functional characteristics; however, this filter isn't phylogenetic, thus, the degree of relationship between the species that occur in a layer is not significantly different from the species that occur in different layers. Some attributes measured in these organisms differ significantly between the vertical strata, and these attributes are correlated to the flight and thermoregulation. In butterflies, there are many different aspects related to flight (speed, time, agility, maneuverability). The flight speed is positively correlated with lower wing amplitude, length and width of the thorax, while the relative abdomen mass is negatively related to flight speed; generally, slower flights provide the greater maneuverability to body. In this context, this functional distinction between the vertical strata encountered in this study, can be related to different defense strategies against predation because of their morphological characteristics and flight; also can be directly related to thermal biology on the species, which together can help escape from predators. In this study, we found that the species of fruit-feeding butterflies are distributed differently between the understory and canopy. This difference found in the composition of the fruit-feeding butterflies community associated with functional difference suggests that the strata are fundamentally different as their biotic and/ or abiotic conditions, even in one small forest as the Serra da Bodoquena, which presents a closer understory to canopy distance compared to the distance found for the Atlantic Forest and Amazon. Moreover, we observed a functional and not phylogenetic grouping among the vertical strata, therefore, we can suggest that ecological processes and not historical factors were prevalent in the functional structure of the community of fruit-feeding butterflies between the understory and canopy.

## Introdução

A biodiversidade é distribuída de modo heterogêneo no planeta, sendo que algumas áreas apresentam alta riqueza de espécies (florestas tropicais úmidas e recifes de corais) enquanto outras são extremamente pobres (por exemplo, alguns desertos e regiões polares) (Jetz et al. 2012). As florestas tropicais são conhecidas por abrigarem as maiores biodiversidades do planeta, hospedando, no mínimo, dois terços dos organismos terrestres conhecidos (Kareiva et al. 2007). Entender o porquê destas diferenças é um dos objetivos centrais dos ecólogos e biogeógrafos (Gaston 2000).

Em uma escala menor, a diferença na composição de espécies de plantas e na complexidade de estruturas vegetativas entre os estratos de uma floresta gera distintos microclimas, levando, também, à estratificação de recursos alimentares (Smith 1973). Essa heterogeneidade dos fatores abióticos (ex. temperatura, luminosidade, umidade), juntamente com os recursos alimentares e outros processos como interações interespecíficas, sejam elas positivas ou negativas, implicam em diferenças de composição da fauna, uma vez que as espécies tendem a estarem adaptadas às condições específicas de cada estrato.

A distribuição diferenciada dos organismos ao longo do gradiente vertical é conhecida como estratificação vertical. A estratificação vertical é verificada mais comumente como uma divisão de apenas dois estratos: o dossel, considerado como toda copa de árvore, incluindo folhas, galhos e epífitas, e o sub-bosque, que é a vegetação acima do chão da floresta e alcançável pelo observador (Parker & Brown 2000). Entretanto, em estudos de distribuição vertical de artrópodes, podemos encontrar ainda algumas subdivisões do dossel, como o dossel inferior, que é definido como a camada logo abaixo da copa das árvores, e o dossel superior, que é a superfície da copa das árvores diretamente iluminada pelo sol (Basset et al. 2003).

Por muitos anos os estudos em dosséis de florestas tropicais estiveram restritos devido às dificuldades de acesso, que dependendo da região amostrada variam em torno de 20 a 60 metros de altura acima do chão da floresta (e.g Hill et al. 1992, DeVries & Walla 2001, Tangah et al. 2004, Fermon et al. 2005, Molleman et al. 2006, Aduse-Poku et al. 2012). Diante destas dificuldades, os trabalhos eram realizados a partir de métodos indiretos, realizados ao nível do solo, como, por exemplo, observações por binóculos. Uma das primeiras tentativas de estudo no dossel *in situ* foi por meio de escadas e sistemas de roldanas, utilizado durante uma expedição da Universidade de Oxford, em 1929, na Guiana Britânica (Hingston 1932).

Os poucos estudos realizados antes do final de 1970 usaram sistemas fixos, incluindo torres, plataformas, passarelas e escadas (Basset et al. 2003). Apesar de estes métodos terem sido funcionais, apresentavam algumas desvantagens, como um custo relativamente alto e possível recontagem dos indivíduos durante as observações, podendo superestimar as populações (Hill et al. 1992). No final da década de 70, entomologistas desenvolveram técnicas à base do solo, tais como inseticidas “fogging” e armadilhas de luz, para obter coletas em massa de artrópodes do dossel da floresta; na década seguinte surgiram novos métodos, como o balão-jangada e guindastes de dossel. Durante as últimas três décadas, métodos mais eficazes e menos custosos de acesso ao dossel permitiram a observação e coleta destes organismos *in situ* por pesquisadores (Basset et al. 2003).

A partir disso houve uma expansão dos estudos em dosséis de florestas e, conseqüente, muitos trabalhos passaram a ter como objetivo averiguar a estratificação vertical em diversos grupos animais, como mamíferos (Taylor & Lowman 1996, Bernard 2001, Grelle 2003, Pardini et al. 2005), aves (Pearson 1971, Robertson et al. 2008), anfíbios (Silva et al. 2012) e artrópodes, dentre eles, Coleoptera (Charles & Basset 2005,

Grimbacher & Stork 2007, Tregidgo et al. 2010) Collembola (Rodgers & Kitching 1998, Krab et al. 2010), Diptera (Coots et al. 2012), Hemiptera (Wardhaugh et al. 2006), Himenoptera (Vance et al. 2007) e Lepidoptera (DeVries et al. 1997, DeVries et al. 1999, DeVries & Walla 2001, Ribeiro & Freitas 2012). Um dos primeiros estudos de estratificação vertical em animais foi realizado por Allee (1926), que verificou a diferença na distribuição dos animais ao longo de um gradiente vertical em uma área de floresta tropical no Panamá.

A amostragem sistemática de borboletas em dosséis de florestas teve início na década de 60, dentre eles o trabalho realizado por Jackson (1961), que constatou a presença de espécies raras de Lycaenidae e Nymphalidae no dossel de uma floresta em Uganda. Neste trabalho as observações foram realizadas pelo método de torres de observação, que funcionavam como caminhos elevados e que eram percorridos diversas vezes ao longo do dia, com o objetivo de observar as espécies, muitas vezes com o auxílio de binóculos. Mesmo com limitações, as torres de observação em dossel foram muito utilizadas em estudos de ecologia de borboletas entre a década de 80 até o início dos anos 90.

No final dos anos 80 se iniciaram os estudos de estratificação vertical de borboletas frugívoras (DeVries 1988), com métodos mais práticos, menos custosos e mais eficazes, com o intuito de averiguar as espécies que ocorriam nos estratos superiores das florestas e como se davam suas distribuições. Dessa forma, surgiram os primeiros estudos com adultos de borboletas realizados com armadilhas de isca atrativa, que são armadilhas menos dispendiosas, de fácil confecção (confeccionadas com tecido) e instalação, conhecidas como armadilha do tipo Van Someren-Rydon (DeVries 1987). Apesar do uso desta armadilha restringir-se apenas a amostragem da guilda de borboletas frugívoras, uma das grandes vantagens deste método é a possibilidade de explorar as informações das populações obtidas com dados de marcação e recaptura, uma vez que as borboletas capturadas podem ser liberadas sem necessidade de coleta, a não ser quando de difícil identificação em campo. A partir dos anos 90 este método se difundiu entre os pesquisadores e desde então tem sido muito utilizado em estudos de diversidade de modo geral (Freitas et al. 2014).

Vários estudos encontraram um padrão claro de estratificação vertical para adultos de borboletas (DeVries et al. 1997, DeVries et al. 1999, DeVries & Walla 2001, Ribeiro & Freitas 2012), e muitos encontraram uma porção significativa da diversidade de borboletas no dossel (Spitzer et al. 1993, Hill et al. 2001, Schulze et al. 2001, Fermon et al. 2003, Ribeiro & Freitas 2012), implicando na hipótese de que as espécies de borboletas forrageiam preferencialmente em um dos estratos, seja devido às diferentes condições ambientais ou por estarem utilizando recursos específicos de cada estrato. Alguns trabalhos também buscaram entender quais seriam os possíveis fatores responsáveis pelo padrão de distribuição destes organismos (Papageorgis 1975, DeVries 1988), e quais desses fatores possivelmente estariam determinando essa estratificação vertical (Hill et al. 2001, Schulze et al. 2001).

Apesar do grande avanço nos estudos de estratificação vertical em borboletas frugívoras, boa parte destes estudos se configura apenas como uma descrição da comunidade, não evidenciando o real peso que os fatores ambientais (bióticos ou abióticos), ou mesmo históricos, exercem na comunidade. A incorporação da filogenia e características funcionais das espécies em estudos de estratificação vertical podem revelar importantes informações para o entendimento de como ocorre a estruturação da assembleia de borboletas frugívoras, uma vez que vai além de uma abordagem clássica de diversidade (e.g. riqueza, abundância, composição), verificando, também, as relações filogenéticas e funcionais entre as espécies co-ocorrentes em cada estrato.

As comunidades ecológicas são conjuntos de espécies co-ocorrentes que interagem potencialmente umas com as outras. Elas resultam não só de processos

ecológicos presentes, como a competição entre as espécies (Hutchinson 1959, Leibold 1998) e os filtros ambientais (Weiher & Keddy 1995, Chase 2003), mas também de processos evolutivos passados e presentes (Tofts & Silvertown 2000, Ackerly 2003). A composição das comunidades responde às condições ambientais. Por esta razão, os atributos fenotípicos das espécies presentes dentro das comunidades são, simultaneamente, um resultado de suas histórias evolutivas e suas respostas ecológicas ao ambiente presente (Pillar & Duarte 2010). De uma forma geral, a estrutura de uma comunidade é determinada por uma combinação de processos ecológicos, evolutivos e estocásticos. Retirar os processos bióticos e abióticos (como a similaridade limitante ou filtro ambiental) dos processos estocásticos é o primeiro passo para entender os padrões na estruturação e organização de comunidades ecológicas (Pavoine et al. 2014).

Nos processos ecológicos, sob o ponto de vista de nicho, a comunidade pode ser estruturada a partir de: espécies que colonizam um local, com um conjunto particular de condições ambientais, tendem a apresentar alguns atributos fenotípicos semelhantes, levando a convergência de atributos (Keddy 1992, Weiher et al. 1998). No entanto, possuir atributos semelhantes pode causar uma limitação na coexistência das espécies dentro da comunidade local; dessa forma, a similaridade limitante possivelmente conduziria a uma divergência nos atributos fenotípicos (MacArthur & Levins 1967). Ainda, um determinado conjunto de atributos pode expressar ambas as tendências simultaneamente (Pillar et al. 2009); estes fatores são esperados que determinem quais espécies irão compor o conjunto de espécies sobre uma determinada área geográfica ( $\gamma$  diversidade), bem como a composição das comunidades locais dentro dele ( $\alpha$  diversidade), e a distribuição de espécies entre comunidades ( $\beta$  diversidade) (Pillar & Duarte 2010).

Medidas tradicionais de diversidade consideram que todas as espécies são equivalentes, ou seja, todas têm a mesma importância no que diz respeito à quantidade de informação que carregam. Dessa forma, não importa se algumas possuem alto valor de conservação, ou ainda, se são importantes para a manutenção dos processos na comunidade (Magurran 2004), e, além disso, essas medidas também não levam em conta o peso funcional que estas espécies possuem (Cianciaruso et al. 2009). Por isso, medidas de diversidade que incorporem informações sobre as relações funcionais e filogenéticas das espécies (Webb 2000, Petchey & Gaston 2006) devem ser melhores do que as medidas tradicionais.

A diversidade filogenética é uma medida da diversidade de uma comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (Magurran 2004). A premissa principal desta medida é que a diversidade é maior em uma comunidade em que as espécies são filogeneticamente mais distintas, enquanto que medir a diversidade funcional significa medir a diversidade de traços funcionais que influenciam os processos da comunidade, independente da filogenia dos organismos (Cianciaruso et al. 2009). Dessa forma, analisar os padrões de estrutura de comunidade baseado na filogenia e nos atributos ao longo de gradientes ambientais nos permite encontrar mecanismos filogenéticos e funcionais que explicam a diferenciação de nicho entre localidades ( $\beta$ ) e dentro de uma comunidade ( $\alpha$ ) (Pillar & Duarte 2010).

Nesse contexto, assumindo a estreita relação entre espécies, fenótipo e ambiente, incorporar medidas de diversidade funcional e filogenética em estudos de estratificação vertical pode ser importante para tentar compreender quais são os fatores que estariam atuando na estruturação espacial destas assembleias. Dessa forma, este trabalho buscou responder as seguintes perguntas: A assembleia de borboletas frugívoras do Parque Nacional da Serra da Bodoquena apresenta uma estruturação espacial ao longo da dimensão vertical? Caso presente, este padrão de estratificação vertical é determinado por um filtro funcional e/ou filogenético?

Mesmo em uma floresta de menor porte como é o caso da Serra da Bodoquena, esperamos encontrar a assembleia de borboletas frugívoras apresentando uma estruturação espacial nos diferentes estratos verticais, e ainda, que este padrão encontrado consiste em um filtro ambiental, funcional e/ou filogenético.

## **Métodos**

### *Local de Estudo*

O trabalho foi realizado no Parque Nacional da Serra da Bodoquena (21° 08'02" a 20° 38'26" S; 56° 48'31" a 56° 44'28" O), que abrange quatro municípios: Jardim, Bonito, Porto Murtinho e Bodoquena; contudo o estudo foi realizado na área do parque situado no município de Bonito. O Parque foi criado em novembro de 2000 sendo a única unidade de conservação (UC) de proteção integral no Estado de Mato Grosso do Sul. Possui 77.232 ha, tendo 300 km de comprimento e entre 20 e 50 km de largura, e está localizado na porção centro-sul do estado, considerada área prioritária para a conservação (MMA 2002b). (Figura 1).

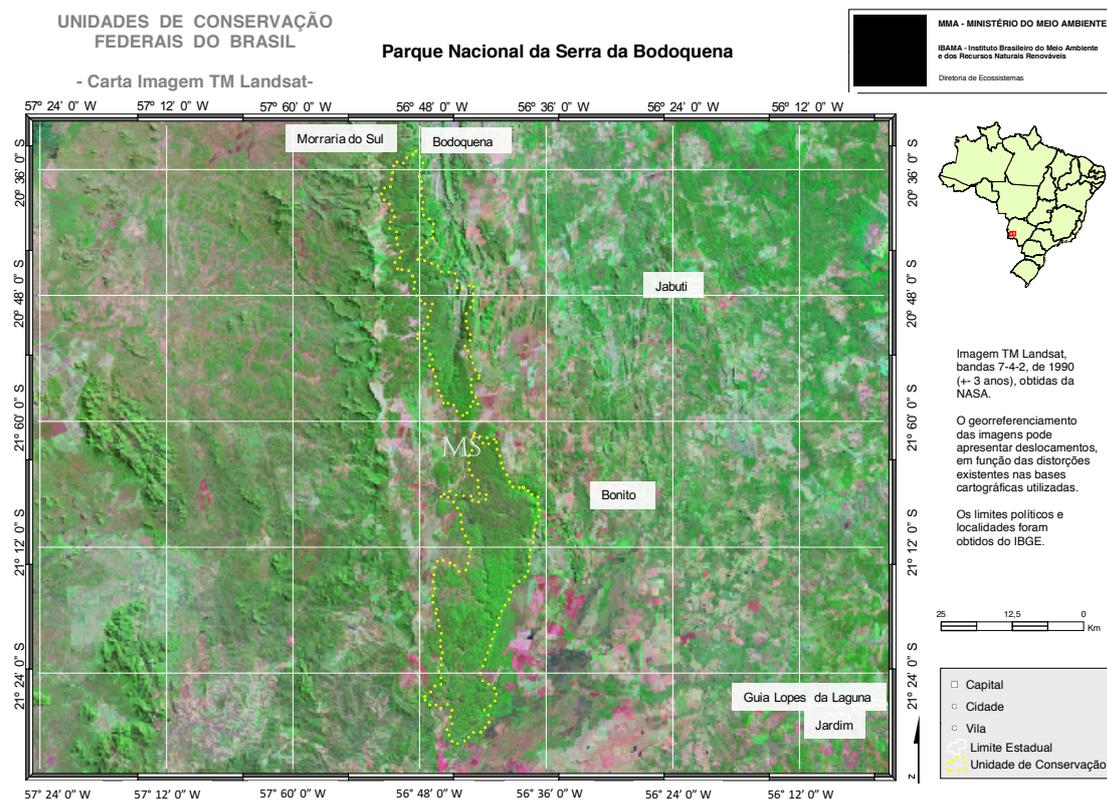


Figura 1. Parque Nacional da Serra da Bodoquena. À direita, localização do parque no MS. À esquerda, limites legais do Parque pontilhados em amarelo. Adaptação da imagem extraída do Plano Operativo de Prevenção e Combate aos Incêndios do Parque Nacional da Serra da Bodoquena.

O clima da região é do tipo Aw, segundo a classificação de Koppen (Peel et al. 2007), caracterizado por savanas tropicais, com verão úmido e inverno seco. As precipitações anuais oscilam entre 1.000 e 2.000 mm, concentradas entre os meses de outubro a abril. No restante do ano, as chuvas são fracas e raras, e o período seco dura de 3 a 4 meses com breves estiagens de maio a agosto. As temperaturas médias mensais são superiores a 18° C e o mês mais quente é o que antecede ao período chuvoso. Em junho e julho ocorrem as temperaturas mais baixas, sendo comuns temperaturas mínimas absolutas inferiores a 0° C na Serra da Bodoquena (Justo 2000). A altitude varia entre 300 e 800 metros, excepcionalmente, ocorrem áreas com altitudes inferiores a 300 m (Alvarenga et al. 1982).

A Serra da Bodoquena situa-se em região de contato entre formações de Cerrado, Chaco, Pantanal e, em menor extensão, a Mata Atlântica, o que amplia a expectativa de diversidade desta área e sua relevância biológica (Françoso et al. 2011). O complexo florístico da Serra da Bodoquena é bastante diversificado. A altura do dossel varia de 10 a 15 m, com árvores emergentes de 20 a 25 m, e apresenta seis tipos de vegetação: (1) Floresta Estacional Semidecidual Aluvial, (2) Floresta Estacional Semidecidual, (3) Floresta Estacional Submontana, (4) Savana Florestada, (5) Bambuzal e (6) Campo Rupestre. A Floresta Estacional Semidecidual Aluvial é uma formação florestal ribeirinha, que ocupa as acumulações fluviais quaternárias. Sua estrutura é semelhante à da mata ciliar dos rios, diferindo apenas floristicamente (Pereira, 2009). Ocorre ao longo de cursos d'água e no entorno de nascentes, recebendo influência direta das águas durante o ano. A maioria das espécies da Floresta Estacional Semidecidual Aluvial é perene. A sobreposição das copas das árvores em áreas pouco degradadas estabelece uma cobertura espessa. Devido a isso, a umidade relativa em seu interior é mais alta, mesmo durante a seca. A Floresta Estacional Semidecidual, tem seu conceito ecológico relacionado diretamente às condições climáticas das estações, uma chuvosa e outra de estiagem acentuada, o que ocasiona a deciduidade parcial das espécies arbóreas, principalmente as que ocupam o dossel superior, que possuem adaptações à carência hídrica (Pereira, 2009). A porcentagem de árvores caducifólias deve situar-se em torno de 30%, na época desfavorável. Devido ao caráter caducifólio, o chão fica recoberto por folhas, formando, no fim da estação seca, um verdadeiro tapete de serrapilheira. Floresta Estacional Submontana, também conhecida como mata seca, situam-se nas encostas e topos de morros, em solos rasos, de origem calcária, e quase todas as árvores perdem as folhas na estação seca. A Savana Florestada, também conhecida como Cerradão, apresenta fisionomia florestal, vegetação xeromórfica com dossel pouco fechado e fitomassa reduzida. O Bambuzal, uma formação onde há dominância de uma espécie de bambu. A formação de Campo Rupestre aparece nos topos dos morros com afloramentos rochosos ferrígenos magmáticos, em elevações acima de 600m, onde há ocorrência de cactáceas (ICMBio 2013).

### *Modelo de estudo*

Utilizamos como modelo de estudo os adultos de borboletas frugívoras. Borboletas pertencem à ordem Lepidoptera e são distribuídas entre sete famílias: Hedylidae, Hesperidae, Lycaenidae, Riodinidae, Papilionidae, Pieridae e Nymphalidae (Heikkilä et al. 2015). A história natural destes organismos na região Neotropical é relativamente bem conhecida quando comparada a outros grupos de insetos; borboletas são conspícuas, relativamente fáceis de amostrar, possuem alta riqueza de espécies e abundância e tem importância em pesquisas de biogeografia, evolução, migração, fisiologia, estudos de comportamento, interações inseto-planta, entre outros (Freitas et al. 2003). Por serem organismos que possuem estreita associação com o tipo de vegetação, e alta fidelidade a microhabitats (Simonson et al. 2001), borboletas constituem um modelo ideal para

estudos de longa duração em pesquisas de biodiversidade, como estrutura de comunidades e padrões de riqueza.

Com relação ao hábito alimentar de adultos de borboletas, estes podem ser separados em duas principais guildas alimentares; as nectarívoras e as frugívoras (DeVries 1987). Borboletas nectarívoras alimentam-se principalmente de néctar, com a maioria das espécies constituindo-se quase que exclusivamente de visitantes florais, sendo encontradas em maior número em praticamente todas as assembleias de borboletas no mundo, principalmente em habitats temperados e em alguns locais de altas montanhas nos trópicos (Freitas et al. 2014). Por outro lado, borboletas frugívoras alimentam-se de frutas fermentadas, exsudatos de plantas, e material em decomposição, como excremento e carcaça de mamíferos, e são infreqüentemente observadas visitando flores (DeVries 1987, DeVries 1988).

As borboletas frugívoras são todas pertencentes à família Nymphalidae, sendo representadas pelas subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e alguns gêneros da subfamília Nymphalinae (Wahlberg et al. 2009). A maioria das borboletas frugívoras pode ser identificada até o nível de espécies com guias de campo, além de que a maioria dos indivíduos capturados podem ser marcados e liberados ilesos, de modo que recapturas podem ser avaliadas com o mínimo de perturbação. Por último, ainda que possam ser capturadas ativamente com redes entomológicas, as borboletas frugívoras são mais facilmente amostradas com armadilhas de isca atrativas, um método considerado de captura passiva. Esta metodologia reduz o viés comumente presente em outros métodos de captura ativa, onde pesquisadores mais experientes tendem a obter maior sucesso de captura de borboletas do que aqueles menos experientes (Freitas et al. 2014).

#### *Coleta de dados*

Para obter uma maior abrangência espacial, visando diminuir a autocorrelação espacial, o estudo foi desenvolvido em duas áreas designadas “Taquaral” e “Marambaia”, ambas representativas do tipo vegetacional Floresta Estacional Semidecidual e distanciadas aproximadamente 30 km (Figura 2).



Figura 2. Áreas de estudo Taquaral e Marambaia, no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil. O estudo foi realizado entre setembro de 2014 e agosto de 2015. Fonte: Google Earth, acessado em 07/12/2015.

Para a amostragem de borboletas frugívoras, 60 armadilhas atrativas do tipo Van Someren-Rydon foram dispostas em seis transecções (três na área Taquaral e três na área Marambaia, todas elas tratadas como réplicas independentes), distribuídas em grupos de 10 em cada uma destas transecções e alternadas em altura: sub-bosque (1,5 m acima do chão) e dossel (entre oito e 12 m acima do solo e dentro a copa das árvores), distanciadas 20 m uma da outra para reduzir a interferência entre armadilhas. As transecções distavam pelo menos 500 m uma da outra. Iscas com mistura de banana e caldo de cana fermentada por 48h antes do início de cada saída de campo foram utilizadas para a atração das borboletas frugívoras. As coletas foram realizadas mensalmente e as armadilhas permaneceram operantes durante cinco dias, totalizando 300 armadilhas/dia por mês ao longo de um ano de amostragem, com revisões e troca de isca a cada 48h. Devido às condições climáticas desfavoráveis, no mês de fevereiro só foi possível amostrar uma das áreas (Marambaia), no mês de abril não foi realizada nenhuma amostragem e no mês de agosto a coleta teve apenas 180 armadilhas/dia.

As armadilhas de dossel foram armadas com auxílio de um estilingue, com o qual lançava-se um peso (chumbo de pesca) preso a uma linha de nylon sobre o galho mais alto da árvore mais alta naquele ponto (tendo altura máxima de 15 m), e depois, usando uma corda amarrada ao nylon, a armadilha era colocada no alto, com a corda transpassando a árvore (estilo varal) para facilitar sua subida e descida no chão (Figura 3).



Figura 3. Armadilha atrativa do tipo Van-Someren-Rydon localizada no dossel, disposta em estilo de varal para facilitar sua subida e descida.

As borboletas capturadas foram identificadas, marcadas com um número único usando caneta de retroprojeter (com ponta de feltro e tinta permanente não-hidrosolúvel) e posteriormente liberadas no mesmo local de coleta. A marcação foi feita para evitar que o mesmo indivíduo fosse contado mais de uma vez ao longo de todo o estudo. Quando a identificação do exemplar capturado em campo não foi possível, o indivíduo foi morto, por compressão do tórax, acondicionado em envelope entomológico, e levado para o laboratório para posterior identificação. Pelo menos três indivíduos de cada espécie foram coletados como material testemunho e serão incorporados na coleção científica do Laboratório de Zoologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

### *Análise de dados*

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

Para estimar o quanto da riqueza de espécies registrada ao longo de um ano de amostragem se aproximou do total esperado, foram calculados os estimadores de riqueza Chao 2 e Jackknife 1 para o total da assembleia de borboletas frugívoras. Tais medidas possibilitam estimar o número de novas espécies a serem detectadas numa determinada comunidade caso houvesse aumento no esforço amostral. Nós escolhemos estes estimadores porque eles fornecem estimativas menos enviesadas da riqueza de espécies para um número pequeno de amostras, e permite a detecção da variação entre as espécies (Burnham and Overton 1978; Colwell and Coddington 1994).

Para comparar a riqueza entre os dois estratos verticais, foi construída uma curva de rarefação baseada em indivíduos, o que elimina a influência do tamanho da amostra, possibilitando comparar a riqueza de amostras de tamanhos diferentes de maneira padronizada (Gotelli & Graves 1996).

Para verificar se houve diferença significativa na abundância das espécies de borboletas frugívoras entre os estratos de dossel e sub-bosque, foi realizado um teste *t* para amostras com variâncias distintas (identificada automaticamente pela função “t.test” no programa R), utilizando trilhas como réplicas. Para mostrar como toda a assembleia e os grupos taxonômicos separadamente (subfamílias e as seis espécies mais abundantes do presente estudo) se distribuíam temporalmente entre os estratos, foram construídos gráficos de abundância ao longo dos meses.

Como medida adicional de variação temporal da fauna, foi aplicado um índice de substituição de espécies (Russell et al. 1995) entre os períodos consecutivos de amostragem, conforme a equação:

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

onde  $E_n$  é o número de espécies que desaparecem no intervalo  $n$ ,  $I_n$  é o número de espécies que aparecem neste intervalo,  $S_y$  é o número de espécies presentes no primeiro período ( $y$ ), e  $S_{y+n}$  é o número de espécies presentes no segundo período ( $y+n$ ). O índice varia de 0 (nenhuma substituição) a 1 (substituição total de espécies). Para este índice foi realizada apenas uma análise visual do gráfico. Para visualizar como a composição variou durante os meses mais frios, fizemos um gráfico de substituição das espécies ao longo do período de amostragem.

Como medida de diversidade foi calculada a Entropia de Renyi, que fornece através de um parâmetro de escala alfa ( $\alpha$ ) diferentes medidas de diversidade para comparar de forma equivalente os dois estratos analisados (sub-bosque e dossel). O aumento da escala alfa ( $\alpha$ ) representa um aumento do peso conferido à abundância. Dessa forma, através do parâmetro de escala alfa, podemos verificar como se dá a variação da

diversidade quando se leva em consideração apenas a riqueza ( $\alpha=0$ ), quando se considera apenas a equitabilidade ( $\alpha=1$ ) e considerando apenas a dominância ( $\alpha=2$ ) (Tóthmérész 1995).

Para identificar diferenças na composição de espécies entre os estratos verticais, foi realizada uma Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS), utilizando trilhas como réplica, com medida de distância de Bray-Curtis e com os dados transformados em LN (x+1) para diminuir o peso da abundância nos resultados. O número de dimensões da NMDS foi determinado até que o valor de stress da análise fosse próximo de 0,1. Para averiguar a diferença na composição entre os estratos, foi realizado o teste estatístico de Análise Multivariada Permutacional de variância usando matrizes de distância, com a função adonis dentro do pacote Vegan.

Os estimadores de riqueza Chao 2 e Jackknife 1, curva de rarefação por indivíduos, test t, a Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico e a Entropia de Renyi foram realizados através do pacote Vegan (Oksanen et al. 2015) do programa R versão 3.2.3 (R Core Team 2016), e o Graphpad PRISM 6 (Graphpad Inc., La Jolla, EUA) para as figuras de variação temporal da abundância.

### *Medidas de Diversidade Funcional e Filogenética*

A árvore filogenética deste trabalho foi montada a partir do recorte de uma já construída com inferência bayesiana, considerando o comprimento dos ramos (Wahlberg et al. 2009). Através dessa árvore já construída, conseguimos obter uma matriz filogenética de distância patristica, que contém as distâncias dos comprimentos de ramos entre as espécies da comunidade. As espécies amostradas que não constavam na árvore original, foram incluídas manualmente na árvore filogenética construída através do software Mesquite 2.73 (Maddison & Maddison 2010), com base em consultas às filogenias separadas de cada uma destas espécies a serem incluídas no cladograma, gerando a matriz de distância filogenética. Posteriormente, com o software Phylocom 4.2 (Webb et al. 2008), adquirimos as distâncias dos comprimentos dos ramos para o total das espécies da assembleia e recortamos a árvore original com as espécies deste estudo incluídas com suas devidas distâncias filogenéticas.

Apenas 54 espécies de borboletas frugívoras das 63 registradas foram incluídas na construção da árvore filogenética, pois esta foi construída no mês anterior ao término das coletas com o auxílio do co-orientador do presente trabalho (André V. L. Freitas, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP), que conhece a filogenia do grupo. Através dessa árvore com as relações filogenéticas, foi obtido o cladograma utilizado em todas as análises.

Para as análises de diversidade funcional e sinal filogenético, foram instituídos 11 atributos para serem medidos, com base no conhecimento prévio sobre a morfologia e fisiologia do grupo, a saber: “caa” comprimento da asa anterior, “cap” comprimento da asa posterior, “laa” largura da asa anterior, “lap” largura da asa posterior, “lt” largura do tórax, “prob” comprimento da probóscide, “ca” comprimento do abdômen, “cc” comprimento do corpo (medida que vai do início do tórax ao final do abdômen), “ct” comprimento do tórax, “fc” forma do corpo (comprimento do corpo dividido pela largura do tórax) e “ccp” razão comprimento do corpo/probóscide (comprimento do corpo dividido pelo comprimento da probóscide) (Figura 4). Os atributos foram medidos em três indivíduos de cada espécie, através do uso de um paquímetro digital com resolução de 0,01 mm.

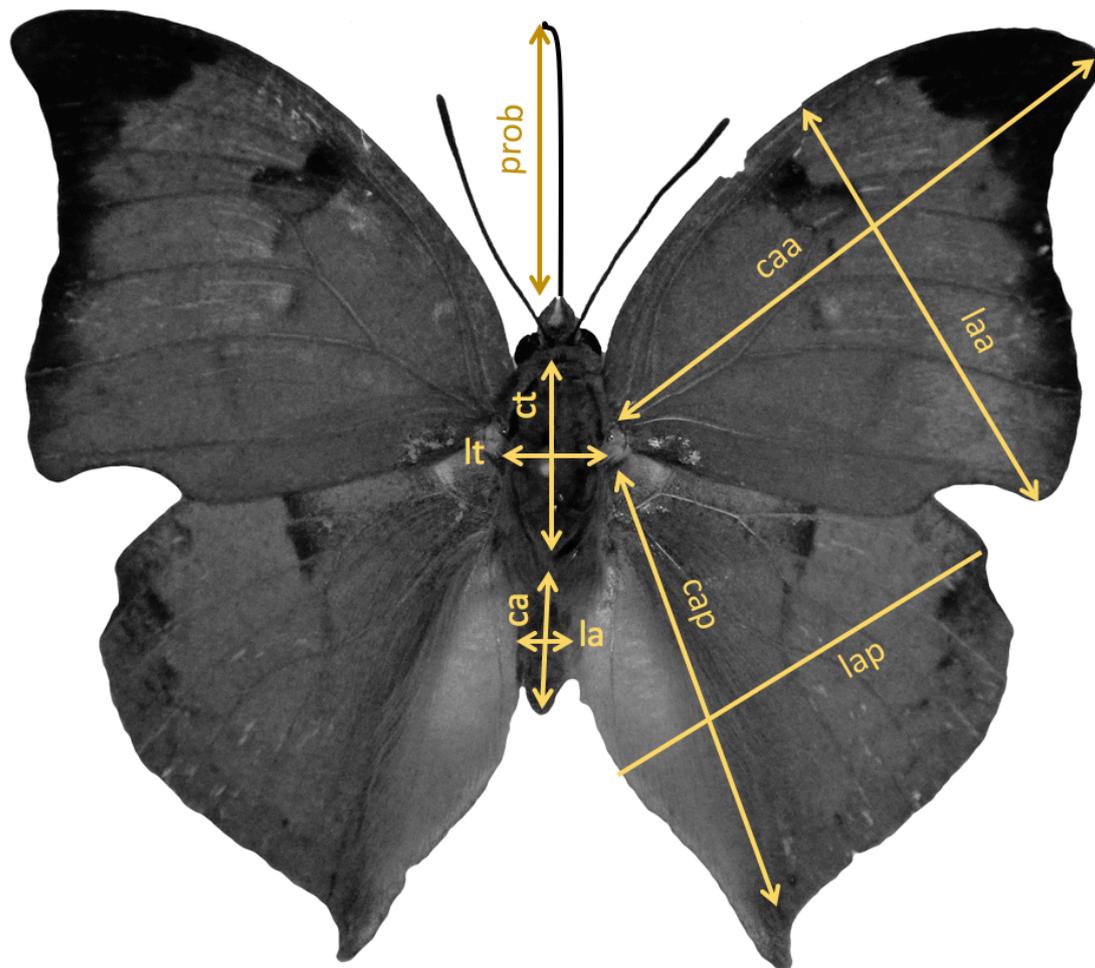


Figura 4. Imagem ilustrando as medidas usadas para estimar os atributos funcionais das espécies de borboletas frugívoras estudadas no Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Bonito, MS, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015. laa = largura da asa anterior, lap = largura da asa posterior, caa = comprimento da asa anterior, cap = comprimento da asa posterior, ca = comprimento do abdômen, la = largura do abdômen, ct = comprimento do tórax, lt = largura do tórax, prob = comprimento da probóscide.

Foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), ordenando os atributos funcionais por transecção, para visualizar como os atributos se distribuem entre os estratos verticais, com a função `princomp` dentro do pacote `stats` (R Core Team 2016). Para verificar se os atributos funcionais diferiam entre os estratos, utilizamos um modelo linear misto (`lmer`), dentro do pacote `lme4` (Bates et al. 2015), onde cada atributo (variável resposta) foi analisado independentemente, o estrato vertical foi utilizado como variável preditora fixa e a trilha como variável aleatória. Para o teste de inferência estatística utilizamos um teste de verossimilhança (utilizando a função `anova`) entre um modelo com a variável preditora “estrato vertical” + intercepto e um outro modelo apenas com intercepto e uma preditora constante.

O sinal filogenético para os 11 atributos medidos foi obtido por meio da estatística *K*, utilizando a função `kcalc`, dentro do pacote `picante` (Kembel et al. 2010). A estatística *K* é uma medida do sinal filogenético que compara o sinal observado de uma característica com o sinal esperado pelo modelo de movimento Browniano de evolução de características em uma filogenia, que é equivalente a um modelo de evolução por um processo aleatório de deriva genética (Diniz-Filho & Vieira 1998, Blomberg et al. 2003). A inferência estatística do sinal filogenético foi utilizada através da função `phylosignal` dentro do pacote `picante`.

Para avaliar se a estratificação vertical era mediada pela filogenia, a filogenia foi ordenada pelas transecções, usando a análise de `pcps` dentro do pacote `PCPS` (Debastiani 2015). A inferência estatística foi estabelecida por um modelo linear geral (GLM). A partir do GLM, dois valores de probabilidade foram gerados (*Sp. Site shuffle* e *Sp. Taxa shuffle*). Estes valores de probabilidade respondem a duas hipóteses (Duarte et al. 2016):

Hipótese 1: O gradiente ambiental influencia a distribuição das espécies através de um conjunto de comunidades locais. Se, e somente se, esta primeira hipótese é válida, essa influência é ou não é dependente da proximidade filogenética entre as espécies, o que nos leva a uma segunda hipótese, condicionando a validade da primeira.

Hipótese 2: A influência do gradiente ambiental na distribuição das espécies nas comunidades locais depende da proximidade filogenética entre elas. Caso contrário, embora o gradiente ambiental influencie a distribuição de espécies entre comunidades, tal efeito não é dependente das relações filogenéticas entre espécies, mas no pressuposto de que as espécies são completamente diferentes umas das outras na sua filogenia.

Usando *Sp. Site shuffle*, sempre que a hipótese nula é rejeitada, podemos concluir que o gradiente ambiental influencia a distribuição das espécies através de um conjunto de comunidades locais (Hipótese 1). Em seguida, passamos a testar a hipótese 2 (via *Sp. taxa Shuffle*). Se a hipótese nula é for rejeitada, conclui-se que a influência do gradiente ambiental sobre a distribuição das espécies nas comunidades locais depende da proximidade filogenética entre eles.

Todas as análises funcional e filogenética foram feitas no Programa R (R Core Team 2016).

## Resultados

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

No total, foram registrados 4230 indivíduos, distribuídos em 63 espécies (Tabela 1). Destas, 17 espécies ocorreram exclusivamente no estrato de sub-bosque, seis foram exclusivas de dossel e 40 espécies foram registradas em ambos os estratos.

Tabela 1: Espécies de borboletas frugívoras registradas no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015. \* = espécies não incluídas nas análises funcional e filogenética. “s” = espécies que ocorreram exclusivamente no sub-bosque, “d” espécies que ocorreram exclusivamente no dossel. “S”= riqueza. O número de indivíduos registrados situa-se à frente de cada um dos táxons.

	Sub-bosque	Dossel	Total
<b>Biblidinae (S=16)</b>	<b>2023</b>	<b>932</b>	<b>2955</b>
<b>Ageroniini (S=4)</b>	<b>168</b>	<b>49</b>	<b>217</b>
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	2	10	12
<i>Hamadryas epinome</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	74	3	77
<i>Hamadryas februa</i> (Hubner, [1819])	65	1	66
<i>Hamadryas laodamia</i> (Cramer, 1777)	27	35	62
<b>Biblidini (S=1)</b>	<b>152</b>	<b>83</b>	<b>235</b>
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)	152	83	235
<b>Callicorini (S=4)</b>	<b>71</b>	<b>160</b>	<b>231</b>
<i>Callicore pygas</i> (Godart, [1824])	42	115	157
<i>Callicore sorana</i> (Godart, [1824])	1	12	13
<i>Diaethria clymena</i> (Cramer, 1775)	28	30	58
<i>Haematera pyrame</i> (Hubner [1819]) d	0	3	3
<b>Catonephelini (S=4)</b>	<b>1366</b>	<b>455</b>	<b>1821</b>
<i>Catonephele numilia</i> (Cramer, 1775)	10	3	13
<i>Eunica macris</i> (Godart, [1824])	819	146	965
<i>Eunica maja</i> (Fabricius, 1775)	41	6	47
<i>Eunica tatila</i> (Herrich-Schaffer, [1855])	496	300	796
<b>Epiphilini (S=3)</b>	<b>266</b>	<b>185</b>	<b>451</b>
<i>Nica flavilla</i> (Godart, [1824])	202	14	216
<i>Pyrrhogyra neaerea</i> (Linnaeus, 1758) s	5	0	5
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	59	171	230
<b>Charaxinae (S=9)</b>	<b>200</b>	<b>169</b>	<b>369</b>
<b>Anaeini (S=6)</b>	<b>138</b>	<b>118</b>	<b>256</b>
<i>Fountainea glycerium cratais</i> Hewitson, 1874	4	4	8
<i>Fountainea ryphea</i> (Cramer, 1775)	9	3	12
<i>Hypna clytemnestra</i> (Cramer, 1777)	2	1	3
<i>Memphis acidalia</i> (Hubner, [1819])	48	36	84

<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	32	46	78
<i>Zaretis strigosus</i> (Gmelin, [1790])	39	28	67
<b>Preponini (S=3)</b>	<b>62</b>	<b>51</b>	<b>113</b>
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	59	35	94
<i>Prepona laertes</i> (Hubner, [1811])	1	5	6
<i>Prepona pseudomphale</i> Le Moulton, 1932	1	10	11
<b>Nymphalinae (S=4)</b>	<b>159</b>	<b>77</b>	<b>236</b>
<b>Coeini (S=2)</b>	<b>0</b>	<b>6</b>	<b>6</b>
<i>Historis acheronta</i> (Fabricius, 1775) d	0	4	4
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775) d	0	2	2
<b>Nymphalini (S=2)</b>	<b>159</b>	<b>71</b>	<b>230</b>
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	5	1	6
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)	154	70	224
<b>Satyrinae (S=34)</b>	<b>595</b>	<b>75</b>	<b>670</b>
<b>Brassolini (S=7)</b>	<b>59</b>	<b>16</b>	<b>75</b>
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775) s	7	0	7
<i>Caligo teucer</i> (Linnaeus, 1758) s	10	0	10
<i>Catoblepia berecynthia</i> (Cramer, 1777) s	3	0	3
<i>Eryphanis automedon</i> (Cramer, 1775) s	21	0	21
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hubner, [1808])	11	16	27
<i>Opsiphanes quiteria</i> (Stoll, 1780) s	3	0	3
<i>Selenophanes cassiope</i> (Cramer, 1775) s	2	0	2
<b>Morphini (S=1)</b>	<b>53</b>	<b>0</b>	<b>53</b>
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776) s	53	0	53
<b>Satyrini (S=26)</b>	<b>483</b>	<b>59</b>	<b>542</b>
<i>Cissia terrestris</i> (A. Butler, 1867)	60	5	65
<i>Hermeuptychia</i> sp Forster, 1964 *	13	8	21
<i>Magneuptychia pallema</i> (Schaus, 1902)	6	3	9
<i>Magneuptychia</i> sp. * d	0	1	1
<i>Moneuptychia wahlbergi</i> Freitas, Barbosa, Siewert & Mielke, 2014	29	2	31
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)	45	2	47
<i>Paryphthimoides eous</i> (A. Butler, 1867) s	7	0	7
<i>Paryphthimoides mimula</i> (Hayward, 1954)	34	7	41

<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, [1824]) * s	2	0	2
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	94	16	110
<i>Paryphthimoides</i> sp 1 *	9	1	10
<i>Paryphthimoides</i> sp 2 *	2	1	3
<i>Postaygettis penelea</i> (Cramer, 1777) s	58	0	58
<i>Pseudodebis euptychidia</i> (A. Butler, 1868) s	3	0	3
<i>Pseudodebis ypthima</i> (Hübner, [1821]) * s	1	0	1
<i>Splendeuptychia libitina</i> (A. Butler, 1870) d	0	1	1
<i>Taygetis laches</i> Fabricius, 1793	33	2	35
<i>Taygetis larua</i> C. Felder & R. Felder, 1867 s	2	0	2
<i>Taygetis rufomarginata</i> Staudinger, 1888	22	2	24
<i>Taygetis tripunctata</i> Weymer, 1907 * d	0	1	1
<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer, 1776)	27	1	28
<i>Taygetomorpha celia</i> (Cramer, 1779)	7	2	9
<i>Yphthimoides affinis</i> (A. Butler, 1867) * s	1	0	1
<i>Yphthimoides ordinaria</i> Freitas, Kaminski & Mielke, 2012	6	1	7
<i>Yphthimoides punctata</i> (Weymer, 1911) s	7	0	7
<i>Yphthimoides saltuensis</i> (Hayward, 1962) * s	1	0	1
<b>Riqueza</b>	<b>57</b>	<b>46</b>	<b>63</b>
<b>Total Geral</b>	<b>2977</b>	<b>1253</b>	<b>4230</b>

A subfamília mais rica em espécies foi Satyrinae com 34 espécies (54%), seguida de Biblidinae com 16 espécies (26%), Charaxinae, 9 espécies (14%) e por último Nymphalinae, com 4 espécies (6%). Apesar de Satyrinae ter sido a subfamília mais rica, Biblidinae foi a mais abundante, com 2955 indivíduos, mais da metade do total de todos os indivíduos registrados, seguida de Satyrinae, com 670, Charaxinae, com 369 e Nymphalinae, com 236 indivíduos. Todas as subfamílias ocorreram em ambos os estratos, mas com maior abundância no sub-bosque. As espécies mais abundantes foram *Eunica macris* (Godart, [1824]), com 965 indivíduos, e *Eunica tatila* (Herrich-Schäffer, [1855]), com 796. *Eunica macris* foi a espécie mais abundante do sub-bosque (819) e *E. tatila* a mais abundante do dossel (300). Ambas as espécies pertencem à subfamília Biblidinae.

A riqueza total observada no trabalho, 63 espécies, foi próxima dos valores estimados por Chao 2 (69 espécies  $\pm$  7,374) e pelo Jackknife 1 (70 espécies  $\pm$  2,784), representando, portanto, entre 74% e 100% da riqueza máxima esperada (Figura 5).

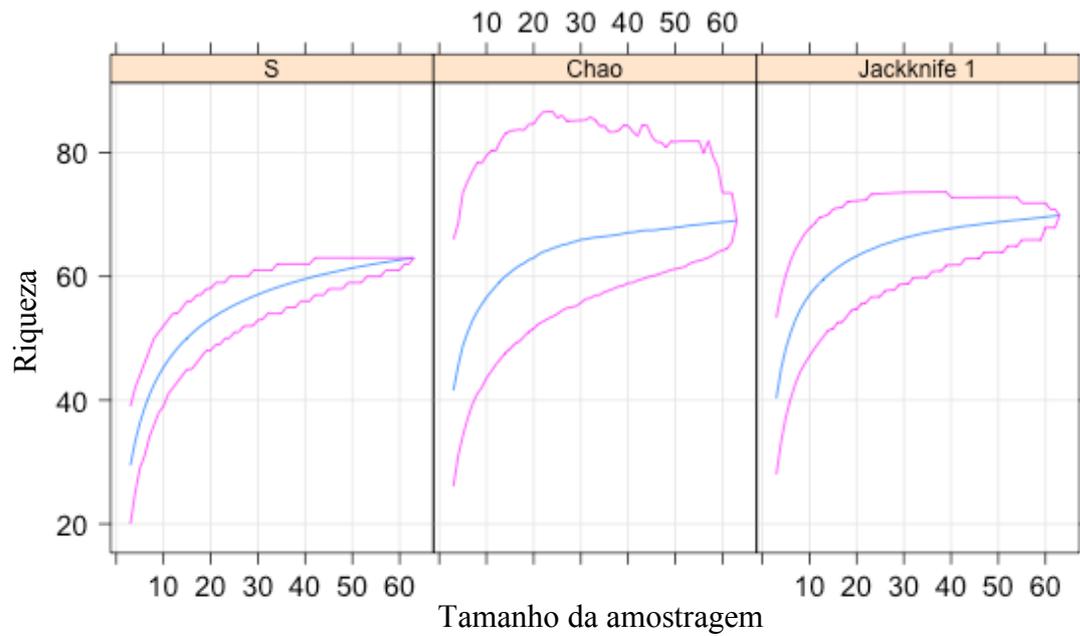


Figura 5. Número de espécies observadas (S), e estimadores de riqueza Chao 2 e Jackknife 1 (linha azul) com seus respectivos intervalos de confiança de 95% (linha rosa) para o total da assembleia de borboletas frugívoras amostradas no Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Bonito, MS, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015.

Os estratos verticais diferiram significativamente nos parâmetros medidos de riqueza, abundância e composição, apresentando estruturação espaço-temporal. O maior número de espécies foi registrado no sub-bosque ( $S = 57$ ); no dossel foi registrado  $S = 46$ . As curvas de rarefação mostraram que há diferenças significativas na riqueza de espécies entre os dois estratos, apontando o sub-bosque como mais rico que o dossel (Figura 6). O sub-bosque também teve maior abundância ( $N = 2977$ ), mais que o dobro do total de indivíduos registrados no dossel ( $N=1253$ ). O valor médio de indivíduos por trilha obtido foi de 492 (desvio padrão = 136,19) para o sub-bosque, e 208 (desvio padrão = 65,38) para o dossel; estas diferenças foram significativamente diferentes entre os estratos ( $t = - 4.61$ ,  $gl = 7.1886$ ,  $p = 0.002$ ;  $N = 6$  - número de trilhas). Durante o ano amostrado, o sub-bosque apresentou maior abundância e riqueza se comparado ao dossel durante os meses quentes (setembro - março). Nos meses mais frios (maio-julho) (Figura 7) este padrão foi invertido, com o dossel apresentando maior abundância (Figura 8a) e riqueza (Figura 8b) quando comparado ao sub-bosque; este padrão também foi encontrado em nível de subfamílias (Figura 9) e entre as espécies mais abundantes (Figura 10).

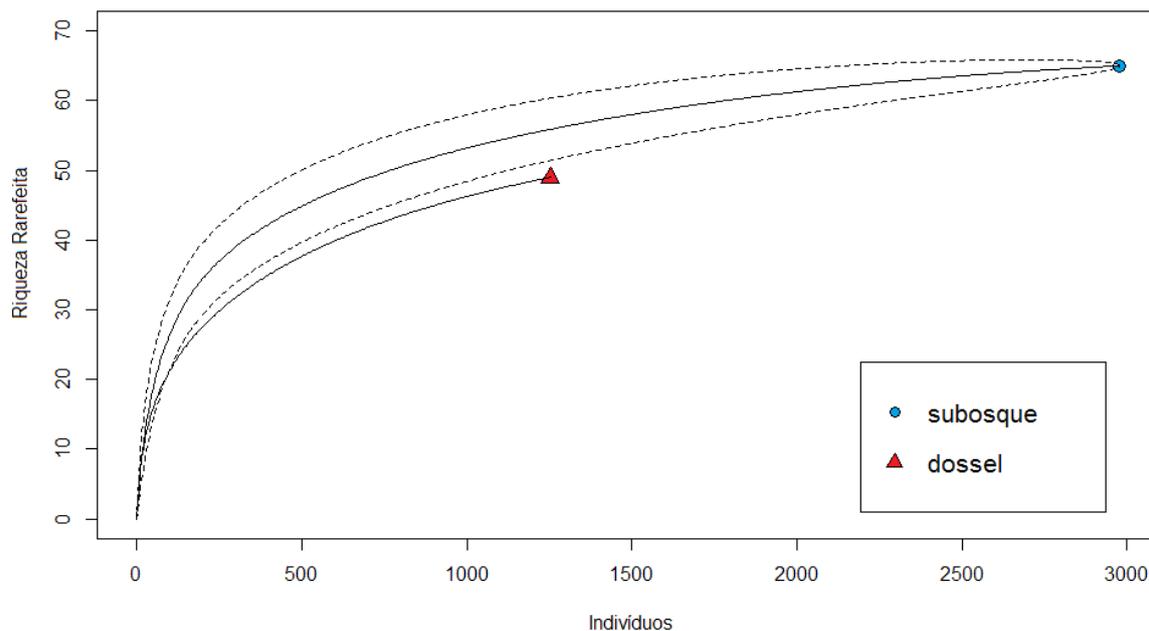


Figura 6. Curvas de rarefação com os seus respectivos intervalos de confiança ( $\pm 95\%$ ), comparando a riqueza de borboletas frugívoras entre os estratos de sub-bosque e dossel do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil.

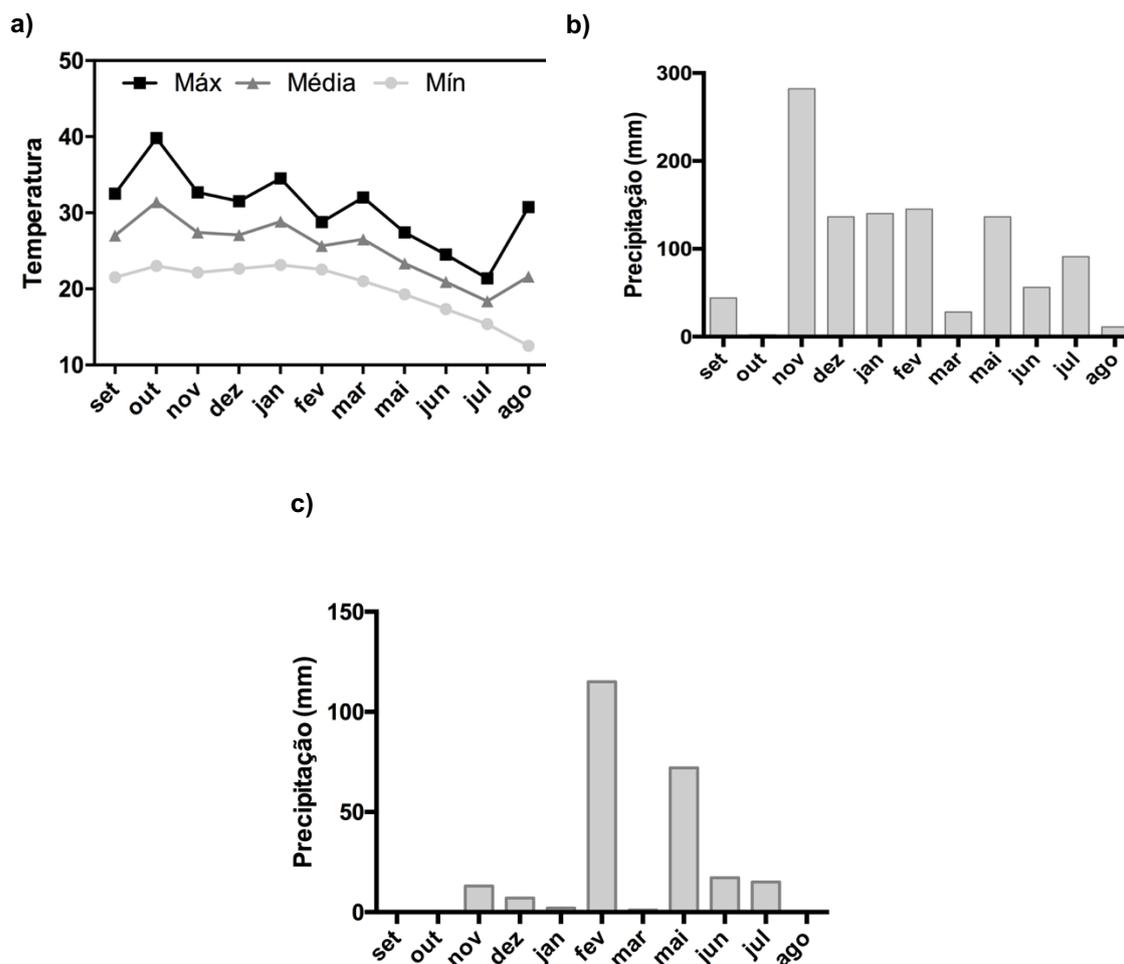


Figura 7. Dados de temperatura e precipitação extraídos da Estação Automática de Dados do município de Jardim, Mato Grosso do Sul, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015, com exceção do mês de abril, onde não houve coleta. a) Variação da temperatura ao longo dos meses de amostragem. Os valores de temperatura referem-se à semana de coleta em cada mês de amostragem. b) Variação da precipitação mensal (mm) ao longo dos meses de amostragem c) Valores de precipitação (mm) durante a semana de coleta em cada mês de amostragem.

Fonte: Dados extraídos do INMET – Instituto Nacional de Meteorologia.

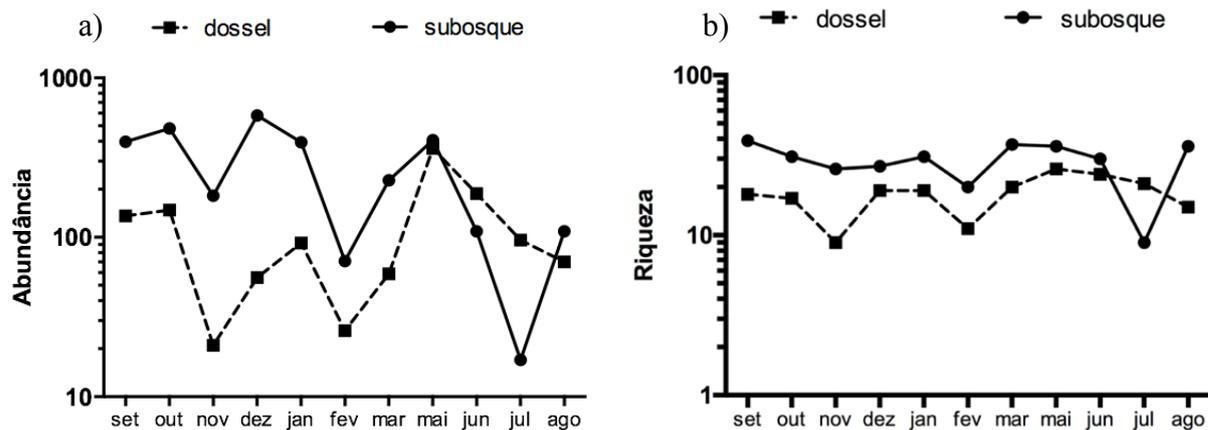


Figura 8. Variação temporal da riqueza e abundância de borboletas frugívoras entre setembro de 2014 e agosto de 2015 no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, com exceção do mês de abril, onde não houve coleta. a) número de indivíduos de borboletas frugívoras ao longo do ano amostrado, b) riqueza. Dados transformados utilizando a função  $\text{Log}_{10}(x + 1)$ .

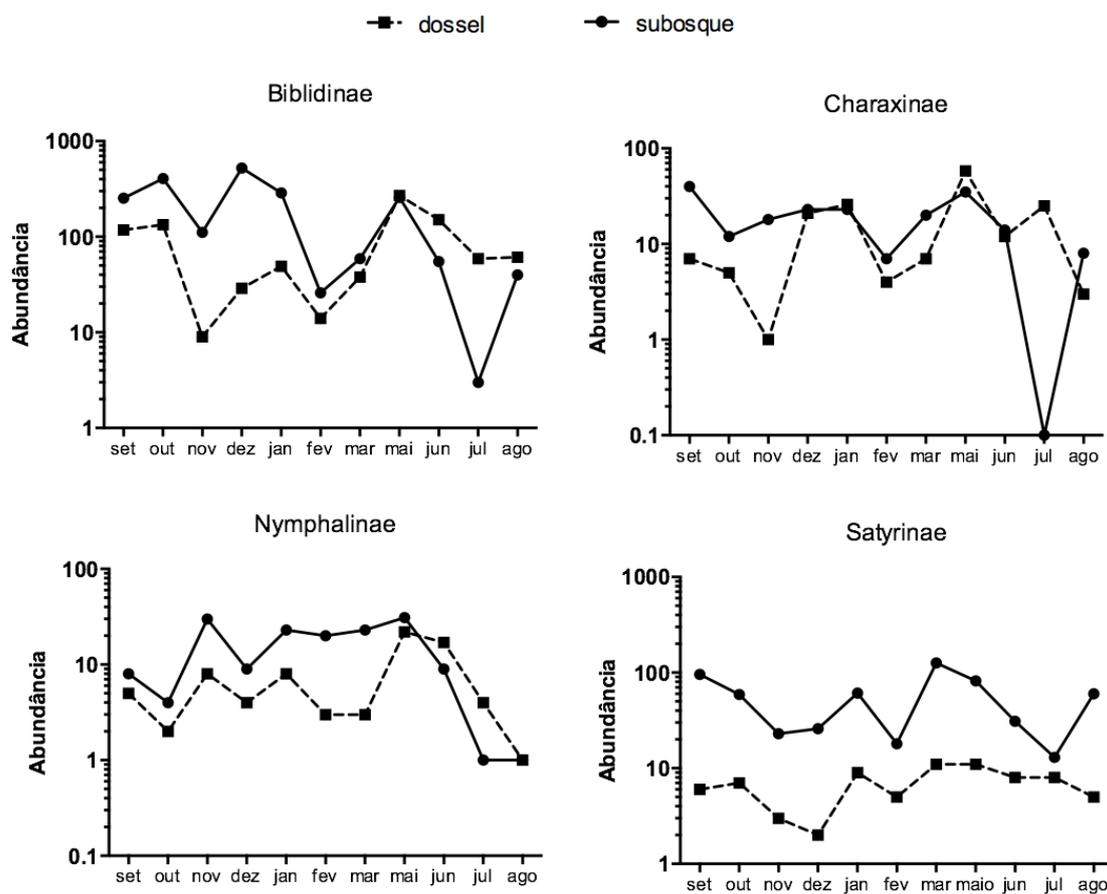


Figura 9. Variação temporal do número de indivíduos das subfamílias Biblidinae, Charaxinae, Nymphalinae e Satyrinae entre setembro de 2014 e Agosto de 2015 no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, com exceção do mês de abril, onde não houve coleta.

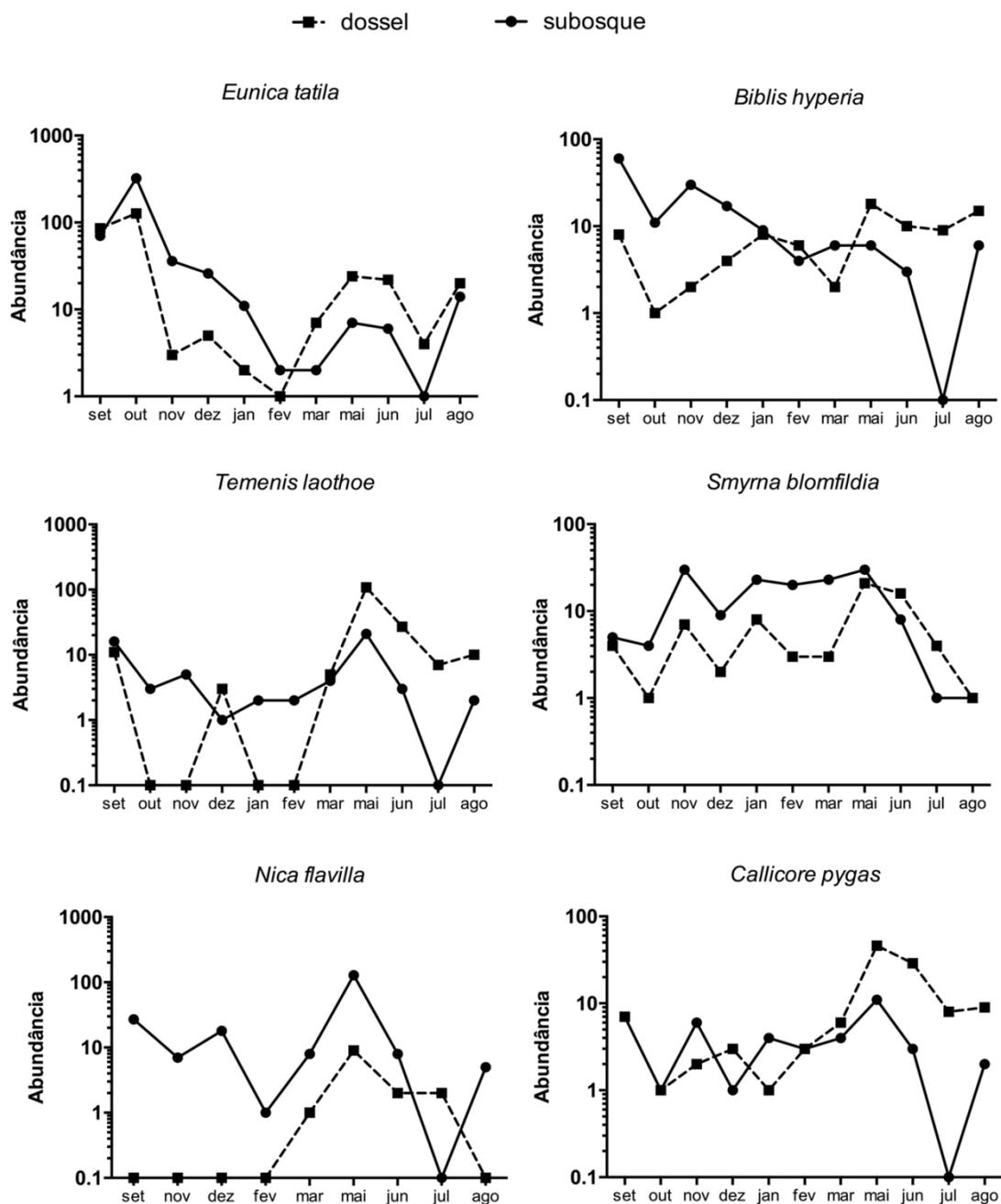


Figura 10. Variação temporal do número de indivíduos das seis espécies de borboletas frugívoras mais abundantes no presente estudo, entre setembro de 2014 e agosto de 2015, no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, com exceção do mês de abril que não houve coleta.

A taxa média de substituição temporal de espécies (species turnover) no sub-bosque variou de 40% a 61% e no dossel de 44% a 59% (total da assembleia 44% a 57%) (Figura 11). Nos meses mais frios (maio – agosto) observamos que algumas espécies antes presentes no sub-bosque passaram a ser encontradas apenas no dossel (Figura 12).

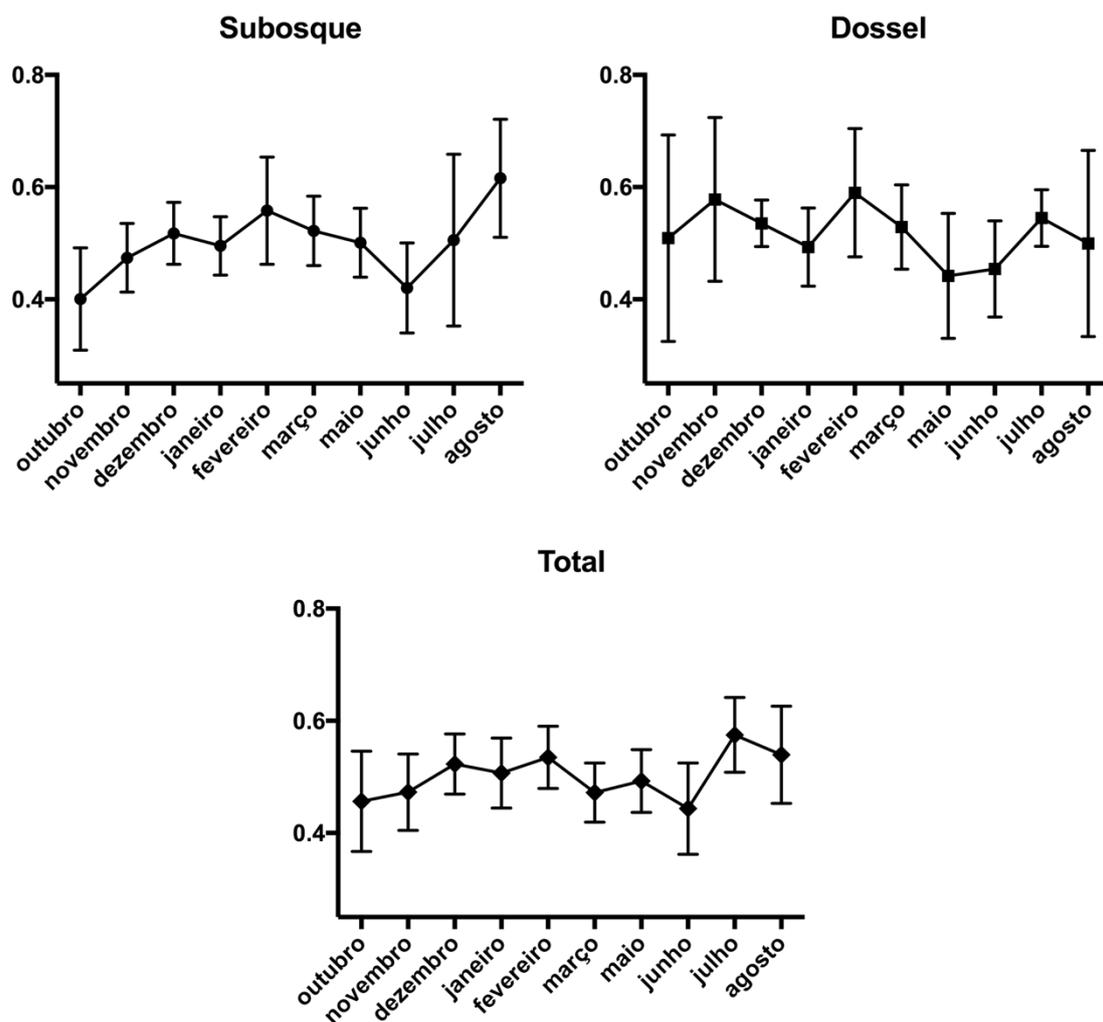


Figura 11. Taxa média de substituição de espécies de borboletas frugívoras em cada estrato amostrado: sub-bosque e dossel, e na assembleia total entre outubro de 2014 e agosto de 2015 no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, com exceção ao mês de abril, onde não houve coleta. Os pontos e suas respectivas barras de erros representam a média + desvio padrão.

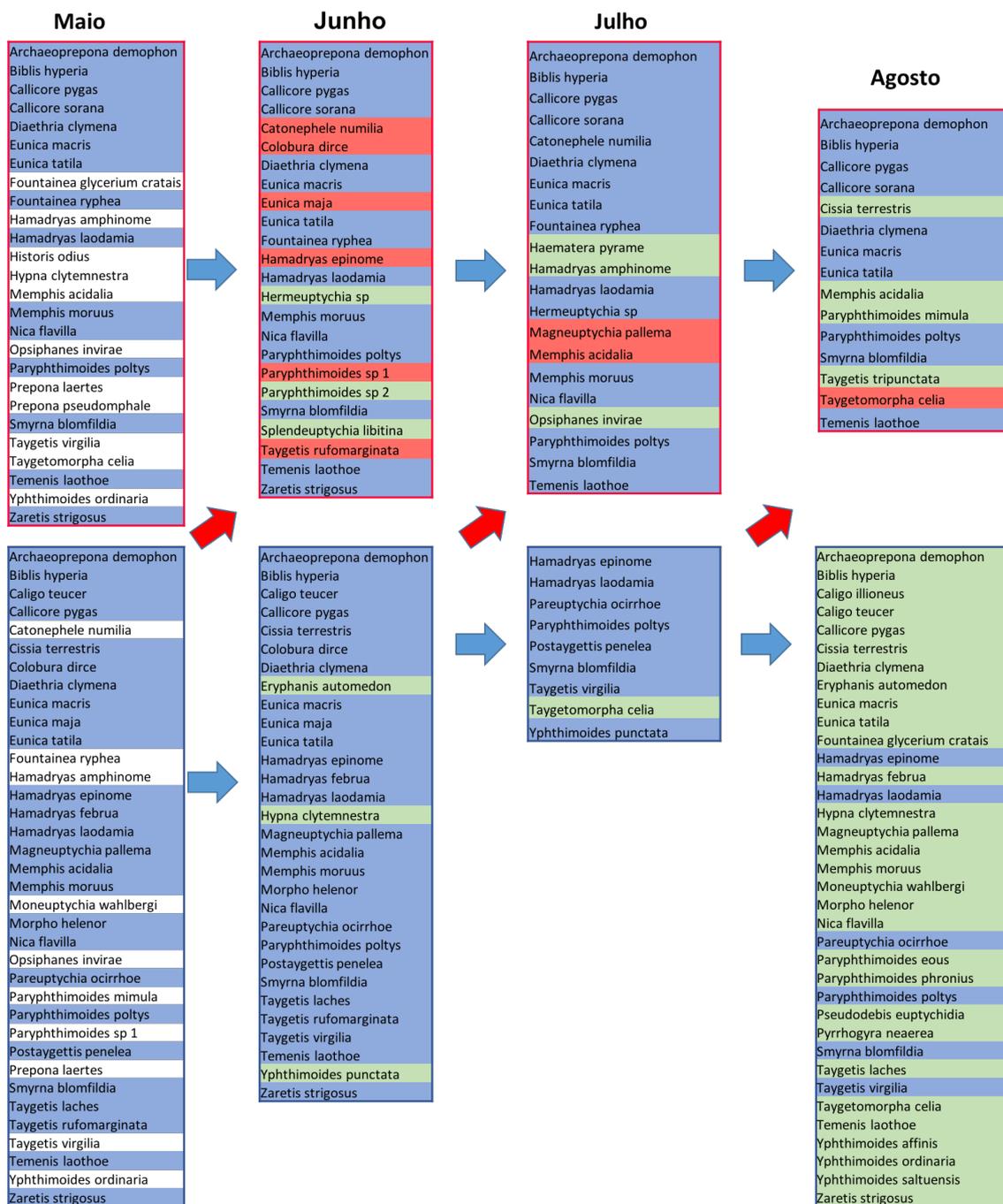


Figura 12. Representação esquemática da substituição de espécies de borboletas frugívoras nos meses mais frios entre maio a agosto de 2015, no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil. As tabelas na parte superior representam o estrato de dossel e as tabelas na parte inferior representam o sub-bosque. Seta e células preenchidas de vermelho correspondem a espécies que estavam presentes no sub-bosque e no mês seguinte passaram a ser registradas apenas no dossel; seta azul e células preenchidas de azul correspondem a espécies que estavam presentes no mês anterior e permanecem no mês seguinte no mesmo estrato; células preenchidas de verde representam novos registros de espécies em relação ao mês anterior no mesmo estrato; células preenchidas de branco correspondem a espécies que não foram registradas no mês seguinte.

Pelos perfis de diversidade obtidos na Entropia de Renyi, observamos que o sub-bosque foi mais rico do que o dossel ( $\alpha = 0$ ), mas à medida que a escala  $\alpha$  aumenta, diminuindo a relevância das espécies raras e atribuindo um peso maior à dominância, as curvas se cruzam e a diversidade é maior no dossel. Em outras palavras, o sub-bosque apresenta uma maior dominância das espécies, enquanto no dossel elas se distribuem de forma mais equitativa (Figura 13).

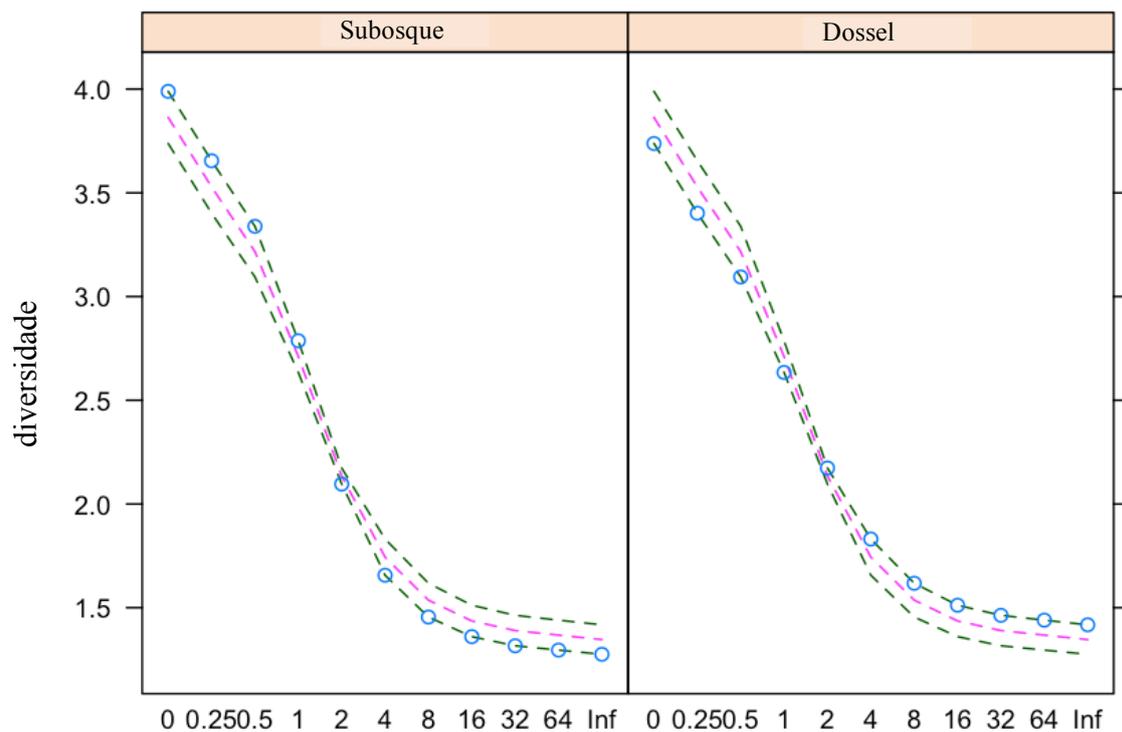


Figura 13. Entropia de Renyi calculado para borboletas frugívoras nos diferentes estratos verticais: sub-bosque e dossel, do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015. “0” = sub-bosque, “1” = dossel. O eixo x representa o parâmetro de escala  $\alpha$ . Linhas representam a máxima, média e mínima; círculo azul representa o estrato em observação.

A composição de espécies da assembleia de borboletas frugívoras diferiu significativamente entre os estratos ( $p < 0,001$ ,  $df = 1$ ,  $F = 8.2131$ ; adonis), formando dois agrupamentos distintos entre sub-bosque e dossel (Figura 14). A análise NMDS mostrou um bom nível de ajuste a matriz de distância original em duas dimensões ( $r^2 = 0,993$ ) e com níveis satisfatórios de stress (0,084).

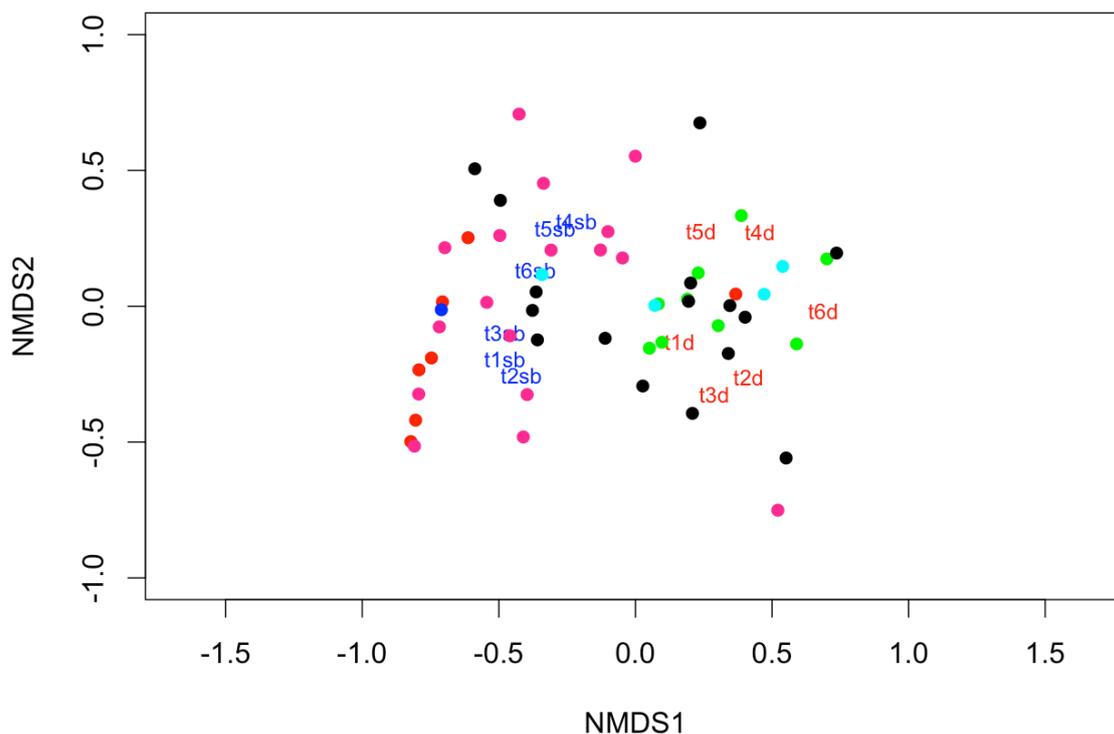


Figura 14. Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) da assembleia de borboletas frugívoras do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, registrados entre setembro de 2014 e agosto de 2015. Cada ponto no gráfico representa uma espécie, e as cores dos pontos representam as subfamílias e tribos: rosa = Satyrini, azul escuro = Morphini, vermelho = Brassolini, ciano = Nymphalinae, verde = Charaxinae, preto = Biblidinae. “t” seguida de um número = trilha. “sb”= sub-bosque, “d”= dossel.

*Medidas de diversidade funcional e filogenética*

Das espécies de borboletas frugívoras registradas neste trabalho, 54 foram inseridas na árvore, representadas pelas subfamílias Satyrinae (Brassolini, Morphini e Satyrini), Biblidinae, Charaxinae e alguns grupos de Nymphalinae (Coeini e Nymphalini) (Figura 15).

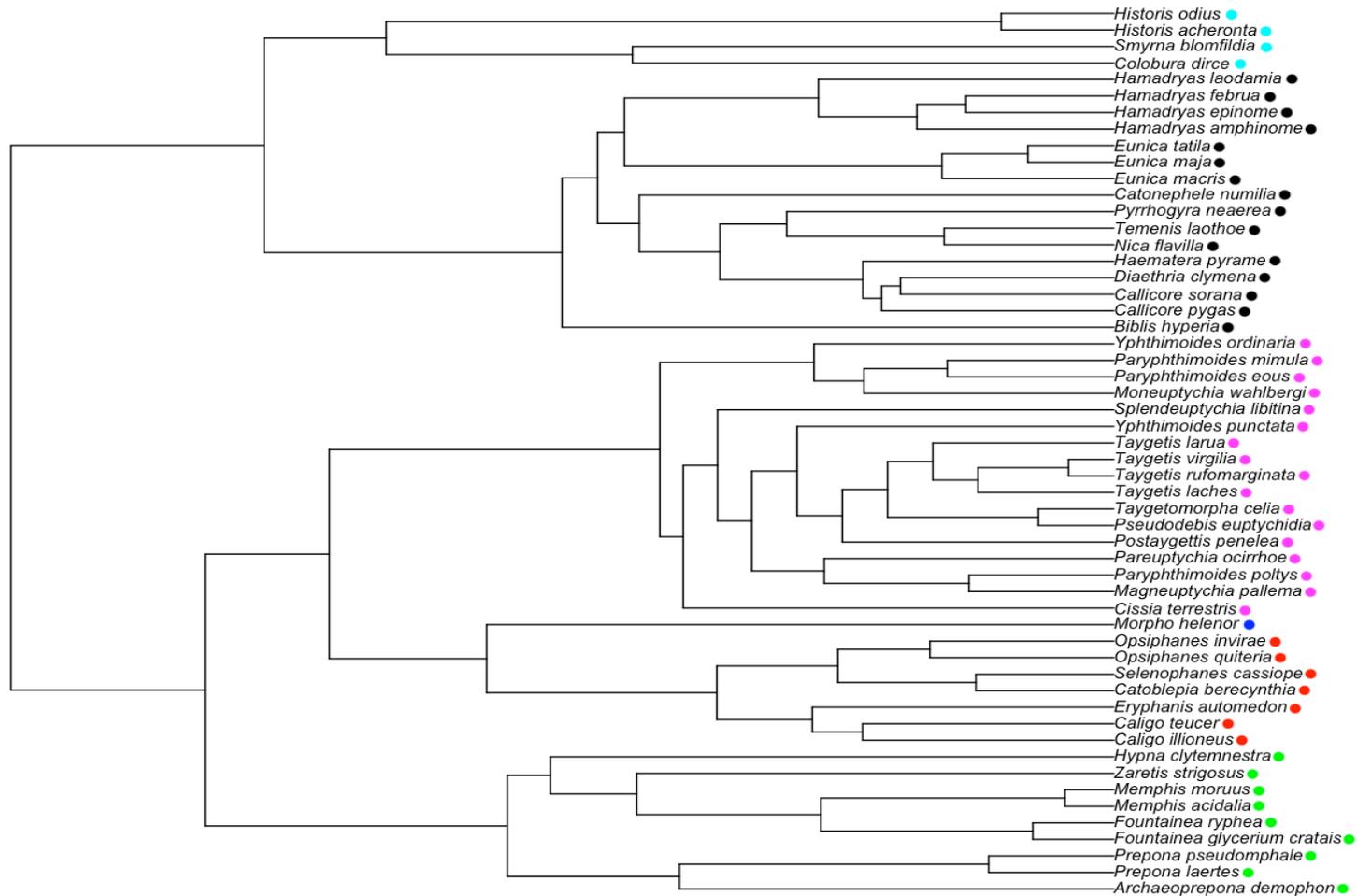


Figura 15. Árvore filogenética da assembleia de borboletas frugívoras amostradas no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015. As cores representam subfamílias e tribos: ● = Nymphalinae, ● = Biblidinae, ● = Charaxinae, Satyrinae: ● = Satyrini, ● = Morphini, ● = Brassolini.

Dos 11 atributos medidos nas 54 espécies de borboletas frugívoras presentes na árvore filogenética (Figura 15), cinco diferiram entre os estratos, sendo eles: comprimento do tórax “ct” ( $p = 0,017$ ,  $\chi^2 = 5.6247$ ; teste de razão de verossimilhança), razão comprimento do corpo-probóscide “ccp” ( $p = 0,0002$ ,  $\chi^2 = 13.452$ ; teste de razão de verossimilhança), probóscide “prob” ( $p = 0,004$ ,  $\chi^2 = 7.8941$ ; teste de razão de verossimilhança), comprimento do corpo “cc” ( $p = 0,031$ ,  $\chi^2 = 4.6333$ ; teste de razão de verossimilhança) e largura do tórax “lt” ( $p = 0,018$ ,  $\chi^2 = 5.5588$ ; teste de razão de verossimilhança). Desta forma, os estratos verticais funcionam como um filtro funcional na assembleia de borboletas frugívoras.

Na PCA ordenando atributos funcionais por transecções, o eixo 1 contém 75% de informação dos dados originais, enquanto o eixo 2 possui 15%. Podemos observar que ao longo do eixo 2 há uma clara divisão da separação dos atributos em relação as localidades, formando dois agrupamentos distintos entre o sub-bosque e dossel (Figura 16). De acordo com os “loadings” da PCA, as borboletas de sub-bosque apresentaram maior razão comprimento do corpo-probóscide “ccp”, e as borboletas presentes no dossel obtiveram maior comprimento do tórax “ct”, probóscide “prob”, comprimento do corpo “cc” e largura do tórax “lt” (Tabela 2).

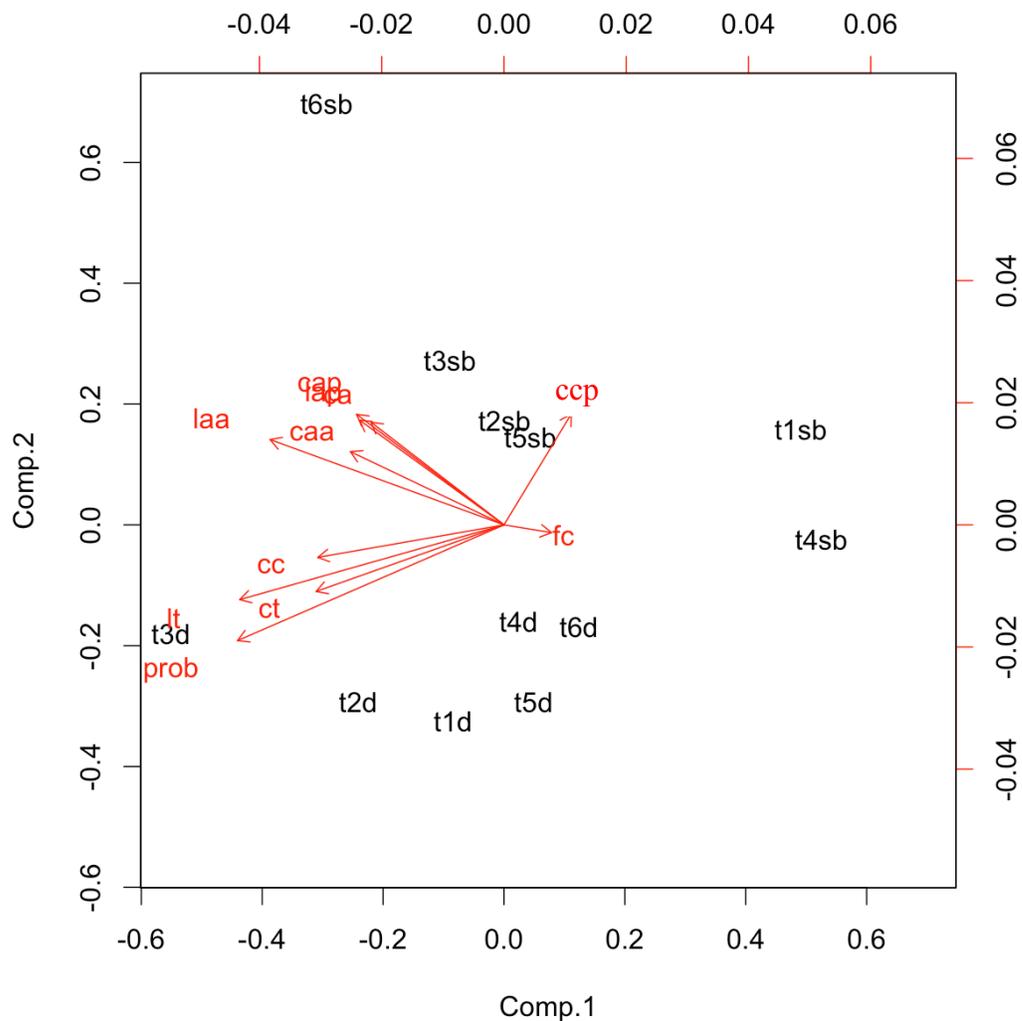


Figura 16. Análise dos Componentes Principais (PCA) ordenando atributos funcionais por transecção da assembleia de borboletas frugívoras amostradas no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil. “t” seguido de um número = transecção, “sb”= sub-bosque, “d”= dossel. Atributos medidos: caa = comprimento da asa anterior, cap = comprimento da asa posterior, ca = comprimento do abdômen, laa = largura da asa anterior, lap = largura da asa posterior, lt = largura do tórax, prob = comprimento da probóscide, ct = comprimento do tórax, cc = comprimento do corpo, ccp = razão comprimento do corpo – probóscide, fc = forma do corpo.

Tabela 2. “Loadings” da Análise dos Componentes Principais (PCA) para os atributos medidos das borboletas frugívoras do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, entre setembro de 2014 e agosto de 2015. Atributos: caa = comprimento da asa anterior, cap = comprimento da asa posterior, ca = comprimento do abdômen, laa = largura da asa anterior, lap = largura da asa posterior, lt = largura do tórax, prob = comprimento da probóscide, ct = comprimento do tórax, cc = comprimento do corpo, ccp = razão comprimento do corpo – probóscide, fc = forma do corpo.

Atributos	Comp.1	Comp.2
caa	-0.257	0.254
cap	-0.247	0.383
cc	-0.312	-0.113
ca	-0.223	0.356
ct	-0.315	-0.231
lt	-0.443	-0.259
laa	-0.392	0.296
lap	-0.242	0.363
prob	-0.447	-0.401
fc	0.080	-0.027
ccp	0.113	0.384

Todos os atributos medidos, exceto o atributo forma do corpo (fc), foram conservados filogeneticamente; comprimento do abdômen “ca” (K = 0.9189337,  $p < 0,001$ ; estatística K), comprimento da asa anterior “caa” (K = 1.280613,  $p < 0,001$ ; estatística K), comprimento do corpo “cc” (K = 1.216673,  $p < 0,001$ ; estatística K), comprimento da asa posterior “cap” (K = 1.081201,  $p < 0,001$ ; estatística K), comprimento do tórax “ct” (K = 1.194687,  $p < 0,001$ ; estatística K), largura da asa anterior “laa” (K = 1.50123,  $p < 0,001$ ; estatística K), largura da asa posterior “lap” (K = 1.19165,  $p < 0,001$ ; estatística K), razão comprimento do corpo-probóscide “ccp” (K = 1.387646,  $p < 0,001$ ; estatística K), forma do corpo “fc” (K = 0.3379178,  $p = 0.137$ ; estatística K), comprimento da probóscide “prob” (K = 1.568606,  $p < 0,001$ ; estatística K), largura do tórax “lt” (K = 0.9320095,  $p < 0,001$ ; estatística K); ou seja, a variação do tamanho destes atributos entre os estratos verticais se manifesta tanto através da filogenia quanto de forma funcional.

Todas as subfamílias foram registradas nos dois estratos, e embora algumas subfamílias tenham sido mais associadas (maior ocorrência) a determinado estrato, como a subfamília Satyrinae (Brassolini, Morphini e Satyrini) mais associada ao sub-bosque, e as subfamílias Biblidinae e Nymphalinae mais associadas ao dossel. De modo geral, a estratificação vertical não representou um filtro filogenético conforme sugerida pela PCPS (Figura 17). Esta análise confirmou a hipótese 1, que propõe que o gradiente ambiental afetou a distribuição das espécies através de um conjunto de fatores locais (Sp. Site shuffle 0,012; glm). Apesar disso, a estratificação vertical não foi verificada através da filogenia, sendo a hipótese 2 rejeitada. Em outras palavras, a influência do gradiente ambiental sobre a distribuição das espécies não depende da proximidade filogenética entre elas (Sp. Taxa shuffle 0,345; glm). A análise também foi realizada para os demais eixos da PCPS (Eixos 2, 3 e 4), porém não houve associação entre espécies e locais para eles.

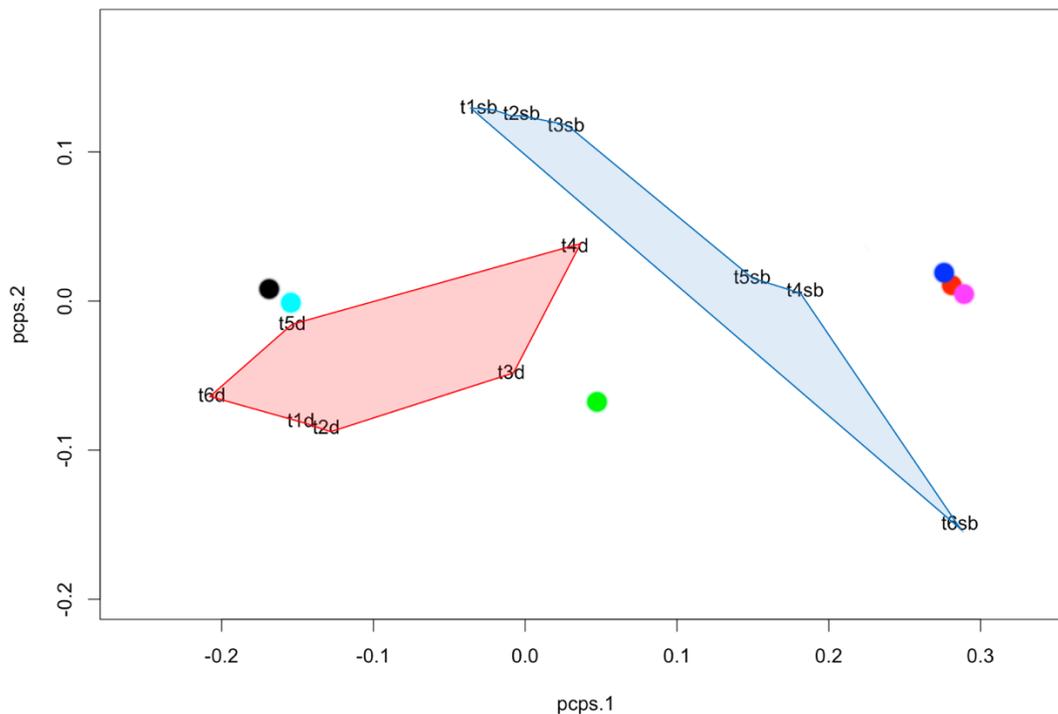


Figura 17. Análise de Coordenadas Principais da Estrutura Filogenética (PCPS) da assembleia de borboletas frugívoras do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Bonito, MS, Brasil, amostradas entre setembro de 2014 e agosto de 2015. “t” seguido de um número = trilha. “sb”= sub-bosque, “d”= dossel. Os pontos no gráfico representam subfamílias e tribos: rosa = Satyrini, azul escuro = Morphini, vermelho = Brassolini, ciano = Nymphalinae, verde = Charaxinae, preto = Biblidinae. “t” seguida de um número = trilha. “sb”= sub-bosque, “d”= dossel. A marcação em vermelho ligando os pontos do dossel e a marcação em azul ligando os pontos do subosque são apenas para visualização da separação destes dois estratos.

## Discussão

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

A assembleia de borboletas frugívoras do Parque Nacional da Serra da Bodoquena apresentou uma clara estratificação vertical. A ocorrência exclusiva de algumas espécies de borboletas frugívoras em um único estrato vertical, como relatado neste trabalho, tem sido observada na maioria dos estudos de estratificação vertical (e.g. Tangah et al. 2004, Fermon et al. 2005, Ribeiro & Freitas 2012), enfatizando a importância de se amostrar em diferentes estratos verticais, pois amostragens realizadas apenas no sub-bosque podem subestimar a real diversidade que o ambiente abriga.

A sequência das subfamílias com maior abundância de espécies neste estudo é a mesma encontrada por Santos (2013) na Floresta Atlântica, com a subfamília Satyrinae apresentando o maior número de espécies, seguida de Biblidinae, Charaxinae, e por último Nymphalinae. No entanto, a abundância de indivíduos por subfamílias diferiu entre estes dois trabalhos, sendo que no presente estudo a subfamília Biblidinae foi a que obteve o maior número de indivíduos enquanto que na Floresta Atlântica a subfamília Charaxinae foi a mais abundante.

Apesar deste estudo ter sido realizado durante um período relativamente curto, compreendendo somente um ano de coletas, a eficiência da amostragem de assembleia de borboletas frugívoras apresentou elevada eficiência. Quando analisados em conjunto, os estimadores de riqueza Chao 1 e Jackknife 1 sugerem que cerca de 75% da riqueza esperada para a região da Serra da Bodoquena foi registrada neste estudo. Ribeiro et al. (2016) sugerem que um esforço de amostragem mínimo para detectar 70% das espécies de borboletas frugívoras presentes em uma Floresta Atlântica é de 428 armadilhas/dia, e de 1.435 armadilhas/dia para a Floresta Amazônica. Neste trabalho, utilizamos um esforço amostral total de 3.330 armadilhas/dia, maior do que o proposto pelos autores. Portanto, espera-se que a assembleia de borboletas frugívoras tenha sido bem amostrada.

Embora a estratificação vertical já tenha sido registrada em outros trabalhos (Fermon et al. 2005, Molleman et al. 2006, DeVries et al. 2012, Ribeiro & Freitas 2012), os padrões de abundância e riqueza no sub-bosque e dossel da Serra da Bodoquena diferiram destes estudos. No geral, a assembleia de borboletas frugívoras da Serra da Bodoquena apresentou maior riqueza e abundância no sub-bosque, padrão semelhante ao encontrado em trabalhos realizados na Indonésia (Fermon et al. 2005), Borneo (Tangah et al. 2004), Gana e África Ocidental (Aduse-Poku et al. 2012), Uganda (Molleman et al. 2006), mas diferente dos trabalhos realizados em florestas tropicais no Brasil, como na Mata Atlântica que registrou o dossel mais rico e com maior abundância que o sub-bosque (Santos 2013), e na Amazônia (Ribeiro & Freitas 2012) que o dossel foi mais rico, porém com maior abundância no sub-bosque como registrado no presente trabalho.

Apesar do presente estudo ter sido realizado em um período relativamente curto para discutir inequivocamente os efeitos da sazonalidade na variação de diversidade na Serra da Bodoquena, nós registramos uma mudança nos valores de riqueza e abundância no inverno (junho e julho) entre os estratos, de forma que nos meses mais quentes o sub-bosque foi mais rico e abundante. Com a chegada dos meses mais frios houve uma inversão nestes valores, tornando o dossel mais rico e abundante que o sub-bosque. Um padrão similar foi registrado na Floresta Atlântica, onde a abundância total foi maior no dossel, mas na época

correspondente aos meses mais frios o número de indivíduos coletados no dossel se manteve constante, enquanto que no sub-bosque houve uma redução do número de borboletas capturadas (Santos 2013). Outro trabalho realizado na Floresta Atlântica, porém abordando a estratificação vertical temporal de borboletas frugívoras, verificou que meses quentes incrementaram os valores de abundância e riqueza de borboletas frugívoras em sub-bosque, mas não houve qualquer efeito de sazonalidade em relação ao dossel (Carreira 2015). Uma explicação plausível para o padrão de inversão encontrado neste trabalho, pode ser a incidência dos raios solares, provavelmente porque o estrato mais alto recebe luz ao longo do ano todo (mesmo nos meses frios), o que pode diminuir os efeitos de temperatura nesse estrato (Carreira 2015). Ribeiro et al. (2010) também encontraram uma forte relação da temperatura com a abundância e riqueza de borboletas frugívoras em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica no município de São Luiz do Paraitinga-SP. Porém, com os dados gerados neste estudo, não é possível discutir com segurança a existência de uma variação sazonal na riqueza entre o sub-bosque e dossel nas matas da Serra da Bodoquena. Amostragens ao longo de um tempo maior são necessárias para melhor assegurar a existência de sazonalidade na comunidade de borboletas frugívoras.

As borboletas alçam voo somente quando atingem elevada temperatura corporal, e para manter suas atividades dependem, principalmente, do equilíbrio entre o ganho de calor radiativo durante o contato com o sol e a perda de calor por convecção durante o voo (Heinrich 1990). Do ponto de vista da biologia termal, tanto o tipo de voo quanto a sua velocidade são fortemente dependentes da temperatura (Joos 1992). Estas variações têm importantes consequências para as histórias de vida dos indivíduos, influenciando aquisição do parceiro para acasalamento, atividades de forrageio e investimento em sobrevivência, principalmente porque envolve variação de desempenho em cada uma destas atividades (Heinrich 1993). Dessa forma, a luminosidade pode ser um dos possíveis fatores que explicam essa mudança no padrão de estratificação vertical de borboletas frugívoras sazonalmente, causando uma maior riqueza e abundância no dossel nos meses mais frios.

Como em épocas mais frias, a luz do sol se torna um fator importante para a atividade das borboletas, pois as mesmas necessitam de um tempo maior para aquecer seus músculos de vôo antes de iniciarem suas atividades de voo (Heinrich 1977). Durante os meses quentes, a absorção de raios solares não é tão importante, já que a irradiação do calor é mais intensa. Deste modo, a quantidade de luz solar pode exercer um filtro na distribuição de borboletas em épocas mais frias: indivíduos presentes no dossel estão mais ativos e indivíduos no sub-bosque encontram-se inertes por mais tempo (Santos 2013). Portanto, é esperado que em dias quentes haja um número maior de indivíduos ativos do que se comparado aos dias mais frios (Ribeiro et al. 2010). Esta poderia ser, também, uma das possíveis explicações para haver uma menor riqueza e abundância no dossel nos meses mais quentes, pois o mesmo encontra-se exposto diretamente a luz do sol, abrigando apenas as espécies que conseguem permanecer ali sob maiores condições de calor, o que gera um maior stress fisiológico (Chown & Nicolson 2004).

A taxa de substituição de espécies sugere que a assembleia de borboletas frugívoras variou consideravelmente durante o período amostrado, enfatizando a importância de amostragens ao longo de um ano como forma de envolver o máximo de representatividade da assembleia. Conforme sugerido por Ribeiro et al. (2016), que verificou que a probabilidade de detecção é altamente variável entre as espécies, subfamílias e entre estratos ao longo dos meses de um ano, é preciso considerar a variação temporal no momento de levar em conta a abundância nos estudos de diversidade de borboletas frugívoras. Os autores

sugerem que estudos de longo prazo, com amostragem estratificada, são a melhor maneira de contabilizar esta variação em comunidades tropicais com alta biodiversidade.

Embora o sub-bosque tenha apresentado menores valores de riqueza e abundância durante os meses mais frios, a composição foi mantida, com poucas espécies novas sendo acrescentadas à assembleia de borboletas frugívoras ao longo das estações do ano. Além disso, apesar das condições abióticas no sub-bosque terem se tornado relativamente desfavoráveis para estes organismos, que necessitam do calor da luz do sol para termorregular e permanecerem ativos, pouquíssimas espécies deixaram o sub-bosque e foram para o dossel. No mês de agosto, quando as temperaturas aumentaram, verificamos um acréscimo de espécies no sub-bosque devido às condições climáticas terem se tornado mais favoráveis. No dossel, não houve muitas mudanças no padrão de riqueza e composição nos meses mais frios, apresentando uma assembleia mais estável, com poucas espécies sendo acrescentadas neste período. Estes resultados mostram que a assembleia apresentou uma variação sazonal da composição de espécies estratificada, suportando a hipótese de que, além de um filtro abiótico, é possível que um filtro funcional esteja determinando a estruturação da assembleia de borboletas frugívoras no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, mesmo em uma floresta de menor porte, com os estratos de dossel e subosque mais próximos um do outro.

Apesar da riqueza e abundância de borboletas frugívoras terem sido maiores no sub-bosque, a diversidade foi maior no dossel, provavelmente devido à dominância da espécie *E. macris*, que foi altamente abundante no sub-bosque e tornou a distribuição dos indivíduos menos equitativa neste estrato. Este padrão foi encontrado por Ribeiro & Freitas (2012), que também verificaram uma maior diversidade no dossel da Floresta Amazônica, enquanto que, em um trabalho realizado na Floresta Atlântica, o sub-bosque foi mais diverso que o dossel, supostamente pela alta dominância da espécie *Memphis appias* (Hübner, [1825]) no dossel (Santos 2013).

A composição de espécies da assembleia de borboletas frugívoras do Parque Nacional da Serra da Bodoquena diferiu significativamente entre os estratos, formando dois agrupamentos distintos entre sub-bosque e dossel. Essa diferença pode ser em função da assimetria na distribuição dos recursos disponíveis para os imaturos destas borboletas, uma vez que na fase larval destes organismos depende de sua planta hospedeira para se desenvolver. A maioria das espécies de Satyrini utiliza principalmente gramíneas (Poaceae) como plantas hospedeiras, podendo ser a causa de estes registros ocorrerem com maior frequência nos estratos mais baixos da floresta, enquanto as plantas hospedeiras de Charaxinae são de porte maiores, indo de arbustos a árvores emergentes (Beccaloni et al. 2008), gerando maior associação das espécies deste taxón com os estratos mais altos da floresta. Infelizmente, as borboletas capturadas neste estudo foram atraídas por iscas atrativas, o que nos possibilita apenas fazer deduções sobre o recurso alimentar dos indivíduos adultos.

#### *Medidas de diversidade funcional e filogenética*

A assembleia de borboletas frugívoras da Serra da Bodoquena apresentou uma diferença funcional significativa entre os estratos verticais, onde os atributos comprimento do tórax, probóscide, comprimento do corpo e largura do tórax foram maiores no dossel, enquanto que a razão comprimento do corpo – probóscide foi maior no sub-bosque. Todos estes atributos foram conservados filogeneticamente. Nós também observamos que apesar da composição de espécies ter diferido significativamente entre os estratos verticais, e algumas subfamílias

terem estado mais associadas (maior ocorrência) a determinado estrato, esta não foi dada através de um filtro filogenético. Em outras palavras, não houve uma tendência das espécies mais próximas filogeneticamente serem exclusivas de um determinado estrato. Desta forma, podemos concluir que a estruturação da assembleia de borboletas frugívoras ao longo do estrato vertical é, em parte, determinada por um filtro funcional não-mediado pela filogenia.

Estes resultados corroboram as evidências encontradas por Pavoine et al. (2014), que buscou verificar como as comunidades de borboletas estavam estruturadas em 14 fragmentos de pastagem no Sul da Bélgica. Os autores verificaram uma associação entre os atributos das espécies de borboletas e o ambiente, como encontrado no neste trabalho. Porém, esta associação entre o ambiente e os atributos das espécies foi apenas parcialmente estruturada pela filogenia, pois, apesar dos atributos terem sido conservados filogeneticamente, não houve uma associação da filogenia com o ambiente. Resumidamente, a filogenia e o ambiente estiveram correlacionados independentemente dos atributos das espécies. O sinal filogenético pode, muitas vezes, estar presente e, embora o indique que algumas espécies de proximamente relacionadas tenham atributos funcionais similares, também podem sugerir que haja forte convergência evolutiva entre as espécies que são distantemente filogeneticamente, mas que co-ocorrem em habitats similares. O padrão encontrado para a comunidade de borboletas na Serra da Bodoquena é igual ao encontrado por Pavoine et al. (2014), em que o ambiente e filogenia são independentes, modelando os atributos das espécies.

Muitos trabalhos têm sido realizados com a abordagem funcional e filogenética, no entanto, em sua maioria, estes trabalhos baseiam-se em uma classificação *a priori* de grupos funcionais (Farneda et al. 2015, García-Martínez et al. 2015, Magioli et al. 2015, González-Maya et al. 2016). Aqui, nós utilizamos uma abordagem diferente, seguindo a metodologia realizada no estudo da Pavoine (2014), que empregou os atributos funcionais das espécies para verificar a existência de um filtro funcional na estruturação das comunidades.

A partir da análise dos atributos funcionais, que diferiram significativamente entre os estratos verticais, nós elaboramos hipóteses que são capazes de explicar a diferenciação funcional observada na assembleia de borboletas frugívoras. Em borboletas, existem muitos aspectos diferentes relacionados ao voo (velocidade, duração, agilidade, manobrabilidade) e diferentes morfologias no adulto são vantajosas para diferentes tipos de voo (Chai & Srygley 1990). A velocidade do voo é positivamente correlacionada com a menor amplitude da asa (Dudley 1990), maior comprimento e largura do tórax (Srygley & Chai 1990), enquanto que a massa relativa do abdômen (contendo órgãos reprodutivos, outros órgãos e hemolinfa) é negativamente relacionada à velocidade do voo (Srygley & Chai 1990); voos mais lentos, em geral, conferem ao organismo maior manobrabilidade (Betts & Wootton 1988). Além disso, diferenças na estrutura da vegetação, como as observadas entre o dossel e sub-bosque de florestas, podem favorecer diferentes tipos de voo. Desta forma, como encontrado no presente trabalho, as espécies de sub-bosque apresentaram comprimentos de asa maiores e possivelmente possuíam voos mais lentos, mas de maior manobrabilidade enquanto se deslocam sob a densa vegetação, enquanto as espécies registradas no dossel tiveram maiores comprimentos e larguras de tórax, características que estão relacionadas à maior agilidade e velocidade no voo. Apesar de o voo ter várias funções como a procura do parceiro para acasalamento e procura de recurso, este também auxilia na fuga contra predadores, sendo este último uma das hipóteses para a diferença funcional encontrada neste trabalho nos diferentes estratos verticais.

Outra hipótese, sugerida por DeMarco et al. (2014), propõe que existe uma interação entre termorregulação, tamanho do corpo e disponibilidade de luz solar, que seria capaz de determinar a estruturação de comunidades de Odonatas de riachos tropicais. De forma geral, a termorregulação relacionada ao tamanho dos organismos (i.e., tamanho do tórax) restringe o uso de determinados habitats, funcionando como um filtro da estruturação da comunidade. Assim como encontrado no nosso estudo, os autores observaram que organismos com maior tamanho de tórax ocupavam ambientes mais abertos e, conseqüentemente, com maior luminosidade, enquanto que não houve correlação com o tamanho mínimo do tórax. Os autores sugerem que odonatos pequenos são menos dependentes da exposição direta solar para a termorregulação, o que pode ser plausível de também ocorrer para borboletas.

Por último, é importante salientar que a termorregulação pode impor restrições quanto às possíveis estratégias de voo relacionadas à fuga de borboletas à predação. Organismos que ocupam o dossel estão diretamente em contato com uma maior radiação solar, estando, assim, mais ativos (Srygley & Chai 1990). Tórax maiores conferem aos organismos uma maior taxa de conservação de calor devido à razão superfície-volume ser menor (Casey 1981), fazendo com organismos de dossel tenham uma agilidade maior para fugir de predadores, uma vez que seus músculos de voo permanecem aquecidos. Dessa forma, a diferenciação funcional entre os estratos verticais encontrada neste trabalho pode estar relacionada a diferentes estratégias de defesa contra a predação, uma vez que as características morfológicas das borboletas e sua forma de voo são relacionadas à sua biologia termal (Srygley & Chai 1990).

### *Conclusões*

Neste estudo, observamos que diferentes espécies de borboletas frugívoras se distribuem heterogeneamente entre o sub-bosque e o dossel nas florestas do Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Esta diferença na composição da assembleia está associada à diferença funcional, sugerindo que os estratos são fundamentalmente distintos quanto as suas condições ambientais, bióticas ou abióticas, mesmo em uma floresta de menor porte, como presente na Serra da Bodoquena, que apresenta o estrato de sub-bosque e dossel mais próximos um do outro.

Nós também verificamos que o uso de diferentes medidas de diversidade como a funcional e filogenética, que incorporam tanto dados de filogenia quanto características funcionais das espécies, podem ajudar a elucidar os processos históricos e ecológicos responsáveis pela estruturação da assembleia de borboletas frugívoras.

Neste trabalho constatamos um agrupamento funcional e não filogenético entre os estratos verticais, sugerindo que processos ecológicos e não fatores históricos foram preponderantes na estruturação funcional da assembleia de borboletas frugívoras entre o sub-bosque e dossel na Serra da Bodoquena. Além disso, averiguamos que a filogenia nem sempre provém explicações diretas sobre a organização da assembleia de borboletas ao longo do estrato vertical. Desta forma, avaliar a evolução de atributos é uma medida mais confiável para entender como as espécies estão distribuídas ao longo de gradientes ambientais (Pavoine et al. 2014).

Em suma, os resultados deste trabalho fornecem um melhor entendimento do padrão de estratificação vertical das assembleias de borboletas frugívoras. Nosso estudo fornece dados que têm implicações fundamentais no entendimento da ecologia e estruturação destas assembleias, além disso, provém evidências que sugerem a necessidade de preservação de habitats variáveis em estratificação vertical na Serra da Bodoquena, caso o Parque Nacional

almeja desenvolver programas eficientes de preservação da comunidade de borboletas presentes na região, haja vista que ambientes diversos abrigam espécies singulares e funcionalmente distintas.

### **Literatura citada**

- Ackerly DD. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164: 165-184.
- Aduse-Poku K, William O, Oppong SK, Larsen T, Ofori-Boateng C & Molleman F. 2012. Spatial and temporal variation in butterfly biodiversity in a West African forest: lessons for establishing efficient rapid monitoring programmes. *African Journal of Ecology* 50: 326-334.
- Allee WC. 1926. Distribution of Animals in a Tropical Rain-Forest with Relation to Environmental Factors. *Ecology* 7: 445-468.
- Alvarenga SM, Brasil AE & Del'Arco DM. 1982. Geomorfologia. In: IBGE. Folha SF-21, RADAMBRASIL Levantamento de Recursos Naturais, 28 Campo Grande. Rio de Janeiro, pp. 125-184.
- Basset Y, Horlyck V & Wright SJ (eds). 2003. Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network. Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP, Panama City.
- Bates D, Maechler M, Bolker B & Walker S. 2015. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Beccaloni GW, Hall SK, Vilorio AL & Robinson GS. 2008. Catalogue of the hostplants of the Neotropical. In: m3m - Monografias Tercer Milenio, Vol. 8. Zaragoza, S.E.A, RIBES-CYTED, The Natural History Museum, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Bernard E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 115-126.
- Betts CR & Wootton RJ. 1988. Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminar analysis. *Journal of Experimental Biology* 138: 271-288.
- Blomberg SP, Garland Jr. T & Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- Burnham KP & Anderson DR. (2nd eds). 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Carreira JYO. 2015. Dinâmica temporal e Sazonalidade de borboletas frugívoras na Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. Brasil.
- Casey TM. 1981. Behavioral mechanisms of thermoregulation. In: B. Heinrich ed. *Insect thermoregulation* Wiley, New York, pp. 79-114
- Chai P & Srygley RB. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain forest butterflies. *The American Naturalist* 135: 748-765.
- Charles E & Basset Y. 2005. Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 21: 329-

- 336.
- Chase JM. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chown SL & Nicolson S. 2004. Lethal temperature limits. In: *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*, OUP Oxford. pp. 115-156.
- Cianciaruso MV, Silva IA & Batalha MA. 2009. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community Ecology. *Biota Neotropica* 9: 93-103.
- Colwell RK & Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 345: 101- 118.
- Coots C, Lambdin P, Grant J, Rhea R & Mockford E. 2012. Vertical Stratification and Co-Occurrence Patterns of the Psocoptera Community Associated with Eastern Hemlock, *Tsuga canadensis* (L.) Carrière, in the Southern Appalachians. *Forests* 3: 127-136.
- De Marco Júnior P, Batista JD & Cabette HSR. 2015. Community Assembly of Adult Odonates in Tropical Streams: An Ecophysiological Hypothesis. *PLoS ONE* 10: p. e0123023.
- Debastiani VD. 2015. PCPS: Principal Coordinates of Phylogenetic Structure. R package version 1.0.2. <http://CRAN.R-project.org/package=PCPS>.
- Devries PJ. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history, Vol.1 Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. New Jersey: Princeton University Press.
- Devries PJ. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 98-108.
- DeVries PJ, Murray D & Lande R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit feeding nymphalid butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 342-364.
- Devries PJ, Walla TR & Greeney HF. 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 PJ & Walla TR. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 1-15.
- DeVries PJ, Alexander LG, Chacon IA & Fordyce JA. 2012. Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology* 81: 472-82.
- Diniz-Filho JAF & Vieira CM. 1998. Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. *Revista Brasileira de Biologia* 58: 649-657.
- Duarte LDS, Debastiani VJ, Pillar VD & Freitas ADL. 2016. Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics. (submitted).
- Dudley R. 1990. Biomechanics of flight in neotropical butterflies: morphometrics and kinematics. *Journal of Experimental Biology* 150: 37-53.
- Farneda FZ, Rocha R, López-Baucells A, Gronenberg M, Silva I, Palmeirim JM, Bobrowiec PED & Meyer CFJ. 2015. *Journal of Applied Ecology* 52: 1381-1391.
- Fermon H, Waltert M & Muhlenberg M. 2003. Movement and vertical stratification of fruitfeeding butterflies in a managed West African rainforest. *Journal of Insect Conservation* 7: 7-19.
- Fermon H, Waltert M, Vane-Wright RI & Mühlenberg M. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for

- conservation. *Biodiversity and Conservation* 14: 333-350.
- Françoso RD, Brandão RA, Batista VBG. 2011. Identificação de áreas relevantes para conservação com base em indicadores biológicos: Subsídio ao zoneamento de dois Parques Nacionais do Cerrado Brasileiro 1. In: *Caminhos de Geografia - revista online* 12: 106-118.
- Freitas AVL, Francini RB & Brown KS. 2003. Insetos como indicadores ambientais. In: *Métodos de estudos em biologia da conservação & manejo da vida silvestre* (Eds. Cullen L, Rudran R, Valladares-Padua C. Curitiba: Editora UFPR, pp. 125-152.
- Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP, Carreira JYO, Ribeiro DB, Melo DHA, Rosa AHB, Marini-Filho OJ, Accacio GM & Uehara-Prado M. 2014. Studies with butter y bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología* 40: 209-218.
- García-Martínez MA, Martínez-Tlapa DL, Pérez-Toledo GR, Quiroz-Robledo LN, Castaño-Meneses G, Laborde J & Valenzuela-González JE. 2015. *Tropical Conservation Science* 8: 1017-1032.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227
- González-Maya JF, Viquez-R LR, Arias-Alzate A, Belant JL & Ceballos G. 2016. *Diversity and Distributions* 22: 43-56.
- Gotelli NJ & Graves GR. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Grelle CEV. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammal populations in a secondary forest, south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 81-85.
- Grimbacher PS & Stork NE. 2007. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology* 32: 77-85.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD. 2001. *Paleontological statistics - PAST*. Version 2.02.
- Heikkilä M, Mutanen M, Wahlberg N, Sihvonen P & Kaila L. 2015. Elusive ditrysian phylogeny: an account of combining systematized morphology with molecular data (Lepidoptera). *BMC Evolutionary Biology* 15: 260.
- Heinrich B. 1977. Why have some animals evolved to regulate a high body temperature? *American Naturalist* 111: 623-640.
- Heinrich B. 1990. Is 'reflectance' basking real? *Journal of Experimental Biology* 154: 31-43.
- Heinrich B. 1993. *The Hot-blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Hill CJ, Gillison AN & Jones RE. 1992. The spatial-distribution of rain-forest butterflies at 3 sites in North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology* 8: 37-46.
- Hill JK, Hamer KC, Tangah J & Dawood M. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* 128: 294-302.
- Hingston RWG. 1932. *A Naturalist in the Guiana Forest*. London: Edward Arnold & Co.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2006. Diretoria de Geociências. Mapa das Unidades de Relevo. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br>. Acessado em: 18/11/2015.
- ICMBio – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2013. Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Encarte 2: Análise da Região do Parque Nacional da Serra da Bodoquena. Descrição da região da UC.

- INMET – Instituto Nacional de Meteorologia. 2016. <http://www.inmet.gov.br/portal/>. Acessado em: 24/02/2016.
- Iserhard CA, Brown Jr. KS & Freitas AVL. 2013. Maximized sampling of butterflies to detect temporal changes in tropical communities. *Journal of Insect Conservation* 17: 615-622.
- Jackson THE. 1961. Entomologic observations from a high tower in Mpanga forest, Uganda. IX. Observations of Lepidoptera (Rhopalocera). *Transactions of the Entomological Society of London* 113: 346-350.
- Jetz W, McPherson JM & Guralnick RP. 2012. Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 151-159.
- Joos B. 1992. Adaptations for locomotion at low body temperatures in Eastern Tent Caterpillars, *Malacosoma americanum*. *Physiological Zoology* 65: 1148–1161.
- Justo LJEC. 2000. Fosfato da Serra da Bodoquena - Mato Grosso do Sul. Goiânia: CPRM, 1999. 1v.: il.; mapa (Informe de Recursos Minerais, Série Insumos Minerais para Agricultura, nº 02). Programa de Avaliação Geológico-Econômica de Insumos Minerais
- Kareiva P, Watte S, McDonald R & Boucher T. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316: 1866–1869.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP & Webb CO. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Krab EJ, Oorsprong H, Berg MP & Cornelissen JHC. 2010. Turning northern peatlands upside down: disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola. *Functional Ecology* 24: 1362-1369.
- Leibold M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* 12: 95-100.
- MacArthur R & Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Maddison WP & Maddison DR. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>.
- Magioli M, Ribeiro MC, Ferraz KMPMB & Rodrigues MG. *Animal Conservation* 2015. 18: 499-511.
- Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, pp. 256.
- MMA- Ministério do Meio Ambiente. 2002b. *Biodiversidade Brasileira: Avaliação e Identificação de Áreas Prioritárias para Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade Brasileira*. Série Biodiversidade nº 5. pp. 404.
- Molleman F, Kop A, Brakefield PM, DeVries PJ & Swaan BJ. 2006. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit- feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiversity and Conservation* 15:107–121
- Oksanen J, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH & Wagner H. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

- Papageorgis C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. *American Scientist* 63: 522-532.
- Pardini R, Souza SM, Braga-Neto R & Metzger JP. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124: 253-266.
- Parker GG. & Brown MJ. 2000. Forest canopy stratification - Is it useful? *The American Naturalist* 155: 473-484.
- Pavoine S, Baguette M, Stevens VM, Leibold MA, Turlure C & Bonsall MB. 2014. Life history traits, but not phylogeny, drive compositional patterns in a butterfly metacommunity. *Ecology* 95: 3304-3313.
- Pearson DL. 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor* 73: 46-55.
- Peel MC, Finlayson BL & McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-1644.
- Pereira ZV. Caracterização de Biodiversidade de Mato Grosso do Sul. 2009. In: Yonamine SS. Zoneamento Ecológico-Econômico do Mato Grosso do Sul: Contribuições Técnicas, Teóricas, Jurídicas e Metodológicas. v. 1, Campo Grande, MS.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Pillar VD, Duarte LDS, Sosinski EE & Joner F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- Pillar V & Duarte LDS. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13: 587-596.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ribeiro DB, Prado PI & Freitas AVL. 2010. Temporal Diversity Patterns and Phenology in Fruit-feeding Butterflies in the Atlantic Forest. *Biotropica* 42: 710-716.
- Ribeiro DB & Freitas AVL. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation* 16: 733-744.
- Ribeiro DB, Williams MR, Specht A & Freitas AVL. 2016. Vertical and temporal variability in the probability of detection of fruit-feeding butterflies and moths (Lepidoptera) in tropical forest. *Austral entomology* 55: 112-120.
- Robertson AW, Ladley JJ & Kelly D. 2008. Does height of the ground affect bird visitation and fruit set in the Pollen-Limited Mistletoe *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae)? *Biotropica* 40: 122-126.
- Rodgers DJ & Kitching RL. 1998. Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography* 21: 392-400.
- Russell GJ, Diamond JM, Pimm SL & Reed TM. 1995. Centuries of turnover: community dynamics at three timescales. *Journal of Animal Ecology* 64: 628-641.
- Santos JP. 2013. Efeitos da estratificação vertical na comunidade de borboletas frugívoras na Floresta Atlântica Estacional. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. Brasil.
- Schülze CH, Linsenmair KE & Fiedler K. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology* 153: 133-152.
- Silva FR, Candeira CP & Rossa-Feres DC. 2012. Dependence of anuran diversity on

- environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation* 21: 1411-1424.
- Simonson SE, Opler PA, Stohlgren TJ & Chong GW. 2001. Rapid assessment of a butterfly diversity in a montane landscape. *Biodiversity and Conservation*, London, 10: 1369-1386.
- Smith AP. 1973. Stratification of temperature and tropical forests. *The American Naturalist* 107: 671-683.
- Spitzer K, Novotny V, Tonner M & Leps J. 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a Montane tropical rain-forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* 20: 109-121.
- Srygley RB & Chai P. 1990. Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. *Oecologia* 84: 491-499
- Tangah J, Hill JK, Hamer KC, & Dawood MM. 2004. Vertical distribution of fruit feeding butterflies in Sabah, Borneo. *Sepilok Bulletin* 1: 17-27.
- Taylor PH & Lowman MD. 1996. Vertical stratification of small mammal community in a northern hardwood forest. *Selbyana* 17: 15-21.
- Tofts R & Silvertown J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 363-369.
- Tóthmérész B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetational Science* 6: 283-290.
- Tregidgo DJ, Qie L, Barlow J, Sodhi NS & Lim SL. 2010. Vertical stratification responses of an arboreal dung beetle species to tropical forest fragmentation in Malaysia. *Biotropica* 42: 521-525.
- Vance CC, Smith SM, Malcolm JR, Huber J & Bellocq MI. 2007. Differences Between Forest Type and Vertical Strata in the Diversity and Composition of Hymenpteran Families and Mymarid Genera in Northeastern Temperate Forests. *Entomological Society of America* 36: 1073-1083.
- Wahlberg N, Leneveu J, Kodandaramaiah U, Peña C, Nylin S, Freitas AVL & Brower AVZ. 2009. Nymphalidae butterflies diversify following near demise at the cretaceous/tertiary boundary. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 4295-4302.
- Wardhaugh CW, Blakely TJ, Greig H, Morris P, Barnden A, Rickard S, Atkinson B, Fagan LL, Ewers RM & Didham RK. 2006. Vertical stratification in the spatial distribution of the beech scale insect (*Ultracoelostoma assimile*) in *Nothofagus* tree canopies in New Zealand. *Ecological Entomology* 31: 185-195.
- Webb CO. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156: 145-155.
- Webb CO, Ackerly DD & Kembel SW. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098-2100.
- Weiher E & Keddy PA. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159-164.
- Weiher E, Paul Clarke GD & Keddy PA. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309-322.