



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

Estrutura da comunidade de borboletas frugívoras sob múltiplas dimensões da diversidade em diferentes compartimentos florestais no Sul do Brasil

Karine Gawlinski

Porto Alegre, junho de 2019

Estrutura da comunidade de borboletas frugívoras sob múltiplas dimensões da diversidade em diferentes compartimentos florestais no Sul do Brasil

Karine Gawlinski

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Milton Mendonça de Souza Júnior

Co-orientador: Prof. Dr. Cristiano Agra Iserhard

Comissão Examinadora
Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas
Prof. Dr. Sebastian Felipe Sendoya
Prof^a. Dr^a. Sandra Maria Hartz

Porto Alegre, julho de 2019

CIP - Catalogação na Publicação

Gawlinski, Karine

Estrutura da comunidade de borboletas frugívoras sob múltiplas dimensões da diversidade em diferentes compartimentos florestais no Sul do Brasil / Karine Gawlinski. -- 2019.

75 f.

Orientador: Milton Mendonça de Souza Júnior.

Coorientador: Cristiano Agra Iserhard.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2019.

1. Ecologia de Lepidoptera. 2. Bordas florestais. 3. Diversidade Funcional. 4. Diversidade Filogenética. 5. Dossel. I. Mendonça de Souza Júnior, Milton, orient. II. Agra Iserhard, Cristiano, coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

AGRADECIMENTOS

Gostaria de começar agradecendo do fundo do coração todas as pessoas que conviveram comigo ou tiveram envolvidas em qualquer fase dessa caminhada e aos companheiros de luta pelos direitos do povo, pela democracia e pelo ensino público! Nossa luta não foi e não será em vão!

Gostaria de agradecer aos meus pais, Claudio e Zélia e minha irmã Kamilly que desde que saí de casa com 17 anos estão trilhando junto comigo meu caminho de gente grande e não mediram esforços para me verem crescer.

Agradeço imensamente ao Iury, meu maior incentivador durante esse período que pareceu uma eternidade né? Te amo e sempre serei grata por todo o apoio.

Agradeço a Isadora e Helena por mais uma etapa que juntas conquistamos, por todos os momentos em POA e na tão sonhada UFRGS e pelos anos onde uma empurrava a outra pra cima nos momentos mais difíceis, que aliás não foram poucos, até a chegada dessa conquista.

Agradeço aos meus orientadores, Cris e Milton que acreditaram em mim em momentos que nem eu acreditava e estavam dispostos a me darem oportunidades até onde eu estivesse disposta a ir, me deram muito apoio e puxões de orelha quando necessário, até menos do que eu merecia na verdade, ambos são pessoas que eu sempre irei admirar e serei grata pra sempre.

Agradeço à Floresta Nacional de São Francisco de Paula, a Edenice, a Michele, ao Cabo e a Beloni que não mediram esforços para nos amparar sempre que necessário.

Agradeço a Capes pela bolsa que permitiu que eu realizasse o sonho de descobrir como é a vida acadêmica.

Agradeço imensamente a Bine que estava junto comigo nessa história desde seus primórdios e sempre ficou do meu lado sejam nas crises emocionais, estatísticas alcoólicas e faciais.

Agradeço a todas as pessoas que me ajudaram nos 86 dias de campo: A Bine que encanta todo mundo com sua dedicação, mas que infelizmente corre nas trilhas e deixa todos pra trás, o Iury que me acompanhou nos campos desde o TCC e nunca medi esforços pra me ajudar, a Taioca que mesmo longe sempre estava disposta a ajudar, a Gio que encanta a gente com sua energia, a Carol que acompanhou a rotina dos campos comigo várias vezes, o Kaminski que me fascina a cada conversa que temos e me faz sonhar em trabalhar com riodinídeos, a Sabrina que sempre nos divertia demais com suas quedas e o Ricardo que sempre estava ali pra me dar aquele apoio. Agradeço também ao Bagé que me ajudou com dúvidas estatísticas nas análises.

Agradeço imensamente aos meus amigos e colegas do Laboratório de Ecologia de Interações que acompanharam todos os problemas, scripts, dramas e vitórias.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e a UFRGS por r(e)xistir.

RESUMO

Um dos principais objetivos da Ecologia é esclarecer os processos responsáveis pelos padrões de estruturação das assembleias de espécies. O estudo da biodiversidade concentrou-se principalmente na diversidade taxonômica, negligenciando aspectos importantes da estrutura das comunidades. O objetivo deste estudo foi verificar a estruturação taxonômica, funcional e filogenética de uma comunidade de borboletas frugívoras em diferentes compartimentos florestais na Mata Atlântica subtropical. Borboletas foram capturadas através de armadilhas com iscas atrativas nos estratos de borda, dossel e subosque. Foram registrados 2.850 indivíduos em 47 espécies, com maior riqueza e diversidade taxonômica encontradas na borda enquanto a maior dominância foi registrada no dossel. A composição de espécies diferiu entre os três estratos. O subosque e a borda foram agrupados filogeneticamente enquanto o dossel não apresentou um padrão bem definido. Em relação à estrutura funcional, foi encontrado um padrão aleatório com os estratos não diferindo funcionalmente entre si. O grande número de indivíduos e espécies nas bordas pode ser associado ao uso de plantas hospedeiras, abundantes nesses habitats. O padrão de agrupamento filogenético encontrado sugere que os filtros ambientais sejam mais relevantes na determinação da estrutura da comunidade do que a competição. Com relação a estrutura funcional, aparentemente o filtro ambiental e a similaridade limitante parecem não estar exercendo uma forte pressão de seleção nessa comunidade, que pode estar sendo estruturada por fatores estocásticos. O presente estudo possibilitou um melhor entendimento sobre a estruturação das comunidades de borboletas frugívoras nos diferentes estratos florestais.

Palavras-chave: dossel, borda, diversidade funcional, diversidade filogenética, subosque

ABSTRACT

One of the main objectives of Ecology is to clarify the processes responsible for patterns of structure of species assemblages. The study of biodiversity focused mainly on the taxonomic diversity, neglecting important aspects of community structure. The objective of this study was to verify the taxonomic, functional and phylogenetic structuring of a community of fruit-feeding butterflies in different forestry compartments in the subtropical Atlantic Forest. Butterflies were captured with traps with attractive baits on the edge, canopy and understory strata. There were 2.850 individuals in 47 species, where the largest richness and diversity were found at the edge while the highest dominance was recorded in the canopy. Species composition differed between the three strata. The understory and the edge were phylogenetically grouped while the canopy did not show a well-defined pattern. For functional structure, a random pattern was found with the strata not differing functionally among each other. The large number of individuals and species at the edges may be associated with host plant use, abundant in these habitats. The clustering pattern found suggests environmental filters might be more relevant in determining community structure than competition. Regarding functional structure, it seems that environmental filtering and limiting similarity do not seem to be exerting a strong selection pressure in this community, which may be structured by stochastic factors. The present study enabled a better understanding of the structuring of frugivorous butterfly communities in different forest strata.

Key words: canopy, edge, functional diversity, phylogenetic diversity, understory

SUMÁRIO

Resumo.....	V
Abstract.....	VI
Introdução geral	8
Capítulo 1: Diversidade taxonômica, funcional e filogenética da comunidade de borboletas frugívoras em diferentes compartimentos florestais na Mata Atlântica subtropical.....	34
Introdução.....	36
Materiais e Métodos.....	39
Resultados.....	44
Discussão.....	46
Referências.....	51
Legendas.....	60
Figuras.....	62
Tabelas.....	66
Considerações finais	74

INTRODUÇÃO GERAL

Diversidade taxonômica, funcional e filogenética

Há muito tempo ecólogos têm se interessado pelo estudo da estruturação taxonômica de comunidades, ou seja, verificar padrões de coocorrência na distribuição das espécies (Elton, 1946). A biodiversidade de invertebrados foi descrita durante muitos anos através de aspectos quantitativos como composição de táxons, índices de riqueza, equabilidade e diversidade de espécies (Ganho e Marinoni 2005; Corrêa et al. 2006; Podgaiski et al. 2007; Campos et al. 2009; Podgaiski et al. 2011). Os indicadores taxonômicos assumem um peso funcional igual para todas as espécies na comunidade, independentemente de suas características, requerimentos e/ou funções (Podgaiski et al. 2011), podendo explicar de forma menos completa os padrões encontrados nas comunidades. Os organismos interagem por meio de seus atributos fenotípicos que evoluíram através das linhagens, assim a estrutura taxonômica ou filogenética das comunidades pode revelar o resultado dos processos de organização das mesmas (Webb et al. 2002).

Atributos funcionais das espécies e seus padrões de ocorrência resultam de uma série de processos ecológicos e evolutivos (Ackerly, 2003; Thomas et al. 2016), nos quais as características dos organismos que refletem suas respostas ao ambiente fazem uma ligação com sua atividade e função (Hutchinson, 1957), podendo estar filogeneticamente relacionados (Petchey e Gaston 2006). Além de interações bióticas e processos estocásticos, as comunidades são montadas localmente por pressões ambientais que selecionam características adequadas às condições do habitat (Ricklefs, 2004; Cavender-Bares et al. 2009). As diferenças funcionais entre as espécies podem ser caracterizadas pela medição de qualquer número de características dos organismos,

como tamanho e forma corporal, requisitos alimentares e tolerância fisiológica (Vellend et al. 2010).

Com o passar do tempo informações sobre relações filogenéticas tornaram-se disponíveis para diversos *taxa* diminuindo as limitações de classificação através da construção de filogenias recortadas para as espécies presentes nas comunidades. Além disso, uma abordagem filogenética fornece o conhecimento das relações evolutivas entre espécies coexistentes para muitos grupos de organismos (Webb et al, 2008; 2002). Métricas de diversidade filogenética quantificam a diferença entre comunidades (Vellend et al. 2010) visando caracterizar a distribuição de espécies em um habitat particular dentro de uma filogenia para diversos taxa em uma região, como a diversidade de Faith (PD) (Faith, 1992) ou índice de parentesco líquido (NRI) (Webb et al, 2008). Essas métricas refletem a extensão da agregação ou uniformidade dos táxons na filogenia do pool de espécies, com base no comprimento dos ramos da árvore para os taxa amostrados (para PD) ou a distância média do comprimento dos ramos entre os táxons da amostra (para NRI) (Webb et al, 2008). Valores positivos de NRI indicam que as espécies são mais próximas filogeneticamente do que o esperado ao acaso e valores negativos indicam que as espécies são mais distantes filogeneticamente (Webb, 2000).

Quando a distribuição filogenética das espécies é agrupada (atração filogenética) indica-se que o uso do hábitat é uma característica conservada dentro do pool de espécies da comunidade e a atração fenotípica domina a repulsão (Webb et al. 2002). Já a dispersão filogenética (repulsão filogenética) pode ocorrer quando os táxons intimamente relacionados com o uso do nicho mais similar são excluídos localmente. Neste caso, existe uma mínima sobreposição de nicho de coexistência, e os taxa distantes convergiram para o uso de um nicho semelhante e são fenotipicamente atraídos (Webb et al. 2002). Dois processos importantes afetam padrões filogenéticos e

distribuições de características funcionais em comunidades locais: limitação de similaridade (competição) e filtragem ambiental (Webb et al. 2002). Separar os processos abióticos e bióticos dos processos estocásticos é fundamental para o desenvolvimento de uma abordagem convincente para a compreensão dos padrões na estrutura e organização das comunidades (Pavoine et al. 2014) ao longo de gradientes ambientais.

Padrões gerais de estratificação vertical

Compreender como a estrutura dos ambientes afeta os padrões e processos da diversidade animal é uma das questões fundamentais em ecologia (MacArthur e Wilson 1967; Turner et al. 2001; Turner, 2005). Gradientes ambientais estão entre os principais moldadores da diversidade e estrutura de comunidades biológicas e podem ser formados tanto por causas naturais quanto pela ação antrópica (DeVries et al. 1997). A distribuição diferenciada dos organismos pode ser estudada ao longo de gradientes de estratificação vertical. O clima de uma floresta está sujeito a variações estratificadas, tendo cada estrato vertical seu próprio microclima (Allee et al. 1949). Estes estratos ou camadas de vegetação modelam os parâmetros bióticos e abióticos (Parker, 1995), resultando em comunidades adaptadas às condições específicas de cada estrato (Schulze et al. 2001). Em estudos que exploram o efeito do gradiente vertical na distribuição da comunidade de diversos grupos animais, encontramos mais comumente uma divisão de dois níveis: o dossel, considerado como o agregado de todas as copas de árvore incluindo folhas, galhos e epífitas (Parker, 1995) e o subosque que é a vegetação acima do solo florestal alcançável pelo observador (Parker e Brown, 2000).

Allee (1926) realizou um dos primeiros estudos de estratificação vertical em animais com o objetivo de verificar a diferença na distribuição destes em uma floresta tropical no Panamá. Os poucos estudos realizados antes do final de 1970 usaram

sistemas fixos incluindo torres, plataformas, passarelas e escadas (Basset et al. 2003), no entanto esses métodos apresentavam algumas desvantagens como um alto custo e possível recontagem dos indivíduos durante as observações, podendo superestimar as populações (Hill et al. 1992). Conforme métodos mais eficazes e menos custosos de acesso ao dossel foram sendo desenvolvidos, pesquisadores passaram a observar e coletar organismos *in situ* (Basset et al. 2003). A partir de então houve uma expansão dos estudos em dosséis de florestas, muitos trabalhos passaram a ter como objetivo verificar a ocorrência de estratificação vertical em diversos grupos animais como mamíferos (Pardini et al. 2005; Carvalho et al. 2013; Cerboncini et al. 2014), anfíbios (Silva et al. 2012; Scheffers et al. 2013), aves (Robertson et al. 2008; Roll et al. 2015), sendo bem conhecida em artrópodes (Charles e Basset, 2005; Tregidgo et al. 2010; Krab et al. 2010; Coots et al. 2012; Wardhaugh et al. 2006; Vance et al. 2007). Podemos citar quatro fatores críticos que influenciam na estratificação espacial de artrópodes: condições abióticas, fitofisionomia da vegetação, disponibilidade de recursos e comportamento ou funcionalidade (Basset et al. 2003).

DeVries (1987; 1988) iniciava os estudos de estratificação vertical com borboletas frugívoras utilizando métodos mais práticos, eficazes e menos custosos, visando verificar quais espécies ocorriam nos estratos superiores e suas distribuições. Posteriormente, padrões claros de estratificação vertical em comunidades de borboletas foram registrados em diversos estudos (DeVries et al. 1997; DeVries et al. 1999; DeVries e Walla, 2001; Ribeiro e Freitas 2012), onde muitos observarem um decréscimo da diversidade em direção ao dossel (Fermon et al. 2003; Molleman et al. 2006; Schulze et al. 2001; Thangah et al. 2004), 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

(Araújo, 2016). Papageorgis (1975) e DeVries (1988) também buscaram entender quais seriam os possíveis fatores responsáveis pelo padrão de distribuição destes organismos. Hill et al (2001) e Schulze et al (2001) procuraram responder quais desses fatores poderiam estar determinando esse padrão de estratificação vertical.

No Brasil, foram realizados estudos visando verificar os padrões de estratificação vertical na diversidade de borboletas frugívoras no Cerrado, Amazônia e Mata Atlântica (Ribeiro e Freitas 2012; Freire Junior, 2015; Araújo, 2016; Santos et al. 2017, Richter, 2018). Freire Junior (2015) analisou a estruturação da comunidade de borboletas frugívoras em matas de galeria e cerrado *sensu stricto*. O subosque foi mais abundante para os dois ambientes e houve associação entre subfamílias/tribos a um dos estratos, enquanto a composição de espécies diferiu entre os ambientes estando relacionada com características e complexidade estrutural da vegetação. Para a Amazônia, Ribeiro e Freitas (2012) investigaram os efeitos do corte seletivo de madeira nos padrões de estratificação vertical das borboletas frugívoras. Foram observados maiores impactos no subosque, apresentando menor riqueza e maior abundância e composição distinta com relação ao dossel. No domínio da Floresta Atlântica, Santos et al (2017) verificaram como a sazonalidade afetou a dinâmica da comunidade de borboletas frugívoras no dossel e no subosque. Foram observados dois picos marcantes de abundância e riqueza em ambos os estratos; uma na transição da estação seca para a estação úmida, e a outra na transição da estação úmida para a estação seca. Também foi registrado menor substituição de espécies ao longo do ano no dossel. Araújo (2016) buscou avaliar diferenças na estruturação da comunidade entre estratos, no qual foi observado um padrão de estratificação vertical sazonal, onde nos meses mais frios o dossel foi mais rico e abundante, sendo que a composição de espécies diferiu significativamente entre os dois estratos. Richter (2018) investigou a influência das

condições climáticas na avaliação da estratificação vertical na diversidade de borboletas frugívoras em uma região de Floresta Atlântica subtropical no extremo sul do Brasil. Não houve efeito significativo da estratificação vertical na riqueza e abundância de borboletas, apesar da maior dominância no dossel. A composição de espécies diferiu entre os estratos e a substituição de espécies foi maior no subosque.

Bordas Florestais

Segundo Foggo et al (2001) bordas podem ser consideradas ecótonos caracterizados por mudanças em fatores bióticos (estrutura e composição vegetal) e abióticos (microclima), além de serem áreas que oferecem recursos específicos (plantas hospedeiras e condições de micro-habitat) para muitas espécies durante diferentes estágios de seu ciclo de vida (Ries et al. 2004). Essa estruturação da comunidade pode estar relacionada às diferenças na composição da vegetação, disponibilidade de alimento e luminosidade (Dover, 1996; Kuussaari et al. 2007; Van Halder et al. 2011), quando comparadas com o ecossistema adjacente (Harper et al. 2005). Todos esses efeitos causam mudanças na estrutura natural da comunidade, não apenas em termos de abundância e diversidade, mas também nas interações ecológicas entre os organismos (Didham et al. 1996).

Atualmente, os estudos ecológicos do efeito de borda objetivam compreender a dinâmica das paisagens fragmentadas e as consequências da fragmentação para os remanescentes de vegetação natural (Castro, 2008). Os primeiros estudos que avaliaram o efeito das bordas nas comunidades animais encontraram maior diversidade de espécies nesses ambientes, padrão que foi atribuído a maior heterogeneidade na estrutura da vegetação destes locais, levando a uma ideia inicial de que as bordas eram benéficas para as comunidades animais (Leopold, 1933; Johnston, 1947; Roth, 1976; Strelke e Dickson 1980). No entanto, estudos posteriores demonstraram a existência de

efeitos negativos das bordas sobre a fauna (Castro, 2008). Algumas espécies estavam sofrendo com o aumento do acesso para predadores de ninhos e parasitas de habitats adjacentes (Gates e Gysel 1978; Chasco e Gates 1982). Esse padrão, somado ao aumento do número de aves próximas às bordas florestais, levaram muitos pesquisadores a considerar as bordas como “armadilhas ecológicas” (Gates e Gysel 1978), e a sugerir que o efeito de borda poderia contribuir para o declínio das populações de algumas espécies (Brittingham e Temple 1983; Wilcove, 1985).

As bordas passaram a ser associadas com a diminuição da qualidade de habitat para espécies especialistas (Milss, 1995; Burke e Nol 1998) e à invasão por espécies exóticas (Morgan, 1998; Honnay et al. 2002) contribuindo para construir a atual percepção destas, especialmente àquelas formadas pela ação antrópica, como situações ambientais geralmente indesejadas (Harris, 1988; Saunders et al. 1991). Além disso, esses habitats fornecem serviços ecossistêmicos reduzidos (Brook et al. 2006; Gardner et al. 2007). Desta forma, os efeitos de borda e pequenos fragmentos foram frequentemente referenciados na literatura como habitats inadequados para uma miríade de animais (Laurance et al. 1998), incluindo mamíferos de grande porte (Benchimol e Peres 2013), besouros coprofágicos (Estrada et al. 1999; Filgueiras et al. 2011, 2015) e formigas predadoras especializadas (Leal et al. 2012).

Lovejoy et al (1986) mostraram que a borda reduziu significativamente a riqueza de espécies de plantas, aves e mamíferos, mas aumentou a riqueza de espécies de borboletas nas subfamílias Ithomiinae e Satyrinae. Filgueiras et al (2016) avaliaram a diversidade de borboletas em pequenos fragmentos florestais em uma matriz de cana-de-açúcar, bordas florestais e floresta primária. Foi registrada uma maior abundância de espécies especializadas em bordas florestais enquanto espécies dependentes de floresta estavam ausentes tanto nas bordas quanto nos pequenos fragmentos florestais. Os

resultados sugerem que paisagens antropizadas resultam na extirpação local das espécies dependentes de florestas, permitindo apenas a persistência das espécies adaptadas a perturbações. Lourenço et al (2019) avaliaram assembleias de borboletas frugívoras em ecótonos naturais, interior da floresta e bordas antrópicas, amostrando dossel e subosque. A riqueza e diversidade de borboletas foram maiores nas áreas de transição (ecótonos e bordas), onde no ecótono foram encontradas uma combinação de espécies de borboletas de interior de floresta e de bordas. No entanto, a composição e dominância das espécies no ecótono foram semelhantes ao interior da floresta em ambos os estratos verticais. Estes resultados sugerem que as bordas feitas pelo homem são bastante distintas dos ecótonos naturais que representam habitats únicos ao acomodar espécies adaptadas a condições ecológicas distintas, enquanto as bordas antrópicas acomodam espécies oportunistas de áreas abertas ou de dossel.

Bioma Mata Atlântica

Considerado um dos biomas mais ricos em biodiversidade do planeta, a Mata Atlântica se distribui ao longo da costa atlântica da América do Sul em faixas litorâneas desde o Nordeste até a região Sul do Brasil, chegando até o Paraguai e a Argentina (Galindo-Leal e Câmara 2003; Ribeiro et al. 2009), com ocorrência no interior das regiões Sul e Sudeste e de remanescentes de mata isoladas no interior do nordeste do Brasil (SOS Mata Atlântica, 2019). Sua extensão original compreendia mais de 1.300.000 km², abrangendo 17 estados, cerca de 15% do território nacional, cobrindo climas tropicais e subtropicais em condições de relevo altamente heterogêneas. Estes fatores levaram a níveis notáveis de endemismo e riqueza de espécies, fazendo da Mata Atlântica uma das unidades biogeográficas mais distintas de toda a Região Neotropical (SOS Mata Atlântica, 2019; Ribeiro et al. 2011; Müller, 1973; Prance, 1982).

A Mata Atlântica é composta por formações florestais nativas (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Aberta, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Estacional Decidual), e ecossistemas associados (manguezais, vegetações de restingas, campos de altitude, brejos interioranos e encaves florestais do Nordeste) (MMA, 2019). A Floresta Ombrófila Mista (FOM) é também conhecida como Floresta com Araucária devido a presença da espécie arbórea *Araucaria angustifolia* (Bert.) Kuntze, 1898 (Marchiori, 2002). Esta é uma formação florestal muito importante ocorrente na região sul do Brasil (Leite, 2002), distribuindo-se pela microrregião dos Campos de Cima da Serra, a qual apresenta campos nativos de altitude entremeados a capões de Floresta com Araucária, formando um mosaico campo-floresta (Rambo, 1994). No Rio Grande do Sul as áreas de floresta primária são poucas e, em geral, alteradas (Iserhard et al. 2010).

Borboletas

Como o monitoramento de toda a biodiversidade de uma floresta tropical é uma tarefa impossível, grupos específicos são frequentemente usados como indicadores biológicos (Gardner et al. 2008; Lawton et al. 1998). Esses grupos-chave são em geral escolhidos devido à sua sensibilidade a perturbações nas condições do habitat, que lhes permitem agir como indicadores biológicos de respostas gerais à biodiversidade para distúrbios de habitat ou mudanças climáticas (Lawton et al. 1998; DeVries e Walla 2001; Barlow et al. 2008). As borboletas são provavelmente o grupo de insetos mais conhecido em termos de taxonomia e ecologia (Thomas, 2005), e sua contribuição histórica para o desenvolvimento de campos científicos como ecologia, evolução e conservação são amplamente reconhecidas (Bates, 1862; Wallace, 1865; Fisher et al. 1943; Gilbert e Singer 1975; Boggs et al. 2003). Estes insetos podem ser divididos em duas guildas baseadas nos principais recursos alimentares dos adultos: (i) a guilda de

alimentação de néctar que recebe a maior parte de suas necessidades nutricionais do néctar das flores, chamadas de nectarívoras; (ii) a guilda que se alimenta de frutas e obtém suas necessidades nutricionais de frutos apodrecidos, seiva de plantas fermentadas, excrementos, animais em decomposição e que raramente ou nunca é observada visitando flores, chamadas de frugívoras (DeVries 1987, Freitas et al. 2014).

Borboletas frugívoras vem liderando os estudos para avaliar a diversidade ao longo de gradientes ambientais (Freitas et al. 2014). Pertencem à família Nymphalidae, mais especificamente às subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e Nymphalinae (compreendendo um grupo polifilético de gêneros previamente tratados dentro das tribos Coeini e Nymphalini) (Wahlberg et al. 2009). Podem compreender entre 50-75% da riqueza de Nymphalidae em florestas neotropicais (Brown JR, 2005) e subtropicais (Santos et al. 2011). Sua amostragem pode ser simultânea e esforço amostral padronizado em diferentes áreas usando armadilhas com iscas atrativas que permitem a identificação e liberação de espécimes ilesos (Freitas et al. 2014). Sugere-se que sejam eficazes como indicadores de mudanças ecológicas devido à sensibilidade a mudanças na estrutura e composição da vegetação (Hamer et al. 2003; Bonebrake et al. 2010) e porque têm um tempo de geração curto que permite respostas que podem ser rapidamente detectadas e monitoradas (Brown, 1997).

Os padrões encontrados em uma comunidade animal podem ser avaliados de forma mais robusta se analisada com a união do gradiente vertical com a borda florestal (que poderia ser entendida como um estrato horizontal), avaliando os estratos como três compartimentos florestais distintos, compreendendo borda, dossel e subosque. Aliado a isso, avaliar a estruturação destas comunidades sob múltiplas dimensões da diversidade nos permite uma melhor compreensão sobre que processos determinam os padrões de distribuição e ocorrência de borboletas frugívoras em diferentes estratos florestais.

Objetivo geral

O objetivo deste estudo é verificar a estruturação da comunidade de borboletas frugívoras sob múltiplas dimensões da diversidade em três compartimentos florestais distintos, em uma área de Mata Atlântica subtropical na região austral da América do Sul.

Objetivos específicos

- a) Avaliar e comparar a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de borboletas frugívoras entre a borda, o dossel e o subosque em uma região de Floresta Ombrófila Mista;
- b) Analisar os padrões de riqueza e abundância da comunidade de borboletas frugívoras em relação a variáveis ambientais abióticas;
- c) Verificar a distribuição das espécies de borboletas frugívoras nos três diferentes compartimentos florestais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackerly DD (2003) Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* 164: S165–S184. doi: 10.1086/368401

Alle WC (1926) Distribution of Animals in a Tropical Rain-Forest with Relation to Environmental. *Ecology* 7:445–468. doi: 10.2307/1931171

Allee WC et al (1949) Principles of animal ecology. Philadelphia & London, USA & UK

Araújo PF (2016) Estruturação espaço-temporal, funcional e filogenética de borboletas frugívoras em diferentes estratos verticais de uma Floresta Estacional Semidecidual. Dissertação, Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

Barlow J, Araujo IS, Overall WL, et al (2008) Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical Eucalyptus plantations. *Biodivers Conserv* 17:1089–1104. doi: 10.1007/s10531-007-9240-0

Basset Y, Kitching R, Miller S, Novotny V (2003) Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge

Bates HW (1862) Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidea. *Transactions of the Linnean Society of London* 23:495-566

Benchimol M, Peres CA (2013) Anthropogenic modulators of species-area relationships in Neotropical primates: A continental-scale analysis of fragmented forest landscapes. *Divers Distrib* 19:1339–1352. doi: 10.1111/ddi.12111

Boggs CL, Watt WB, Ehrlich PR (2003) *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*. University of Chicago Press, Chicago

Bonebrake TC, Ponisio LC, Boggs CL, Ehrlich PR (2010) More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biol Conserv* 143:1831–1841. doi: 10.1016/j.biocon.2010.04.044

Brittingham MC, Temple SA (1983) Have Cowbirds Caused Forest Songbirds to Decline? *Bioscience* 33:31–35. doi: 10.2307/1309241

Brown JR, KS (2005) Geologic, evolutionary, and ecological bases of the diversification of Neotropical butterflies: implications for conservation. *In*: Bermingham E, Dick CW, Moritz G (eds.) *Tropical rainforests: past, present, and future*. The University of Chicago Press, Chicago 166-201.

Brown KS, Hutchings RW (1997) Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian butterflies. *In*: Laurance WF, Bierregaard ROJR (eds) *Tropical forest remnants*. University of Chicago Press, Chicago, pp 91–110

Burke DM, Nol E (1998) Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *The Auk* 115:96–104

Campos LA, Bertolin TBP, Teixeira RA, Martins FS (2009) Diversidade de Pentatomoidea (Hemiptera, Heteroptera) em três fragmentos de Mata Atlântica no sul de Santa Catarina. *Iheringia Série Zool* 99:165–171. doi: 10.1590/s0073-47212009000200008.

Carvalho F, Fabián ME, Menegheti JO (2013) Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zool* 30:491–498. doi: 10.1590/s1984-46702013000500004

Castro DM (2008) Efeitos de borda em ecossistemas tropicais: síntese bibliográfica e estudo de caso em fragmentos de cerrado, na região nordeste do estado de São Paulo. Dissertação, Universidade de São Paulo

Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* 12:693–715. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Cerboncini RAS, Rubio MBG, Bernardi IP, et al (2014) Small mammal community structure and vertical space use preferences in nonfragmented Atlantic Forest. *Mammalia* 78:429–436. doi: 10.1515/mammalia-2013-0128

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

Chasko GG, Gates JE (1982) Avian Habitat Suitability along a Transmission-Line Corridor in an Oak-Hickory Forest Region. 3–41

Coots C, Lambdin P, Grant J, et al (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. doi: 10.3390/f3010127

- Corrêa MM, Fernandes WD, Leal IR (2006) Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em capões do Pantanal Sul Matogrossense: relações entre riqueza de espécies e complexidade estrutural da área. *Neotrop Entomol* 35:724–730. doi: 10.1590/s1519-566x2006000600002
- 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 (1987) The butterflies of Costa Rica and their natural history. I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. New Jersey: Princeton University Press.
- DeVries PJ, Murray D, Lande R (1997) Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol J Linn Soc* 62:343–364. doi: 10.1006/bijl.1997.0155
- Devries PJ, Walla TR (2001) Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biol J Linn Soc* 74:1–15. doi: 10.1006/bijl.2001.0571
- DeVries PJ, Walla TR, Greeney HF (1999) Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biol J Linn Soc* 68:333–353. doi: 10.1006/bijl.1999.0319
- Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, Davis AJ (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol Evol.* 2: 255–260.
- Dover JW (1996) Factors affecting the distribution of satyrid butterflies on arable farmland. *J Appl Ecol* 33:723–734
- Elton C (1946) *Competition and the Structure of Ecological Communities.* 15:54–68

Estrada A, Anzures AD, Coates-Estrada R (1999) Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 48:253–262. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1999)48:4<253::AID-AJP1>3.0.CO;2-D

Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol Conserv* 61:1–10. doi: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)

Fermon H, Waltert M, Mühlenberg M (2003) Movement and vertical stratification of fruit-feeding butterflies in a managed West African rainforest. *J Insect Conserv* 7:7–19. doi: 10.1023/A:1024755819790

Filgueiras BKC, Iannuzzi L, Leal IR (2011) Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biol Conserv* 144:362–369. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.013

Filgueiras BKC, Melo DHA, Leal IR, et al (2016) Fruit-feeding butterflies in edge-dominated habitats: community structure, species persistence and cascade effect. *J Insect Conserv* 20:539–548. doi: 10.1007/s10841-016-9888-4

Filgueiras BKC, Tabarelli M, Leal IR, et al (2015) Dung beetle persistence in human-modified landscapes: Combining indicator species with anthropogenic land use and fragmentation-related effects. *Ecol Indic* 55:65–73. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.02.032

Fisher R, Corbet A, Williams C (1943) The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *J Anim Ecol* 12:42–58

- Foggo A, Ozanne C, Speight M, Hambler C (2001) Edge effects and tropical forest canopy invertebrates. *Plant Ecol* 153:347–359
- Freire Júnior, GB (2015) Dinâmica temporal e espacial da comunidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) do Cerrado. Tese, Universidade de Brasília
- Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP et al (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. *Rev Colomb Entomol* 40:203–212
- Galindo-Leal C, Câmara IG (2003) Atlantic forest hotspot status: an overview. In: Galindo-Leal C, Câmara IG (eds) *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Island Press, Washington, DC, pp 3–11
- Ganho NG, Marinoni RC (2005) A diversidade inventarial de Coleoptera (Insecta) em uma paisagem antropizada do Bioma Araucária. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 535- 543, <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262005000400014>
- Gardner TA et al (2008) The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecol. Lett.* 11:139–150. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01133.x>.
- Gates JE, Gysel WL (1978) Avian Nest Dispersion and Fledging Success in Field-Forest Ecotones and Reviewed work (s): Published by : Ecological Society of America
Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1938540> . *Ecol Soc Am* 59:871–883. doi: 10.2307/1938540
- Gilbert LE, Singer MC (1975) Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:365–395.

Hamer KC, Hill JK, Benedick S et al (2003) Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*. 40:150–162. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00783.x>.

Harper KA, MacDonald SE, Burton PJ, et al (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv Biol* 19:768–782. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x

Harris LD (1988) *Society for Conservation Biology Edge Effects and Conservation of Biotic Diversity*. Source *Conserv Biol* 2:330–332

Hill C, Gillison A, Jones R (1992) The spatial distribution of rain forest butterflies at three sites in North Queensland, Australia. *J Trop Ecol* 8:37–46. doi: 10.1017/S0266467400006064

Hill J, Hamer K, Tangah J, Dawood M (2001) Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* 128:294–302. doi: 10.1007/s004420100651

Honnay O, Verheyen K, Hermy M (2002) Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *For Ecol Manage* 161:109–122. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00490-X

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.

Iserhard CA, Quadros MT, Romanowski HP, Mendonça Jr. M de S (2010) Borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) ocorrentes em diferentes ambientes na

Floresta Ombrófila Mista e nos Campos de Cima da Serra do Rio Grande do Sul, Brasil.

Biota Neotrop 10:309–320. doi: 10.1590/S1676-06032010000100026

Johnston VR (1947) Breeding birds of the forest edge in Illinois. *The Condor* 49:45–53.

doi:10.2307/1364118

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. *Funct Ecol* 24:1362–1369. doi: 10.1111/j.1365-

2435.2010.01754.x

Kuussaari M et al (2007) Determinants of local species richness of diurnal Lepidoptera

in boreal agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ* 122: 366–376

Laurance WF, Ferreira LV, Rankin-de-Merona JM, Laurance SG (1998). Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities.

Conservation Biology, 12:460-464.

Lawton J, Bignell D, Bolton B, et al (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and

effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391:72–76. doi: 10.1038/34166

Leal IR, Filgueiras BKC, Gomes JP, Iannuzzi L, Andersen AN (2012) Effects of habitat

fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic Forest.

Biodivers. Conserv. 21: 1687–1701. doi:10.1007/s10531-012-0271-9.

Leite PF (2002) Contribuição ao conhecimento fitoecológico do Sul do Brasil. In:

Bressan, DA, Marchiori JNC (Eds.). *Ciência & Ambiente. Fitogeografia do Sul da*

América. Santa Maria: Pallotti 51-73.

- Leopold A (1933) *Game Management*. Charles Scribner Sons, New York.
- Lovejoy TE et al (1986) Edge and other effects of isolation on Amazonian forest fragments. In: Soute ME, ed. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland, MA: Sinauer, 376–401.
- Lourenço GM et al (2019) Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges. doi: 10.1371/journal.pone.0213008
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- Marchiori JNC (2002) *Fitogeografia do Rio Grande do Sul, enfoque histórico sistemas de classificação*. Editora EST, Porto Alegre
- Mills LS (1995) Edge Effects and Isolation: Red-Backed Voles on Forest Remnants. *Conserv Biol* 9:395–403. doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.9020395.x
- Ministério Do Meio Ambiente - MMA, 2019. *Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza - SNUC*. Brasília: MMA/SBF
- Morgan J (1998) Patterns of invasion of an urban remnant of a species-rich grassland in southeastern Australia by non-native plant species. *J Veg Sci* 9:181–190
- Müller P (1973) *Dispersal Centers of Terrestrial Vertebrates in the Neotropical Realm: a study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape*. The Hague. W. Junk
- 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 (1995) Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds), *Forest canopies*. San Diego: Academic Press, 73–106

Parker GG, Brown MJ (2000) Forest canopy stratification - Is it useful? *The American Naturalist* 155: 473–484

Pavoine S, Baguette M, Stevens VM, et al (2014) Life history traits, but not phylogeny, drive compositional patterns in a butterfly metacommunity. *Ecology* 95:3304–3313.
doi: 10.1890/13-2036.1

Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9:741–758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

Prance GT (1982) Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance GT (ed) *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, pp 137–158

Podgaiski LR et al (2007) Araneofauna (Arachnida;Araneae) do Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 7: 197-212,
<http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032007000200023>

Podgaiski LR, Souza Mendonça M, Pillar VD (2011) O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e por quê? *Oecologia Aust* 15:835–853. doi: 10.4257/oeco.2011.1504.05

- Rambo B (1994) A fisionomia do Rio Grande do Sul. Unisinos, São Leopoldo
- Ribeiro DB, Freitas AVL (2012) The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J Insect Conserv* 16:733–744. doi: 10.1007/s10841-012-9458-3
- Ribeiro MC, Martensen AC, Metzger JP, et al (2011) The Brazilian Atlantic Forest: A Shrinking Biodiversity Hotspot. *Biodivers hotspots* 405–434. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01363-9
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Richter A (2018) Estratificação vertical em borboletas frugívoras: diversidade taxonômica combinada a abordagem funcional e filogenética em uma região de Mata Atlântica subtropical. Dissertação, Universidade Federal de Pelotas
- Ricklefs R (2010) A Economia da Natureza. Guanabara Koogan.
- Ries L, Fletcher RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:491–522. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148
- Robertson AW, Ladley JJ, Kelly D (2008) Does height off the ground affect bird visitation and fruit set in the pollen-limited mistletoe *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae)? *Biotropica* 40:122–126. doi: 10.1111/j.1744-7429.2007.00329.x

Roll U, Geffen E, Yom-Tov Y (2015) Linking vertebrate species richness to tree canopy height on a global scale. *Glob Ecol Biogeogr* 24:814–825. doi: 10.1111/geb.12325

Roth RR (1976) Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57:773–782

Santos JP, Iserhard CA, Carreira JYO, Freitas AVL (2017) Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: Temporal species turnover is lower in the canopy. *J Trop Ecol* 33:345–355. doi: 10.1017/S0266467417000323

Santos JP, Iserhard CA, Teixeira MO, Romanowski HP (2011) Fruit-feeding butterflies guide of subtropical Atlantic Forest and Araucaria Moist Forest in State of Rio Grande do Sul, Brazil. *Biota Neotrop* 11:253–274. doi: 10.1590/S1676-06032011000300022

Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5:18–32. doi: doi:10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x

Scheffers BR, Phillips BL, Laurance WF, et al (2013) Increasing arboreality with altitude: A novel biogeographic dimension. *Proc R Soc B Biol Sci* 280:. doi: 10.1098/rspb.2013.1581

Schulze CH, Linsenmair KE, Fiedler K (2001) Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. In: *Plant Ecology*. pp 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.

SOS Mata Atlântica (2019) Atlas da Mata Atlântica. São Paulo, Brasil. Fundação SOS Mata Atlântica. Instituto Nacional das Pesquisas Espaciais.

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. *20*:109–121

Strelke WK, Dickson JG (1980) Effect of Forest Clear-Cut Edge on Breeding Birds in East Texas. *J Wildl Manage* 44:559–567. doi: 10.2307/3808003

Thomas JA (2005) Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 360:339–357. doi: 10.1098/rstb.2004.1585

Tregidgo DJ, Qie L, Barlow J, et al (2010) Vertical Stratification Responses of an Arboreal Dung Beetle Species to Tropical Forest Fragmentation in Malaysia. *Biotropica* 42:521–525. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00649.x

Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV (2001) Landscape ecology in theory and practice-pattern and process. Springer, New York

Turner MG (2005) Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:319–344. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614

Vance CC, Smith SM, Malcolm JR, et al (2007) Differences between forest type and vertical strata in the diversity and composition of hymenopteran families and mymarid genera in northeastern temperate forests. *Environ Entomol* 36:1073–83. doi: 10.1603/0046-225X(2007)36[1073:DBFTAV]2.0.CO;2

- van Halder I, Barbaro L, Jactel H (2011) Conserving butterflies in fragmented plantation forests: Are edge and interior habitats equally important? *J Insect Conserv* 15:591–601. doi: 10.1007/s10841-010-9360-9
- Vellend M, Cornwell WK, Magnuson-Ford K, Mooers AO (2010) Measuring phylogenetic biodiversity. In: Magurran AE, McGill BJ (ed) *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*, Oxford: Oxford University Press pp 193–206
- Wahlberg N, Leneveu J, Kodandaramaiah U, et al (2009) Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:4295–4302. doi: 10.1098/rspb.2009.1303
- Wallace AR (1865) On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan region. *Transactions of the Linnean Society of London* 25:1-71
- Wardhaugh CW, Blakely TJ, Greig H, et al (2006) Vertical stratification in the spatial distribution of the beech scale insect (*Ultracoelostoma assimile*) in *Nothofagus* tree canopies in New Zealand. *Ecol Entomol* 31:185–195. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00778.x
- Webb CO (2000) Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *Am Nat* 156:145–155. doi: <https://doi.org/10.1086/303378>
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100. doi: 10.1093/bioinformatics/btn358

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Wilcove D (1985) Nest Predation in Forest Tracts and the Decline of Migratory Songbirds. *Ecology* 66:1211–1214. doi: 10.2307/1939174

Artigo a ser submetido para o periódico *Biodiversity & Conservation*

Diversidade taxonômica, funcional e filogenética da comunidade de borboletas frugívoras em diferentes compartimentos florestais na Mata Atlântica subtropical

Gawlinski, K.¹, Iserhard, C.A.², Richter, A.¹, & Mendonça, M.d.S., Jr¹

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS.

2. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética, Instituto de Biologia, UFPel.

Resumo

Um dos principais objetivos da Ecologia é esclarecer os processos responsáveis pelos padrões de composição e estrutura das assembleias de espécies. O estudo da biodiversidade concentrou-se principalmente em diversidade taxonômica negligenciando aspectos importantes na estrutura e composição das comunidades. O objetivo deste estudo foi verificar a estruturação taxonômica, funcional e filogenética de uma comunidade de borboletas frugívoras em diferentes compartimentos florestais em uma área de Floresta Atlântica subtropical. Borboletas foram capturadas através de armadilhas com iscas atrativas nos estratos de borda, dossel e subosque. Foram registrados 2.850 indivíduos em 47 espécies, onde a maior riqueza e diversidade foi encontrada na borda enquanto a maior dominância foi registrada no dossel. A composição diferiu entre os três estratos. Foi encontrado agrupamento filogenético no subosque e na borda enquanto o dossel não apresentou um padrão claro. Para a estrutura funcional, foi encontrado um padrão aleatório com os estratos não diferindo funcionalmente entre si. O grande número de indivíduos e espécies nas bordas pode ser associado ao uso de plantas hospedeiras, abundantes nesses habitats. O padrão de agrupamento encontrado sugere que os filtros ambientais sejam mais relevantes na determinação da estrutura da comunidade do que a competição. Com relação a estrutura funcional, aparentemente a comunidade está sendo estruturada por fatores estocásticos. O presente estudo possibilitou um melhor entendimento sobre a estruturação das comunidades de borboletas frugívoras nos diferentes estratos florestais.

Palavras-chave: Bordas florestais, diversidade funcional, diversidade filogenética, estratificação vertical, floresta com araucária.

1. Introdução

Entender os padrões de distribuição das espécies ao longo de gradientes ambientais é um tema recorrente em Ecologia de Comunidades (Cianciaruso et al. 2009). Trabalhos que exploram o efeito do gradiente de estratificação vertical na distribuição de comunidades animais utilizam, em geral, dois níveis: o dossel, considerado como o agregado de todas as copas de árvore (Parker, 1995), e o subosque sendo o conjunto de vegetação de baixa estatura, que durante seu ciclo de vida não alcançam o dossel (Tabarelli et al. 1993), incluindo os indivíduos jovens das espécies arbóreas do dossel, arbustos, além de plântulas e ervas (Oliveira et al. 2001; Oliveira e Amaral 2005).

A variação na composição de espécies de plantas e na complexidade de estruturas vegetativas entre estratos gera distintos microclimas e estratificação de recursos alimentares (Smith, 1973). Bordas florestais feitas pelo homem divergem da cobertura florestal original possuindo diferentes condições microclimáticas, incluindo temperatura, umidade, velocidade do vento e quantidade de radiação solar que penetra no habitat, assemelhando-se com as condições encontradas no dossel (Murcia, 1995; Samways, 1994). Tais condições causam mudanças na estrutura da comunidade, não apenas em termos de abundância e diversidade, mas também nas interações ecológicas entre os organismos (Didham et al. 1996).

As comunidades ecológicas são conjuntos de espécies que coocorrem e interagem entre si, resultando não só de processos ecológicos presentes, como a competição entre as espécies (Hutchinson 1959; Leibold 1998) e os filtros ambientais (Weiher e Keddy 1995; Chase, 2003), mas também de processos evolutivos passados e suas respostas ecológicas ao ambiente (Tofts e Silvertown 2000; Ackerly, 2003; Pillar e Duarte 2010). Durante muitos anos os autores concentraram-se na avaliação da

biodiversidade, principalmente utilizando métricas tradicionais de diversidade, negligenciando outros aspectos importantes na estrutura e composição das comunidades (Iserhard et al. 2018). Tais padrões resultantes de gradientes em comunidades podem ser descritos através de medidas de diversidade taxonômica, funcional e filogenética. A diversidade filogenética é uma dimensão da diversidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies de uma comunidade (Magurran, 2004), já na diversidade funcional são medidos atributos que influenciam os processos da comunidade, independentemente de aspectos relacionados a filogenia dos organismos (Cianciaruso et al. 2009).

Um dos táxons mais utilizados como indicadores de mudanças ecológicas, devido à sensibilidade a mudanças na estrutura e composição da vegetação (Hamer et al. 2003; Bonebrake et al. 2010), são as borboletas frugívoras pertencentes à Nymphalidae, subfamílias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e Nymphalinae (Wahlberg et al. 2009). A distribuição vertical de borboletas frugívoras é relativamente bem conhecida nas regiões tropicais e subtropicais (DeVries 1988; DeVries & Walla 2001; Fermon et al. 2005, Molleman et al. 2006; Ribeiro & Freitas 2012). Alguns estudos identificaram um padrão claro de estratificação e preferência de algumas tribos de borboletas por alguns dos estratos, além de observarem um decréscimo da diversidade em direção ao dossel (Fermon et al. 2003; Molleman et al. 2006; Schulze et al. 2001; Thangah et al. 2004). Para a região Neotropical, trabalhos demonstraram a separação da composição de espécies destes insetos entre o subosque e o dossel, havendo um aumento na diversidade em direção ao dossel (Ribeiro e Freitas 2012; Santos et al. 2017; DeVries et al. 1988; 1997). Porém, Richter (2018) observou, em uma floresta de altitude no domínio da Mata Atlântica no extremo sul do Brasil (Floresta Ombrófila Mista), que não há um

efeito significativo da estratificação vertical na riqueza e abundância de borboletas frugívoras, apesar da maior dominância no dossel.

A criação de habitats afetados pela borda pode afetar as populações de borboletas devido a mudanças no microclima e/ou quantidade de recursos, particularmente a abundância de plantas hospedeiras ou microambientes particulares associados à estratificação florestal (Uehara-Prado et al. 2007). Bossart e Opuni-Frimpog (2009) encontraram efeito de borda sobre a diversidade de borboletas se estendendo até 100m no interior da mata. Filgueiras et al (2016) sugerem que habitats afetados por bordas dominadas por espécies de árvores pioneiras sustentam assembleias taxonomicamente distintas daquelas encontradas no interior das matas, incluindo espécies adaptadas a perturbações. Lourenço et al (2019) compararam as assembleias de borboletas em ecótonos naturais, interior da floresta e bordas antrópicas utilizando armadilhas no dossel e no subosque. A riqueza e diversidade de borboletas foram maiores nas áreas de transição (ecótonos e bordas). Os resultados sugeriram que as bordas florestais antrópicas são bastante distintas dos ecótonos naturais uma vez que a composição e dominância das espécies nos ecótonos foram semelhantes ao interior da floresta em ambos os estratos verticais.

A maioria das Unidades de Conservação estão sujeitas a distúrbios de origem antrópica que podem estar relacionados ao estabelecimento de áreas de cultivo, construção de estradas e trilhas de visitação (Castro, 2008). Tais práticas acabam por criar bordas florestais antrópicas, uma vez que a remoção das espécies arbóreas leva a uma transição abrupta entre a floresta e o habitat circundante causando uma série de mudanças na estrutura da floresta, microclima e composição de espécies (Laurance e Yensen 1991).

Os padrões encontrados em uma comunidade animal podem ser avaliados de forma mais robusta se analisada com a união do gradiente vertical com a borda florestal (que poderia ser entendida como um estrato horizontal), avaliando os estratos como três compartimentos florestais distintos, compreendendo borda, dossel e subosque, aumentando sobremaneira a robustez e eficiência na avaliação da estrutura de comunidades biológicas. Dessa forma, analisar os padrões de estrutura da comunidade, unindo a diversidade taxonômica, as relações de parentesco entre as espécies e suas características funcionais ao longo de gradientes ambientais pode revelar importantes informações sobre a estruturação da assembleia de borboletas frugívoras em diferentes estratos florestais.

A maioria dos estudos envolvendo estratificação vertical e efeito de borda foram realizados em florestas tropicais de baixas latitudes e altitudes. Desta forma, o objetivo deste estudo é verificar a diversidade taxonômica, funcional e filogenética da comunidade de borboletas frugívoras em diferentes compartimentos florestais em uma área de Mata Atlântica subtropical na região austral da América do Sul. As hipóteses deste trabalho são de que (i) haverá maior diversidade taxonômica, funcional e filogenética na borda da floresta; (ii) haverá maior riqueza e abundância de borboletas na borda e no dossel quando comparados ao subosque, devido às condições ambientais semelhantes entre borda e dossel; (iii) a composição será diferente entre borda, dossel e subosque com a presença grupos de espécies exclusivos a cada um destes ambientes.

2. Materiais e Métodos

Área de estudo

A área de estudo está localizada em uma Unidade de Conservação denominada Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA-SFP) (29° 25'22,4''S; 50° 23'11,2''O), situada no nordeste do Rio Grande do Sul, possuindo 1.615,59 ha de área

com altitudes superiores a 900 metros. O clima é classificado como mesotérmico sem período de seca (Cfb), com médias anuais de pluviosidade superiores a 2000 mm e temperatura anual média de 14,5°C (Backes, 2009). A FLONA-SFP possui áreas de mata nativa de Floresta Ombrófila Mista, e plantios de *Araucaria angustifolia*, *Pinus* spp. e *Eucalyptus* spp.

Amostragem

A amostragem foi realizada em duas grandes campanhas, mensalmente entre dezembro de 2016 a março de 2017 e novembro de 2017 a março de 2018, nas quais cada ocasião amostral possuiu duração entre oito e dez dias. Este período é considerado a melhor época para ocorrência de borboletas frugívoras na Mata Atlântica subtropical (Iserhard et al. 2017). Foram selecionadas seis áreas de Floresta Ombrófila Mista, sendo estabelecidas transecções no interior de matas nativas e em bordas adjacentes à estas transecções. Foram colocados conjuntos de cinco armadilhas atrativas na borda, sendo no interior florestal, cinco no dossel e cinco no subosque, totalizando 90 armadilhas. Este conjunto de cinco armadilhas foi considerado uma Unidade Amostral (UA), sendo que dentro de cada UA, as armadilhas eram distanciadas 40 metros entre si. Cada área de mata nativa estava distanciada pelo menos 500 metros das demais para garantir independência das amostras (Freitas et al. 2014).

As armadilhas utilizadas foram adaptadas do modelo Van Someren-Rydon (Freitas et al. 2014) e dispostas em linha no interior da mata alternadamente entre dossel (média de 15 metros de altura) e subosque, sendo que as UAs de borda foram colocadas adjacientemente às área de mata nativa em estradas com acesso para veículos (aproximadamente 3m de largura) (borda e subosque com armadilhas a 1,5 m de altura do solo). As iscas foram preparadas com uma mistura de caldo de cana e bananas maduras, fermentadas 48h antes do início de cada ocasião amostral (DeVries et al.

1997). A revisão das armadilhas e troca de iscas ocorreram a cada 48h. Indivíduos capturados foram identificados em nível de espécie seguindo Santos et al (2011), experiência dos amostradores e consulta a especialistas. Foi realizada a sexagem e o registro da presença dos espécimes capturados, posteriormente os indivíduos foram marcados com caneta permanente na asa anterior com numeração alfanumérica e liberados. Pelo menos três exemplares de cada espécie foram coletados, além de indivíduos de difícil identificação em campo, para posterior montagem e identificação em laboratório. Variáveis abióticas de temperatura e umidade foram medidas com o auxílio de *data loggers* em pelo menos uma transecção, incluindo os três ambientes, mensalmente.

Foram mensurados 13 atributos funcionais de aspectos morfológicos no corpo e asas das espécies de borboletas frugívoras: área funcional do olho, comprimento e área da asa anterior, área da asa posterior, proporção de investimento do tórax e do abdômen, carga alar, relação de aspecto, presença de coloração críptica ou disruptiva, iridescência, ocelos e presença da espécie em algum anel mimético. Os atributos foram escolhidos com base em revisão de literatura prévia sobre ecologia de lepidópteros. As medidas morfológicas foram realizadas com o auxílio de um paquímetro digital com resolução de 0,01mm e estéreo microscópio eletrônico.

Considerando as espécies encontradas na área de estudo, foi obtida uma árvore filogenética da família Nymphalidae a partir do recorte de uma árvore já existente, construída com base no tempo de divergência das espécies (Chazot et al. 2019). As espécies amostradas que não constavam originalmente na árvore foram incluídas manualmente na árvore filogenética com base em consultas à outras filogenias existentes contendo cada uma das espécies a serem incluídas no cladograma. Foram

utilizados o ambiente estatístico R (version 3.5.1, R Core Team, 2018) e o software Phylocom 4.2 (Webb et al. 2008).

Análise dos dados

A variação da diversidade taxonômica foi analisada através da construção de perfis de entropia, com base na estatística q (Jost, 2006). Através dos números de Hill, podemos verificar como se dá a variação da diversidade quando se leva em consideração apenas a riqueza ($q=0$), quando se considera apenas a equabilidade ($q=1$, equivalente ao índice de Shannon) e considerando apenas a dominância ($q=2$, equivalente ao índice de Simpson). Os perfis de diversidade foram calculados e plotados no software online iNEXT (Chao et al. 2016).

Modelos Lineares Mistos Generalizados (GLMM) foram usados para testar os efeitos de variáveis preditoras de temperatura e ambiente (borda, dossel e subosque) nas variáveis resposta de abundância e riqueza (distribuição de erros Poisson). Os meses de amostragem e as transecções foram utilizados como fator aleatório em cada modelo. Todos os modelos possíveis foram testados. Realizamos a seleção de modelos com base no AICc para selecionar o modelo que melhor se ajusta aos dados (Burnham e Anderson 2002). Também foi usado um modelo linear simples (LM) para avaliar em qual estrato a riqueza e a abundância foram maiores. Para a construção dos modelos lineares mistos e do modelo linear utilizamos o pacote *lme4* (Bates et al. 2015), no ambiente analítico R (version 3.5.1, R Core Team, 2018).

Para evitar uma alta correlação entre os atributos foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) e posteriormente os eixos da PCA foram utilizados para construção de um dendrograma funcional da comunidade, utilizando os pacotes *vegan* (Oksanen et al. 2015), *ape* (Paradis et al. 2004) e *ade4* (Dray e Dufour, 2007).

Foram estimadas as distâncias filogenéticas e funcionais médias (MPD/MFD) entre as espécies. Para ambos os valores MPD/MFD, foram calculados os tamanhos de efeito padronizados (SEs) com base em 999 valores nulos, que simulam comunidades nulas com base no conjunto de espécies regionais. A dispersão filogenética e funcional para cada estrato foi calculada usando o índice de parentesco líquido (NRI) (Webb 2000). Essa métrica permite determinar se as comunidades incluem um conjunto aleatório de espécies do conjunto regional ou, em contraste, um processo determinístico impulsiona a composição da comunidade (por exemplo, agrupamento ou dispersão filogenética) (Checa et al. 2019). O NRI foi posteriormente submetido a análises de modelos lineares para verificar se a variável preditora (estrato) afeta a estrutura da comunidade, sendo submetido a um teste *post-hoc* de Tukey para comparação entre os estratos, utilizando os pacotes *picante* (Kembel et al. 2010) e *lme4* (Bates et al. 2015)

Para ilustrar diferenças nos padrões de composição entre a borda, o dossel e o subosque foi realizada uma análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) utilizando trilhas como réplica e medida de semelhança de Jaccard. Para testar a significância dos agrupamentos formados foram realizados testes de permutação com medida de similaridade de Jaccard com o pacote *vegan* e a função *adonis* (Oksanen et al. 2015) para *R*, com 999 aleatorizações. Foi realizada a análise de Indicator Value (IndVal) para verificar a associação das espécies a determinado estrato (Dufrene e Legendre 1997), usando o pacote *indspecies* (De Cáceres e Legendre 2009) para *R*. Apenas espécies com valores de indicação $\geq 0,25$ e $p < 0,01$ foram consideradas com o intuito de remover espécies com fraca capacidade de indicação (González et al. 2013). A especificidade igual a um indica a presença da espécie em todos os locais e ocasiões amostrais, enquanto valores de fidelidade iguais a um indicam a probabilidade de

registrar determinada espécie no mesmo local em todas as ocasiões amostrais (De Cáceres, 2013).

3. Resultados

Em um total de 3.225 dias de esforço amostral, foram registrados 2.850 indivíduos em 47 espécies de borboletas frugívoras (Tabela 1) pertencentes às quatro subfamílias de Nymphalidae. Destes, 1.604 indivíduos pertencentes a 40 espécies foram amostrados na borda, 520 indivíduos de 29 espécies no dossel e 726 indivíduos em 24 espécies no subosque. Foram encontradas onze espécies exclusivas à borda, duas exclusivas ao dossel e quatro ao subosque. Dezesesseis espécies foram compartilhadas entre os três estratos. A subfamília mais rica e mais abundante foi Satyrinae, correspondendo a 61,7% das espécies amostradas e 81,3% dos indivíduos capturados, seguida por Charaxinae (17,0% da riqueza e 14,6% da abundância), Biblidinae (17,0% da riqueza e 3,8% de abundância) e Nymphalinae (4,2% e 0,4%, respectivamente) (Tabela 1). As espécies *Carminda paeon*, *Morpho epistrophus* e *Forsterinaria necys* representaram mais de 45% dos indivíduos amostrados em toda comunidade. Analisando separadamente os estratos, vemos que Satyrinae e, principalmente, a tribo Satyrini foram os grupos cujas espécies foram dominantes nos três estratos (Borda: *M. epistrophus* e *F. necys* com 38% dos indivíduos amostrados; Dossel: *C. paeon* com 55% da abundância; Subosque: *Taygetis ypthima*, *Forsterinaria quantius*, *F. necys* e *Eryphanis reevesii* com 64,29%).

De acordo com os padrões encontrados nos perfis de entropia observamos que a borda apresentou a maior riqueza ($q= 0$). Conforme o peso da abundância aumenta, a borda é indicada como o estrato mais equitável ($q= 1$) e com maior diversidade de espécies ($q= 2$), enquanto o dossel possui maior dominância (Figura 1). Foram encontradas diferenças nos parâmetros de riqueza e abundância para a comunidade de

borboletas frugívoras entre os três estratos analisados. O modelo que apresentou melhor desempenho para a riqueza foi “temperatura + estrato” ($F= 43,460$, $p= 0,018$) indicando que a temperatura e o estrato afetam o número de espécies, onde a borda foi o estrato com maior número de espécies. Já para a abundância, o modelo selecionado foi “temperatura*estrato” ($F= 45,694$, $p< 0,0001$) indicando que a interação entre as duas variáveis preditoras são responsáveis pelo padrão de abundância entre os estratos e o número de indivíduos também foi maior na borda (Tabela 2; Figuras 2 e 3).

De acordo com o NRI, os resultados indicaram que as espécies do subosque e da borda são filogeneticamente agrupadas, não havendo diferenças entre os estratos. Já o dossel não resultou em um claro padrão de agrupamento ou dispersão filogenética, diferindo estatisticamente apenas do subosque ($p=0,01$) (Figura 4 e 5). Em relação a estrutura funcional, os estratos não diferiram estatisticamente no que diz respeito ao dendrograma funcional (não significância detectada no NRI) (Figura 6 e 7).

A composição de espécies da assembleia de borboletas frugívoras diferiu significativamente entre os estratos ($F=6,6682$, $p=0,001$) formando três agrupamentos distintos e na comparação entre estratos, todos diferiram entre si (Tabela 3), ainda assim, algumas espécies foram registradas em estratos distintos. A análise de NMDS mostrou um bom nível de ajuste a matriz de distância original em duas dimensões ($r^2 = 0,99$) e com nível baixo de stress (0,09) (Figura 8).

A análise de IndVal indicou que vinte das 47 espécies presentes na comunidade foram associadas a um estrato ou a grupos com 2 estratos, dos quais sete espécies, todas Satyrinae, podem ser consideradas indicadoras de borda e três espécies de Satyrini e Brassolini sendo indicadoras de subosque (Tabela 4). Além disso foram formados dois grupos: “borda + dossel” com indicação de seis espécies de Satyrini, Charaxinae e Biblidinae e três espécies entre Satyrini, Brassolini e Preponini foram associadas ao

grupo “borda + subosque”. O dossel não obteve forte associação de nenhuma espécie (Tabela 4).

4. Discussão

Os resultados indicam que comunidades de borboletas que vivem na borda são mais ricas, mais abundantes e diversas (menor dominância) quando comparadas ao dossel e subosque, que são iguais. Além disso, todos os estratos possuem composições de espécies distintas entre si e a borda juntamente com o subosque possuem agrupamento filogenético de borboletas frugívoras.

A maior diversidade taxonômica foi registrada na borda, o que pode indicar que características favoráveis às borboletas frugívoras estejam ocorrendo neste estrato. Bordas em geral sustentam espécies vegetais adaptadas a perturbações e a estrutura da comunidade de borboletas é altamente sensível à relação com plantas (Filgueiras et al. 2016) seja na fase larval ou adulta. Segundo Ribeiro et al (2010), existe uma relação positiva entre temperatura, riqueza e abundância de borboletas. As altas temperaturas influenciam as borboletas sendo um fator determinante na resposta à capacidade de voo e atuam também como um *proxy* para a disponibilidade de recursos alimentares. Assim, em dias quentes espera-se que as borboletas sejam mais ativas em ambientes com maior temperatura (Ribeiro e Freitas 2010; Ribeiro et al. 2010). O grande número de indivíduos e espécies de borboletas frugívoras nas bordas pode ser associado, além da temperatura, ao uso de plantas hospedeiras que são abundantes nesses habitats (por exemplo, gramíneas e arbustos pioneiros). A criação de trilhas de visitação acaba por criar habitats de borda que podem causar mudanças no microclima e na radiação solar que podem se estender para o subosque da floresta, principalmente em pequenos fragmentos (Armstrong, 2010; Lourenço et al. 2019). Assim, todos esses fatores podem ter contribuído para que espécies generalistas e com maior espectro de tolerância às

adversidades fossem registradas na borda, levando a maior riqueza e abundância encontrados nesse estrato.

Em trabalhos cujo objetivo foi analisar os padrões registrados no dossel e no subosque (estratificação vertical), Ribeiro & Freitas (2012) na Amazônia e Araújo (2016) na Mata Atlântica encontraram uma maior diversidade no dossel, enquanto Santos et al. (2017), também na Mata Atlântica, registraram a maior diversidade no subosque. No presente estudo o dossel apresentou um alto padrão de dominância que pode ser explicado principalmente pela alta abundância de *C. paeon*, a qual obteve registros constantes ao longo das amostragens, padrão que pode ser associado à maior disponibilidade de recursos alimentares (bambus) na área de estudo. Segundo Brown (1992) esta borboleta pode voar mais alto em áreas com a presença dessa gramínea. O dossel pode ser percebido como um tapete verde (Birnbaum, 2001), com algumas borboletas adaptadas para persistirem nesse micro-habitat (Richter, 2018). Na Amazônia brasileira, a alta dominância em ambientes abertos estava associada a maior incidência de luz e menor sobreposição de nicho entre as espécies dominantes (Graça et al. 2017) assim, o nicho desocupado poderia levar a um acréscimo na abundância de *C. paeon* (Richter, 2018).

O agrupamento filogenético encontrado no subosque e na borda indica que clados mais próximos estão ocupando esses estratos e aparentemente uma forte pressão de filtros ambientais nesses habitats pode estar limitando a permanência de algumas linhagens. A análise de Indval ajuda a corroborar esse resultado, pois indicou que principalmente espécies de Satyrinae utilizam esses estratos. A estreita relação de Satyrinae com suas plantas hospedeiras (gramíneas, geralmente presentes no subosque e abundantes nas bordas) pode estar influenciando a maneira como estas estão ocupando os diferentes estratos, fator que pode estar exercendo uma pressão seletiva para que as

linhagens estejam associadas nestes ambientes. Quando a distribuição filogenética das espécies é agrupada o uso do hábitat é uma característica conservada dentro do pool de espécies da comunidade e a atração fenotípica domina a repulsão (Webb et al. 2002), levando assim a uma menor diversidade filogenética na comunidade em direção a borda e ao subosque. As diferenças das características e condições abióticas entre os compartimentos florestais podem estar atuando como um filtro ambiental, podendo ser um importante fator na moldagem da comunidade, em detrimento as interações interespecíficas como a competição, que pode gerar uma estrutura filogenética dispersa (Webb et al. 2002). Richter (2018) registrou, na mesma área amostral do presente estudo, uma homogeneização da temperatura durante a noite entre os estratos de dossel e subosque, podendo ser uns dos fatores que estão atuando na estruturação dessas assembleias.

A análise da estrutura funcional revelou que nenhum dos estratos analisados apresentou um claro padrão de dispersão ou agrupamento, apenas o dossel mostrou uma tendência ao agrupamento. Neste caso, não há diferenciação no uso dos habitats de acordo com os atributos funcionais medidos, sendo as funções das assembleias de borboletas semelhantes nos três compartimentos florestais testados. Como os estratos não diferiram entre si, mesmo que cada ambiente tenha um conjunto diferente de espécies, os atributos funcionais parecem ser redundantes, onde os diferentes estratos não exigem adaptações específicas das espécies, além disso, diferentes atributos podem estar desempenhando funções similares dentro desse estrato. Neste caso, características ambientais aparentemente tornam homogêneo o uso do habitat a partir da funcionalidade das assembleias de borboletas.

Como esperado, a composição diferiu entre os estratos e algumas espécies foram exclusivas de cada um deles. A borda apresentou o maior número de espécies

exclusivas. Segundo Lourenço et al (2019) bordas florestais antrópicas são diferentes dos ecótonos naturais, onde o último apresenta habitats únicos que acomodam espécies adaptadas a condições ecológicas distintas, enquanto as bordas antrópicas acomodam espécies oportunistas de áreas abertas ou espécies de dossel. A heterogeneidade dos fatores abióticos e outros processos como predação e partição de recurso são os principais fatores determinantes das diferenças de distribuição das espécies (Santos et al. 2017). De acordo com Armstrong (2010) as espécies encontradas na borda tendem a serem menos tolerantes à sombra e suas larvas são generalistas ou especializadas em gramíneas, tornando-as mais adaptadas a habitats de borda perturbados do que o interior da floresta. 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. Bordas são frequentemente distintas ecologicamente do interior do fragmento e a compreensão de como os padrões ecológicos mudam próximos às bordas são fundamentais para o entendimento das dinâmicas no nível da paisagem e para definir medidas de conservação adequadas (Collinge, 1996; Fahrig, 2003; Van Halder et al. 2011).

Sugerimos que habitats de borda criados a partir de trilhas de visitação possam atuar como corredores de dispersão para diferentes espécies, uma vez que indivíduos de algumas espécies foram registrados em mais de um estrato. O sistema de estudo localiza-se em uma floresta úmida e de altitude elevada. Aparentemente, a localização espacial do estrato de borda e suas conseqüentes mudanças microclimáticas e bióticas podem ser muito relevantes no que diz respeito a diversidade e composição das comunidades de borboletas frugívoras. Davis & Sutton (1998) sugerem que a fragmentação dos habitats pode criar condições microclimáticas e bióticas perto do nível do solo que são, geralmente, associadas ao dossel, transformando a borda em um

“dossel vertical”, no qual espécies habitantes de dossel podem se aproximar do solo. Além disso, segundo DeVries (1988), espécies adaptadas a utilizarem ambientes muito ensolarados podem tratar bordas de florestas e clareiras como uma extensão do dossel que chega ao chão. Algumas espécies de subosque também foram registradas na borda, o que nos leva a enfatizar que as trilhas podem estar sendo usadas por diversas espécies como corredores de dispersão entre os fragmentos florestais.

Os resultados do presente trabalho nos possibilitaram um melhor entendimento sobre a estruturação das comunidades de borboletas frugívoras nos diferentes estratos florestais. Nosso estudo sugere que a formação de corredores de dispersão pela abertura de trilhas de visitação dentro da FLONA-SFP pode estar influenciando os a estruturação das comunidades no dossel, subosque e borda. Os habitats de borda, por serem dominados por espécies vegetais pioneiras, suportam assembleias de borboletas distintas taxonomicamente daquelas encontradas tanto no dossel quanto no subosque da floresta, apesar do compartilhamento de algumas espécies. Além disso, a utilização de múltiplas dimensões da diversidade traz uma melhor compreensão dos padrões de estruturação das comunidades de borboletas frugívoras, sendo de grande importância para a tomada de decisões relacionadas a conservação ambiental e manejo de Unidades de Conservação visando a manutenção da biodiversidade local e regional.

Referências Bibliográficas

Ackerly DD (2003) Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* 164: S165–S184. doi: 10.1086/368401

Araújo PF (2016) Estruturação espaço-temporal, funcional e filogenética de borboletas frugívoras em diferentes estratos verticais de uma Floresta Estacional Semidecidual.

Dissertação, Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

Armstrong C (2010) The effect of forest edges on the community structure of tropical fruit-feeding butterflies. *Plymouth Student Sci* 3:3–17

Backes A (2009) Distribuição geográfica atual da floresta com Araucária: condicionamento climático. In: Fonseca CRD, Souza AF, Leal-Zanchet AM, Dutra TL (eds) *Floresta com Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável*. Holos, Ribeirão Preto, pp 39–44

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J Stat Softw* 67:. doi: <http://dx.doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Birnbaum P (2001) Canopy surface topography in a French Guiana forest and the folded forest theory. In: Linsenmair KE, Davis AJ, Fiala B, Speight MR (eds) *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management*. Springer, Netherlands, pp 293–300

Bonebrake TC, Ponisio LC, Boggs CL, Ehrlich PR (2010) More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biol Conserv* 143:1831–1841. doi: 10.1016/j.biocon.2010.04.044

Brown KS (1992) Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: Morellato LPC (ed). *História Natural da Serra do*

Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da UNICAMP. Campinas, Brasil, pp 142- 187

Bossart JL, Opuni-Frimpong E (2009) Distance from Edge Determines Fruit-Feeding Butterfly Community Diversity in Afrotropical Forest Fragments. *Environ Entomol* 38:43–52. doi: 10.1603/022.038.0107

Castro DM (2008) Efeitos de borda em ecossistemas tropicais: síntese bibliográfica e estudo de caso em fragmentos de cerrado, na região nordeste do estado de São Paulo. Dissertação, Universidade de São Paulo.

Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer-Verlag, New York.

Chao A, Ma KH, Hsieh TC (2016) User's Guide for iNEXT Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. *Code 30043:1–14*. doi: 10.13140/RG.2.2.25777.79200

Chase JM (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia, Heidelberg*, 136:489-498

Chazot N, Panara S, Zilbermann N, et al (2016) Morpho morphometrics: Shared ancestry and selection drive the evolution of wing size and shape in *Morpho* butterflies. *Evolution (N Y)* 70:. doi: 10.1111/evo.12842

Checa MF, Danoso D, Levy E, et al (2019) Assembly mechanisms of Neotropical butterfly communities along an environmental gradient. *bioRxiv*. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/632067>

Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop* 9:93–103. doi: 10.1590/S1676-06032009000300008

Collinge SK (1996) Ecological consequences of habitat fragmentation: Implications for landscape architecture and planning. *Landsc Urban Plan* 36:59–77. doi: 10.1016/S0169-2046(96)00341-6

Davis AJ, Sutton SL (1998) The effects of rainforest canopy loss on arboreal dung beetles in Borneo: Implications for the measurement of biodiversity in derived tropical ecosystems. *Divers Distrib* 4:167–173. doi: 10.1046/j.1472-4642.1998.00017.x

de Cáceres M (2013) How to use the *indicspecies* package (ver. 1.7.1). R Project, 29.

de Cáceres M, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference [online]. Available: <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/>.

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 butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol J Linn Soc* 62:343–364. doi: 10.1006/bijl.1997.0155

Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, Davis AJ (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol Evol* 11:. doi: 10.1016/0169-5347(96)20047-3

Dray S, Dufour A-B (2007) The *ade4* Package: Implementing the Duality Diagram for

Ecologists. *J Stat Softw* 22:. doi: 10.18637/jss.v022.i04

Dufrene M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345.

<https://doi.org/10.2307/2963459>

Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419

Fermon H, Waltert M, Mühlenberg M (2003) Movement and vertical stratification of fruit-feeding butterflies in a managed West African rainforest. *J Insect Conserv* 7:7–19. doi: 10.1023/A:1024755819790

Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP, et al (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. *Rev Colomb Entomol* 40:203–212

Filgueiras BKC, Melo DHA, Leal IR, et al (2016) Fruit-feeding butterflies in edge-dominated habitats: community structure, species persistence and cascade effect. *J Insect Conserv* 20:539–548. doi: 10.1007/s10841-016-9888-4

Hamer KC, Hill JK, Benedick S et al (2003) Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*. 40:150–162. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00783.x>.

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93:145-159, <http://dx.doi.org/10.1086/282070>

Iserhard CA, Duarte LDS, Seraphim N, AVL Freitas (2018) How urbanization affects multiple dimensions of biodiversity in tropical butterfly assemblages. *Biodivers Conserv* 28:621–638. doi: 10.1007/s10531-018-1678-8

Iserhard CA, Romanowski HP, Richter 392 A, De Souza Mendonça M (2017) Monitoring temporal variation to assess changes in the structure of subtropical Atlantic forest butterfly communities. *Environ Entomol* 46:804–813.
<https://doi.org/10.1093/ee/nvx115>

Jost B (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375

Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, et al (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463–1464. doi:
10.1093/bioinformatics/btq166

Laurance WF, Yensen E (1991) Predicting the Impacts of Edge Effects in Fragmented Habitats. *Biol Conserv* 55:77–92

Lourenço GM et al (2019) Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges. doi: 10.1371/journal.pone.0213008

Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford

Molleman F, Kop A, Brakefield PM, et al (2006) Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodivers Conserv* 15:107–121. doi: 10.1007/s10531-004-3955-y

Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation.

Trends Ecol Evol 10:58–62. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88977-6

Oksanen J et al (2015) Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-0.

<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Oliveira ECL, Felfili JM (2005) Estrutura e dinâmica da regeneração natural de uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 801-811.

Oliveira RJ et al (2001) Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da floresta atlântica de encosta, Peruíbe, SP. *Acta Botanica Brasilica* 15: 391-412.

Paradis E, Claude J e Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290

Parker GG (1995) Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds), *Forest canopies*. San Diego: Academic Press, 73–106

Parker GG, Brown MJ (2000) Forest canopy stratification - Is it useful? *The American Naturalist* 155: 473–484

Pillar VD, Duarte L d. S (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecol Lett* 13:587–596. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01456.x

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R

Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [https://www.R-](https://www.R-project.org/)

[project.org/](https://www.R-project.org/)

Ribeiro DB, Freitas AVL (2012) The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J Insect Conserv* 16:733–744. doi:

10.1007/s10841-012-9458-3

Ribeiro DB, Freitas, AVL (2010) Differences in thermal responses in a fragmented landscape: temperature affects the sampling of diurnal, but not nocturnal fruit-feeding Lepidoptera. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 42:1-4

Ribeiro DB, Prado PI, Brown KS, Freitas AVL (2010) Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the atlantic forest. *Biotropica* 42:710–716. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00648.x

Richter A (2018) Estratificação vertical em borboletas frugívoras: diversidade taxonômica combinada a abordagem funcional e filogenética em uma região de Mata Atlântica subtropical. Dissertação, Universidade Federal de Pelotas

Samways MJ (1994) *Insect conservation. Biology*. Chapman & Hall, London

Santos JP dos, Iserhard CA, Teixeira MO, Romanowski HP (2011) Fruit-feeding butterflies guide of subtropical Atlantic Forest and Araucaria Moist Forest in State of Rio Grande do Sul, Brazil. *Biota Neotrop* 11:253–274. doi: 10.1590/S1676-06032011000300022

Santos JP, Iserhard CA, Carreira JYO, Freitas AVL (2017) Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: Temporal species turnover is lower in the canopy. *J Trop Ecol* 33:345–355. doi: 10.1017/S0266467417000323

Schulze CH, Linsenmair KE, Fiedler K (2001) Understorey versus canopy: Patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecol* 153:133–152. doi: 10.1007/978-94-017-3606-0_11

Smith A (1973) Stratification of temperate and tropical forests. *Am Nat* 107:671–683.

doi: 671–683. doi:10.1086/282866

Tabarelli M, Villani JP, Mantovani W (1993) Aspectos da sucessão secundárias em floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, SP. *Revista do Instituto Florestal* 5: 99-112.

Tangah J, Hill JK, Hamer KC, Dawood MM (2004) Vertical distribution of fruit-feeding butterflies in Sabah, Borneo. *Sepilok Bull* 1:17–27. doi: 10.1.1.536.2161

Tofts R, Silvertown J (2000) A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 363–369

Uehara-Prado M, Brown KS, Freitas AVL (2007) Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: Comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Glob Ecol Biogeogr* 16:43–54. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00267.x

van Halder I, Barbaro L, Jactel H (2011) Conserving butterflies in fragmented plantation forests: Are edge and interior habitats equally important? *J Insect Conserv* 15:591–601. doi: 10.1007/s10841-010-9360-9

Wahlberg N, Leneveu J, Kodandaramaiah U et al (2009) Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:4295–4302. doi: 10.1098/rspb.2009.1303

Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100. doi: 10.1093/bioinformatics/btn358

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Webb CO (2000) Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *Am Nat* 156:145–155. doi: <https://doi.org/10.1086/303378>

Weiher E, Keddy P (1955) Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Nord Soc Oikos* 74:159–164. doi: doi:10.2307/3545686

Legendas

Figura 1 Perfis de entropia calculados para a comunidade de borboletas frugívoras nos estratos de borda, dossel e subosque na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, registradas entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018

Figura 2 Box-plot de riqueza de espécies de borboletas frugívoras em cada estrato analisado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, registradas entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018

Figura 3 Box-plot de abundância de borboletas frugívoras em cada estrato analisado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, registradas entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018

Figura 4 Diversidade filogenética com base no NRI calculado para os estratos de borda, dossel e subosque para a comunidade de borboletas frugívoras da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, registradas entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018

Figura 5 Teste de TukeyHSD comparando a diversidade filogenética de borboletas frugívoras entre os estratos avaliados

Figura 6 Diversidade funcional com base no NRI calculado para os estratos de borda, dossel e subosque para a comunidade de borboletas frugívoras da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, registradas entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018

Figura 7 Teste de TukeyHSD comparando a diversidade funcional de borboletas frugívoras entre os estratos avaliados

Figura 8 Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) com medida de similaridade de Jaccard para a composição de espécies da comunidade de borboletas frugívoras da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, registradas entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018

Figuras

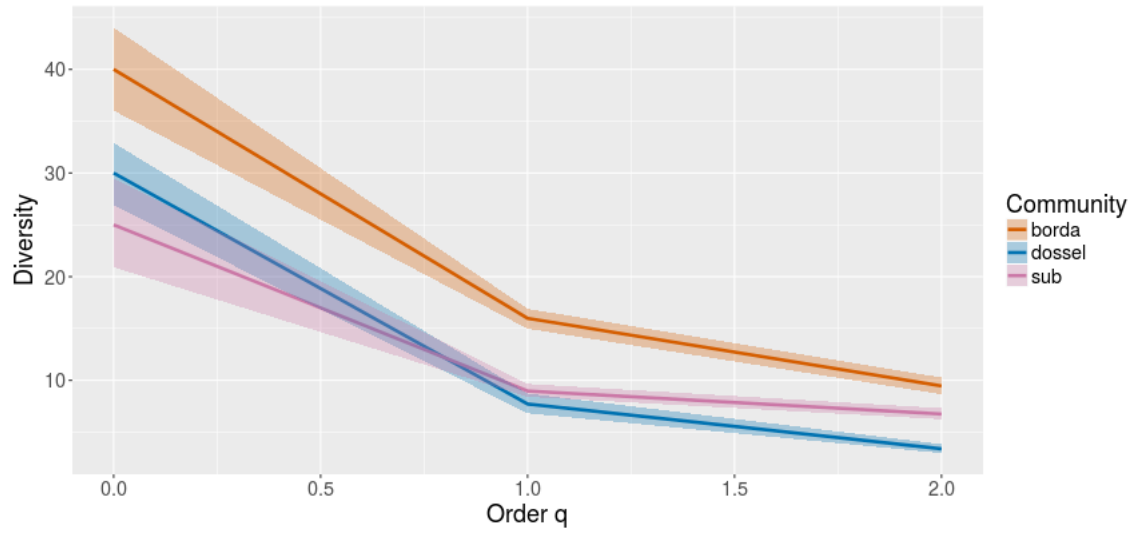


Fig. 1

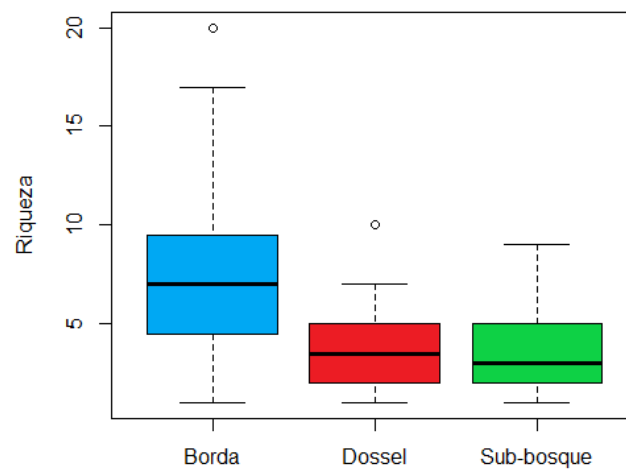


Fig. 2

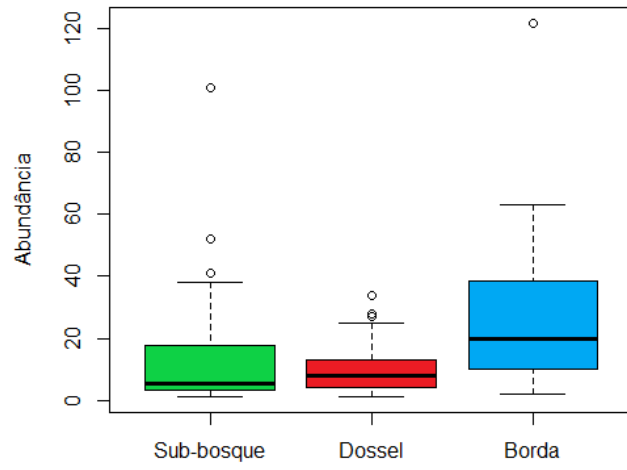


Fig. 3

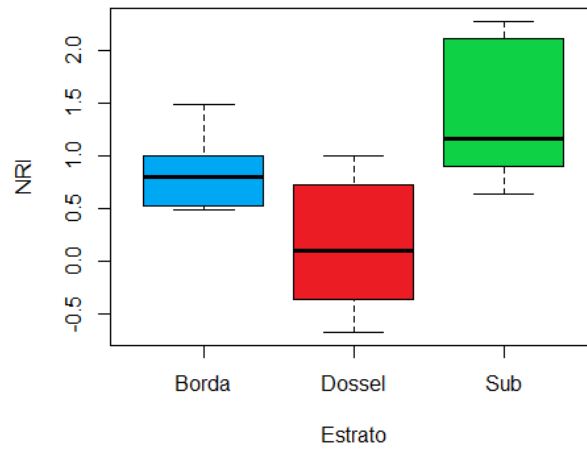


Fig. 4

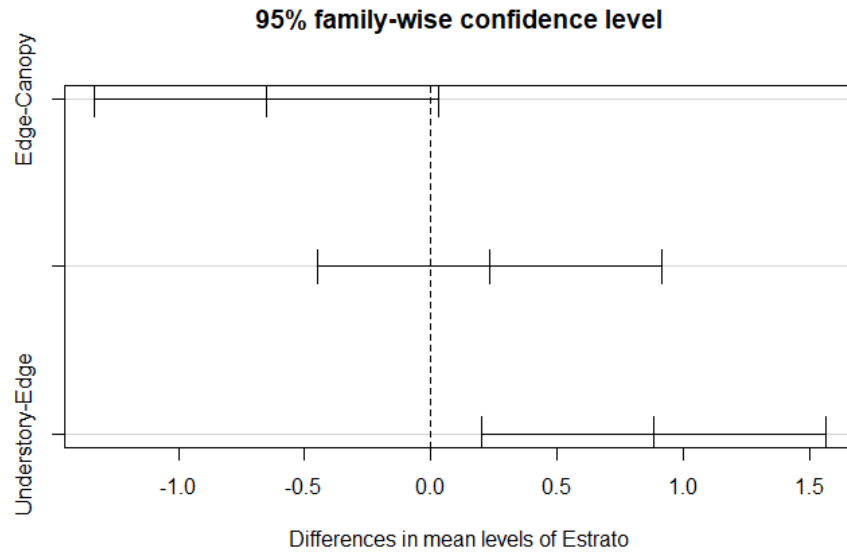


Fig. 5

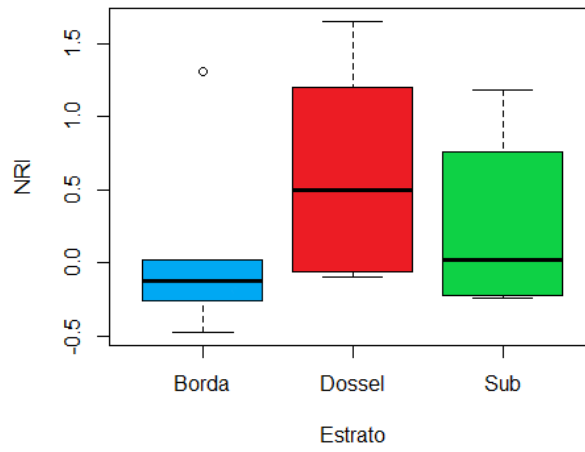


Fig. 6



Fig. 7

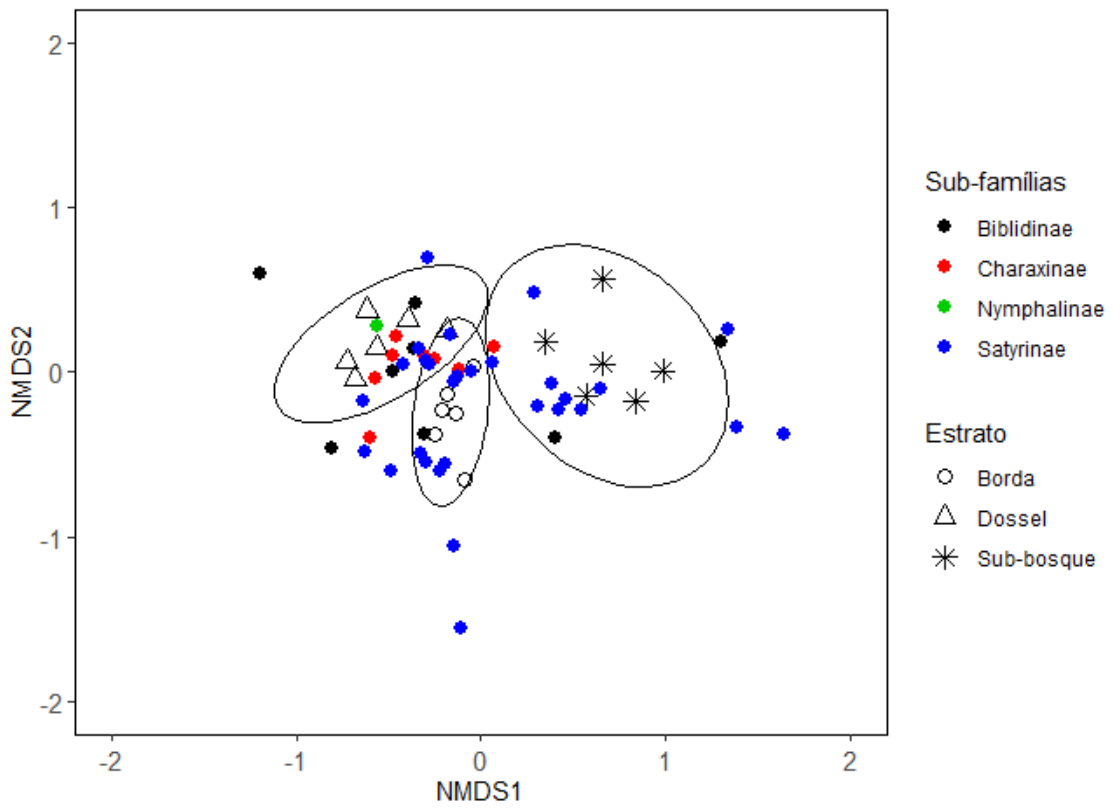


Fig. 8

Tabelas

Tabela 1: Espécies de borboletas frugívoras registradas na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, entre dezembro de 2016 a março de 2017 e outubro de 2017 a março de 2018. “S” = riqueza. “BO” = Borda, “DO” = Dossel e “SB” = Subosque.

Família/Subfamília/Tribo/Espécie	BO	DO	SB
NYMPHALIDAE			
Biblidinae (S=8)	62	40	5
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder & Felder, 1867)	1		
<i>Diaethria candrena</i> (Godart, 1824)		5	1
<i>Diaethria clymena</i> (Cramer, 1775)		2	
<i>Catonephele sabrina</i> (Hewitson, 1852)	2		
<i>Eunica eburnea</i> Fruhstorfer, 1907	1	1	
<i>Epiphile hubneri</i> Hewitson, 1861	22	13	2
<i>Epiphile orea</i> Hübner, 1816	36	19	1
<i>Temenis laothoe</i> Cramer, 1779			1
Charaxinae (S=8)	284	99	33
<i>Memphis hirta</i> (Weymer, 1907)	51	6	
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	26	24	1
<i>Zaretis strigosus</i> (Gmelin, [1790])	41	29	

<i>Archaeoprepona amphimachus</i> (Fabricius, 1775)	59	23	9
<i>Archaeoprepona chalciope</i> (Hübner, [1823])	86	9	21
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	15	2	2
<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])	1		
<i>Prepona pylene</i> Hewitson, 1853	5	6	
Nymphalinae (S=2)	6	5	
<i>Historis acheronta</i> (Fabricius, 1775)	1		
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)	5	5	
Satyrinae (S=29)	1252	376	688
<i>Blepolenis bassus</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	52	5	
<i>Blepolenis batea</i> (Hübner 1821)	16	2	
<i>Caligo martia</i> (Godart, [1824])	25	6	
<i>Catoblepia amphirhoe</i> (Hübner, [1825])		1	
<i>Eryphanis reevesii</i> (Doubleday, 1849)	55	1	90
<i>Narope cyllaistros</i> E. Doubleday, [1849]			2
<i>Opoptera fruhstorferi</i> (Röber, 1896)			69
<i>Opsiphanes quiteria</i> Staudinger, 1887	3	2	
<i>Morpho aega</i> (Hübner, [1822])			1
<i>Morpho epistrophus</i> (Fabricius, 1796)	398	2	60

<i>Morpho portis</i> (Hübner, [1821])	8		5
<i>Capronnieria galesus</i> (Godart, [1824])	21		
<i>Carmina griseldis</i> (Weymer, 1911)	12	2	1
<i>Carmina paeon</i> (Godart, [1824])	179	286	41
<i>Eteona tisiphone</i> (Boisduval, 1836)	14	4	
<i>Forsterinaria necys</i> (Godart, [1824])	212	32	93
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])	11	1	101
<i>Forsterinaria pronophila</i> (Butler, 1867)	51	19	12
<i>Godartiana muscosa</i> (A. Butler, 1870)	1		
<i>Hermeuptychia</i> sp.	6	2	1
<i>Moneuptychia castrensis</i> (Schaus, 1902)	48	5	
<i>Moneuptychia pervagata</i> A.V.L. Freitas, R. Siewert & O.H.H. Mielke, 2015	4		
<i>Moneuptychia soter</i> (A. Butler, 1877)	2		
<i>Paryphthimoides grimon</i> (Godart, [1824])	1	5	1
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, [1824])	60		
<i>Praepedaliodes phanias</i> (Hewitson, 1862)	2	7	3
<i>Taygetis ypthima</i> Hübner, [1821]	42		202
<i>Yphthimoides ochracea</i> (A. Butler, 1867)	28		

<i>Ypthimoides ordinaria</i> Freitas , Kaminski & Mielke, 2012	1		
<i>RIQUEZA TOTAL</i>	40	29	24
<i>ABUNDÂNCIA TOTAL</i>	1604	520	726

Tabela 2. Seleção de modelo baseada em AICc para modelos lineares mistos de riqueza e abundância de borboletas frugívoras em relação ao estrato (borda, dossel ou subosque) e temperatura. k, número total de parâmetros no modelo; logLik, logaritmo da probabilidade maximizada; AICc, estimador de segunda ordem do critério de informação de Akaike; Δ AICc, diferença nos valores de AICc entre um modelo e o melhor modelo; wi, peso de Akaike.

Seleção de modelos baseados em informações					
Modelos	k	logLik	AICc	deltaAICc	Wi
<i>Riqueza</i>					
Temperatura + Estrato	6	-364.6	741.17	0.00	0.719
Temperatura * Estrato	5	-364.1	744.15	2.98	0.147
Estrato	8	-367.2	744.49	0.34	0.134
Temperatura	4	-408.7	825.32	80.83	0.000
Nulo	3	-430.9	867.87	42.55	0.000
<i>Abundância</i>					
Estrato*Temperatura	8	-794.3	1604.5	0.00	1
Estrato	6	-808.7	1627.3	22.8	0
Estrato + Temperatura	4	-808.4	1628.7	1.4	0
Temperatura	4	-1011	2030	401.3	0
Nulo	3	-1087.5	2181	151	0

Tabela 3. Comparações estatísticas par a par da composição de borboletas frugívoras presentes na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil registrados entre dezembro de 2016 a março de 2018, nos estratos de borda, dossel e subosque.

Comparações pareadas significativas após as correções de Bonferroni são indicadas com um asterisco (*).

Pares	F.Model	R ²	p.value	p.adjusted sig.
Borda vs dossel	5.67435	0.3620150	0.005	0.015*
Borda vs sub	10.05960	0.5014856	0.005	0.009*
Dossel vs sub	14.56813	0.5929686	0.003	0.009*

Tabela 4. IndVal indicando a associação de espécies da comunidade de borboletas frugívoras aos estratos florestais na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, São Francisco de Paula, RS, Brasil, registrados entre dezembro de 2016 a março de 2017 e de outubro de 2017 a março de 2018. Sat – Satyrinae, Cha – Charaxinae, Bib – Biblidinae. A=valores de fidelidade, B=valores de especificidade, Stat= associação estatística.

	Subfamílias/Tribos	A	B	Stat	p
Borda					
<i>Morpho epistrophus</i>	Sat, Morphini	0.859	0.297	0.506	0.0001
<i>Paryphthimoides phronius</i>	Sat, Satyrini	1.000	0.166	0.408	0.0001
<i>Moneuptychia castrensis</i>	Sat, Satyrini	0.893	0.106	0.308	0.0001
<i>Capronnieria galesus</i>	Sat, Satyrini	1.000	0.090	0.302	0.0001
<i>Caligo martia</i>	Sat, Brassolini	0.792	0.111	0.297	0.0001
<i>Ypthimoides ochracea</i>	Sat, Satyrini	1.000	0.085	0.293	0.0001
<i>Blepolenis bassus</i>	Sat, Brassolini	0.900	0.075	0.261	0.0001
Subosque					
<i>Taygetis ypthima</i>	Sat, Satyrini	0.860	0.503	0.658	0.0001
<i>Forsterinaria quantius</i>	Sat, Satyrini	0.918	0.258	0.487	0.0001
<i>Opoptera fruhstorferi</i>	Sat, Brassolini	1.000	0.165	0.407	0.0001
Borda + Dossel					
<i>Carminda paeon</i>	Sat, Satyrini	0.902	0.458	0.643	0.0001
<i>Zaretis strigosus</i>	Cha, Anaeini	1.000	0.153	0.392	0.0002
<i>Archaeoprepona amphimachus</i>	Cha, Preponini	0.879	0.169	0.387	0.0002

<i>Epiphile orea</i>	Bib, Epiphilini	0.977	0.121	0.344	0.0001
<i>Memphis moruus</i>	Cha, Anaeini	0.977	0.110	0.329	0.0001
<i>Memphis hirta</i>	Cha, Anaeini	1.000	0.088	0.298	0.0004
<i>Epiphile hubneri</i>	Bib, Epiphilini	0.933	0.086	0.284	0.002
Borda + Subosque					
<i>Forsterinaria necys</i>	Sat, Satyrini	0.905	0.335	0.551	0.0001
<i>Eryphanis reevesii</i>	Sat, Brassolini	0.993	0.232	0.480	0.0001
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	Cha, Preponini	0.881	0.186	0.405	0.0006

Considerações finais

O presente estudo buscou trazer uma nova abordagem para avaliar as comunidades de borboletas frugívoras, bem como possibilitou um melhor entendimento sobre a estruturação das comunidades de borboletas frugívoras nos diferentes estratos florestais. Desta forma, avaliar os estratos como compartimentos florestais pode aumentar o conhecimento sobre a montagem e estruturação de comunidades biológicas na região Neotropical. Além disso, a maioria dos estudos envolvendo os estratos de dossel, subosque (estratificação vertical) e borda foram realizados em florestas tropicais de baixas latitudes e altitudes, sendo este um dos primeiros estudos com essas temáticas a serem realizados na Mata Atlântica subtropical na região mais austral da América do Sul.

Aliar este tipo de abordagem com a avaliação de múltiplas dimensões da diversidade a fim de verificar padrões de distribuição de comunidades de borboletas frugívoras pode revelar importantes informações sobre ecologia de insetos. A avaliação em conjunto de diferentes tipos de habitats, incluindo aqueles formados pela ação antrópica (borda) e por causas naturais (dossel e subosque), utilizando borboletas frugívoras como modelo de estudo em áreas preservadas, pode ser de grande importância para a tomada de decisões relacionadas a conservação ambiental, manejo e monitoramento destas áreas. A maioria das Unidades de Conservação estão sujeitas a distúrbios de origem antrópica, assim sugerimos que UC's com predominância de florestas busquem manter uma rede de trilhas, podendo ser planejada de forma a permitir o uso destas unidades da paisagem por determinadas espécies de borboletas que utilizam esses habitats. Recomenda-se ainda que sejam mantidas quantidades significativas de florestas não dominadas por bordas, uma vez que habitats de borda limitam grandemente a persistência a longo prazo de espécies dependentes da floresta,

preservando assim comunidades de borboletas presentes no dossel, no subosque e nas bordas florestais.

.