

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO - MCTI
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA – PPG-ENT

**DIVERSIDADE, PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESFORÇO DE COLETA DE
BORBOLETAS FRUGÍVORAS EM FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA
AMAZÔNIA, MANAUS, BRASIL**

MÁRLON BRENO COSTA SANTOS DA GRAÇA

Manaus, Amazonas

Fevereiro, 2014

MÁRLON BRENO COSTA SANTOS DA GRAÇA

**DIVERSIDADE, PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESFORÇO DE COLETA DE
BORBOLETAS FRUGÍVORAS EM FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA
AMAZÔNIA, MANAUS, BRASIL**

ORIENTADOR: Dr. JOSÉ WELLINGTON DE MORAIS

CO-ORIENTADORA: Dra. ELIZABETH FRANKLIN CHILSON

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Entomologia).

Manaus, Amazonas

Fevereiro, 2014

G729 Graça, Márlon Breno Costa Santos da
Diversidade, padrões de distribuição e esforço de coleta de
borboletas frugívoras em floresta ombrófila densa da Amazônia,
Manaus, Brasil / Márlon Breno Costa Santos da Graça. --- Manaus:
[s.n], 2014.
xii, 52 f. : il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014.

Orientador : José Wellington de Moraes.

Coorientador : Elizabeth Franklin Chilson.

Área de concentração : Entomologia.

1. Ecologia de comunidades. 2. Nymphalidae. 3. Borboletas.
I. Título.

CDD 595.78

Sinopse:

Estudou-se a diversidade de borboletas frugívoras, verificando a influência de variáveis ambientais sobre a sua distribuição espacial e considerando o efeito de um traço funcional morfológico nos padrões encontrados. Também, verificou-se a possibilidade da redução do esforço de coleta desses insetos, de modo a otimizar recursos e fornecer uma metodologia padronizada.

Palavras-chave: Composição de espécies; Conservação; Nymphalidae; Resposta ecológica; Suficiência amostral.

Aos meus pais, Domingos e Márcia, e ao meu irmão Patrick (*in memoriam*):
o único amor certamente infinito.

“And even though I fall from grace, I will keep the dream alive.”

(Andy Bell)

Agradecimentos

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pela oportunidade de cursar o mestrado e ter se tornado uma segunda casa para mim nesses dois anos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia, pela oportunidade de aprimorar os meus conhecimentos.

Aos meus orientadores: Dr. José Wellington de Moraes, por aceitar o desafio de trabalhar com um grupo fora do seu espectro de atividade, por ter sido sempre solícito e incisivo para resolver todos os problemas que surgiram no decorrer do trabalho e por ser um grande amigo, com quem puder contar em todas as horas; e Dra. Elizabeth Franklin, por ter aceitado da mesma forma as borboletas dentro da sua pesquisa, pelas cobranças e conselhos sempre pertinentes, e pela imensa dedicação que direcionou ao meu trabalho. Vocês dois foram, por definição da palavra, o que eu julgo ser um *orientador* de verdade.

Ao Dr. Jorge Luiz Pereira de Souza e ao MSc. Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno, “os caras” da estatística, por todo o auxílio fornecido, não só na confecção dos resultados no R, mas também nos ensinamentos básicos sobre pesquisa, dentro e fora de sala de aula.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas, por financiar os equipamentos e excursões necessários ao meu trabalho.

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) e ao Instituto de Ciência e Tecnologia de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica (CENBAM) pela coleta e disponibilização dos dados referentes às variáveis ambientais.

Aos companheiros do Laboratório de Sistemática e Ecologia de Invertebrados do Solo: Nikolas, um dos meus melhores amigos, pela parceria, tanto na vida pessoal, quanto na profissional, por ter sido o primeiro a desbravar a Amazônia junto comigo, com apenas uma bússola (quase perdida) no bolso; Inaura, por ter dado aquele abraço que me deu forças para encarar as árduas coletas e por ser a diversão do Laboratório (oi?); Rafael, amigo de longa data desde a graduação, quem contornou comigo todos os problemas, apesar dos altos e baixos; Gustavo, pela amizade e ajuda nas ladeiras da L3. Breno, Samuel, Camila, Nete, e os amigos que partiram Fábio e Vitão, obrigado pelo companheirismo. Agora nós sabemos que as borboletas frugívoras são tão edáficas quanto um colêmbolo ou uma formiga hahaha.

À Dra. Ana Lúcia Nunes-Gutjahr, por ter sido a responsável pela minha iniciação no mundo da pesquisa e dos insetos, além de ter fornecido a mim imensurável suporte para cursar o mestrado.

Aos meus pais Domingos e Márcia, pelo incondicional amor e apoio de sempre. À tia Giselle, minha segunda mãe, à vó Eleonora, aos meus irmãos de sangue (Patrick, Lucca e Melissa) e de coração (Leandra e Lizandra), e aos primos Warner, Ingrid, Izabelle (e agora a Lara), Diego, Márcio, Suzane e Felipe por todo o amor, amizade e apoio.

À minha grande e melhor amiga Joana Patrícia Filgueira *rosmin*, por compartilhar todos os momentos que vivi nessa nova etapa da minha vida e por ser sempre a melhor amiga que alguém pode ter, mesmo estando em outra cidade. “*O que fomos não será definido por palavras fáceis que alguém dirá, não estará nos calendários, dicionários, nem nas buscas do Google.*”.

À minha companheira e namorada Jéssica Cunha, por ter suportado essa relação à distância e por ter entendido todos os meus defeitos e chatices. Já te disse: *se não fosse contigo, não seria.*

À minha grande amiga Jeane Marcelle Nascimento, por ter sido esse grande achado na minha vida, por ter tornado a vida acadêmica mais leve, por ter vivido comigo todas as alegrias e decepções durante o mestrado e por toda a confiança depositada em mim. Amo você, *manobrow*.

Ao meu amigo e irmão de coração Patrik Barcelos, o cara que ajudou a preencher a ausência de um irmão mais velho. Eh tois!

Aos amigos da turma de Entomologia 2012, em especial Leandro, Diego, Pedro, Antônio, Leonardo e Karine, que trilharam esse árduo caminho ao meu lado.

Aos companheiros de campo Seu Aires, Seu Paulo e Célio, que foram vitais para a execução desse trabalho da melhor forma possível.

Muito obrigado!

Resumo

Padrões ecológicos espaciais e temporais dos organismos são informações biológicas essenciais para tomada de decisões sobre políticas de conservação e uso da terra. Muitos grupos têm sido usados como modelos para geração de tais padrões por serem considerados bioindicadores, dentre eles as borboletas. Em particular, as borboletas frugívoras são populares devido à facilidade de amostragem e identificação. Todavia, apesar do método de coleta permitir amostragens simultâneas e padronizadas, parte do delineamento ainda parece não ser consenso na comunidade científica: o tempo de amostragem. Dessa forma, os capítulos que seguem abordam duas questões: (1) que fatores ambientais influenciam a distribuição espacial de borboletas frugívoras? e (2) baseado em esquemas de amostragem, qual é o período de coleta suficiente para capturar as informações biológicas sobre a comunidade de borboletas frugívoras? De Junho a Agosto de 2013, foram realizadas coletas na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, utilizando armadilhas e rede entomológica. As relações com variáveis ambientais foram testadas através de regressões múltiplas entre o primeiro eixo de ordenação da comunidade de borboletas frugívoras e quatro potenciais preditores: composição de plantas, massa seca de serrapilheira, porcentagem de fósforo na serrapilheira e inclinação do terreno. A suficiência amostral foi avaliada através do teste de Mantel, quando foi comparada a similaridade na composição de espécies entre o esforço máximo (quatro visitas por parcela) e esforços reduzidos (três, duas e uma visita, em dias intercalados). Através de regressões múltiplas, foi verificado se os esforços reduzidos retêm os padrões ecológicos do esforço original. Foram coletadas 401 de borboletas frugívoras pertencentes a 41 espécies. Os melhores preditores para mudanças na composição da comunidade de borboletas foram composição vegetal e massa seca de serrapilheira. Essas duas variáveis, e mais a inclinação do terreno, também determinam a distribuição de borboletas com base no tamanho corporal. O teste de Mantel mostrou que um esquema com três visitas em cada parcela é suficiente para capturar composição de espécies similar e ainda refletir os padrões ecológicos observados com esforço máximo. Adicionalmente, caso o projeto não demande informações taxonômicas completas, mesmo o esquema com duas visitas é viável. Foi evidenciado que a retirada de *singletons* não prejudica a resposta da comunidade frente às variáveis ambientais, significando que o padrão é dirigido por espécies comuns. As associações entre as borboletas e informações ambientais mostraram como as populações reagem frente a alterações ambientais. Em adição, a redução do esforço amostral permitirá que recursos sejam usados de maneira mais eficiente. Ambas as conclusões direcionam para um propósito em comum: subsidiar a prática da conservação da biodiversidade.

Palavras-chave

Composição de espécies; Conservação; Nymphalidae; Resposta ecológica; Suficiência amostral.

Abstract

Spatial and temporal ecological patterns of the organisms are essential biological data for decision involving conservation politics and land management. Plenty of groups have been used as models to generate such patterns for being considered as bioindicators. Among them, there are the butterflies. In particular, fruit-feeding butterflies are very popular insects, due to their facility in sampling and identification. However, even though the use of traps allows a simultaneous and standardized sampling, part of the sampling design do not seem to have reached a consensus among studies: the sampling period. In this light, each of the two following chapters addresses a different question: (1) which environmental factors influence the spatial distribution of fruit-feeding butterflies? and (2) based on sampling schemes, what is the sufficient sampling period to capture biological information about fruit-feeding butterfly community? The study was carried in Reserva Ducke, Manaus, Amazonas from June to August 2013 and butterflies were collected using both hand net and bait traps. Relationships with environmental variables were investigated by running multiples regressions between the first ordination axis of the butterfly species composition and four potential predictors: vegetation species composition, dry litter mass, litter phosphorus content and terrain slope. Sampling sufficiency was assessed by Mantel tests, when we compared species composition similarity between the maximum effort (four-visit scheme) and the reduced efforts (three-, two- and one-visit schemes). We also ran multiple regressions in order to test whether the reduced efforts could reflect the ecological patterns observed in the maximum one. We collected 401 butterflies belonging to 41 species. The best set of predictors showed by multiple regressions was the combination of vegetation species composition and dry litter mass. These two variables and terrain slope determined the spatial distribution of fruit-feeding butterflies based on body size. According to Mantel tests, the three-visit scheme is enough to capture similar species composition e still reflect the ecological patterns found with the four-visit scheme. In the event the project does not demand a full taxonomic list, even the two-visit scheme is viable. It was also exposed that the removal of *unique* species does not affect the ecological response of the community, since the patterns are being driven by the common species. The associations between butterflies and the environment show how populations react against habitat change. In addition, the reduction in sampling effort enables project resources to be used more efficiently. Both conclusions head to a common goal: to support biodiversity conservation.

Key-words

Conservation; Ecological response; Nymphalidae; Sampling sufficiency; Species composition.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	xi
LISTA DE FIGURAS.....	xii
INTRODUÇÃO GERAL.....	2
OBJETIVOS.....	4
MATERIAL E MÉTODOS.....	5
Área de estudo.....	5
Delineamento amostral.....	5
CAPÍTULO I.....	8
INTRODUÇÃO.....	9
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
Preditores ambientais e tamanho do corpo.....	12
Análise dos dados.....	13
RESULTADOS.....	14
Estrutura e composição da comunidade de borboletas frugívoras.....	14
Composição de espécies de borboletas e variáveis ambientais.....	15
Tamanho corporal <i>versus</i> variáveis ambientais.....	18
DISCUSSÃO.....	20
Composição de borboletas <i>versus</i> variáveis ambientais.....	21
A importância do tamanho corporal.....	22
CONCLUSÕES.....	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	24
CAPÍTULO II.....	30
INTRODUÇÃO.....	31
MATERIAL E MÉTODOS.....	34
Esquemas de amostragem de borboletas.....	34
Análise dos dados.....	34
RESULTADOS.....	35
Similaridade na composição de espécies de borboletas.....	35
Padrões ecológicos nos esforços máximo e reduzido.....	36
Economia relativa em casa esquema de amostragem.....	37
DISCUSSÃO.....	40
CONCLUSÕES.....	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS.....	49

LISTA DE TABELAS

Capítulo I: Diversidade e padrões de distribuição de borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea) frugívoras em uma floresta ombrófila densa da Amazônia, Manaus, Brasil.....	8
Tabela 1. Espécies de borboletas frugívoras coletadas na Reserva Ducke, evidenciando o mérito de cada um dos métodos de coleta.....	16
Tabela 2. Q Quatro melhores modelos de combinações de preditores para a composição de borboletas frugívoras. Valores atribuídos nas colunas de variáveis representam a inclinação da reta (<i>b</i>) da tendência média. O valor de AICc é o critério usado para ranquear os modelos. Hifens significam nenhuma influência.....	18
Tabela 3. Três melhores modelos de combinações de preditores para o tamanho corporal de borboletas. Tamanho de indivíduos: média do comprimento da asa anterior dos indivíduos por parcela. Tamanho de espécies: média do comprimento da asa anterior de espécies co-ocorrendo em cada parcela, baseada na média do comprimento da asa anterior de cada espécie. Valores atribuídos nas colunas de variáveis representam a inclinação da reta (<i>b</i>) da tendência média. O valor de AICc é o critério usado para ranquear os modelos. Hifens significam nenhuma influência.....	19
Capítulo II: Espécies comuns e esforço de coleta: otimizando inventários de borboletas frugívoras na Amazônia Central.....	30
Tabela 1. Número de espécies coletadas em cada um dos esquemas e similaridade na composição de espécies entre os esquemas com redução de esforço e o esforço máximo.....	36
Tabela 2. Coeficientes de determinação das regressões múltiplas, mostrando a associação entre a comunidade de borboletas e a de plantas, para cada nível de esforço e com presença ou ausência de espécies <i>singletons</i> na análise. Em seguida, a economia relativa de cada um dos níveis de rarefação em relação ao esforço máximo.....	38
Tabela 3. Custo monetário (em reais) dos esquemas de amostragem. Valores entre parênteses representam a economia financeira em relação ao esforço máximo (4 visitas).....	40

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da Reserva Ducke e da cidade de Manaus, Amazonas.....	6
Figura 2. Sistema de trilhas em grade instalado na Reserva Ducke. Pontos escuros representam as 30 parcelas do PPBio, onde foram realizadas as coletas.....	6
Figura 3. Disposição das armadilhas ao longo dos 250 m de extensão de cada parcela.....	7
Capítulo I: Diversidade e padrões de distribuição de borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea) frugívoras em uma floresta ombrófila densa da Amazônia, Manaus, Brasil.....	8
Figura 1. Abundância das 41 espécies coletadas na Reserva Ducke.....	14
Figura 2. Curvas de rarefação com base no número de indivíduos (A) e número de amostras (B). Linhas tracejadas representam 95% de intervalo de confiança.....	15
Figura 3. Resultados gráficos do melhor modelo fornecido pelas regressões múltiplas (resíduos), no qual a composição vegetal (A) e a massa seca de serrapilheira (B) são os preditores para mudanças na composição de borboletas frugívoras.....	18
Figura 4. Resultados gráficos gerados pelas regressões múltiplas (resíduos) entre o tamanho médio de indivíduos e as variáveis ambientais. No melhor modelo, inclinação do terreno (A) e massa seca de serrapilheira (B) estão correlacionadas ao tamanho corporal dos indivíduos de borboletas frugívoras.....	19
Figura 5. Resultados gráficos das regressões múltiplas (resíduos) entre o tamanho médio de espécies e as variáveis ambientais. No melhor modelo, inclinação do terreno (A) e composição vegetal (B) são os melhores preditores para a mudança no tamanho médio de espécies de borboletas frugívoras.....	20
Capítulo II: Espécies comuns e esforço de coleta: otimizando inventários de borboletas frugívoras na Amazônia Central.....	30
Figura 1. Similaridade e riqueza de cada esquema de amostragem. A linha pontilhada vermelha indica o ponto limite (0.7) para considerar a comunidade similar, quanto à composição de espécies, àquela do esforço máximo. Para valores abaixo da linha, a composição de espécie é considera muito dissimilar.....	36
Figura 2. Parciais das regressões (resíduos) entre a composição de borboletas e a composição de plantas para o esforço máximo (A) – quatro visitas – e para os esforços reduzidos – três (B), duas (C) e uma visita (D).....	38
Figura 3. Parciais das regressões (resíduos) entre a composição de borboletas com espécies <i>singletons</i> removidas e a ordenação da composição de plantas para o esforço máximo (A) e para os esforços reduzidos que retiveram o padrão ecológico: três (B) e duas visitas (C).....	39

INTRODUÇÃO GERAL

A floresta Amazônica cobre uma área de aproximadamente sete milhões de km² (Magnusson *et al.*, 2005), na qual está incluído 58% do território brasileiro (Alves, 2002). Desde a década de 1960, a ação antrópica tem se intensificado na Amazônia, principalmente devido à conversão de habitats naturais em paisagens perturbadas (Fearnside, 2005). Desse modo, inventários biológicos sistemáticos são as principais ferramentas para estudar e avaliar a biodiversidade frente à iminente destruição de habitats (Collinge, 2001). É também imprescindível que os especialistas entendam os padrões e processos envolvidos na mudança dos ecossistemas, de forma a compreender como as populações biológicas respondem a tais alterações (Collinge, 2001).

Borboletas são insetos carismáticos com amplo apelo em campanhas de conservação (Schulze *et al.*, 2004), e possuem a capacidade de indicar alterações ambientais devido a sua estreita associação aos habitats (Gutiérrez, 1997; Freitas *et al.*, 2003). Quando adultos, esses insetos podem alimentar-se de néctar ou pólen (borboletas nectarívoras) ou podem adquirir seus nutrientes de matéria orgânica em decomposição (como frutos, fezes e carcaças) e exsudatos vegetais. Nesse caso, as borboletas são denominadas frugívoras (DeVries, 1987). A guilda de borboletas frugívoras está representada por espécies das subfamílias Biblidinae, Charaxinae, Satyrinae e Nymphalinae (tribo Coeini) da família Nymphalidae (DeVries 1987, para classificação e sistemática da família, consultar Wahlberg *et al.*, 2009).

Estudos ecológicos com borboletas frugívoras indicam que padrões de diversidade desses insetos estão associados a variáveis como precipitação (DeVries e Walla, 2001), estrutura da vegetação (Koh e Sodhi, 2004, Pardonnet *et al.*, 2013), temperatura (Ribeiro e Freitas, 2010), fenologia de folhas e abertura do dossel florestal (Barlow *et al.*, 2007). Além disso, as borboletas frugívoras podem ser indicadores da riqueza de grupos como árvores e pássaros, podendo ser usadas como táxon substituto (*surrogate*) em inventários biológicos com finalidades conservacionistas e biomonitoramento (Schulze *et al.*, 2004).

A amostragem de borboletas frugívoras tem sido realizada de maneira padronizada utilizando armadilhas Van Someren-Rydon (“arapuca entomológica”) contendo iscas atrativas, como frutos fermentados. Entretanto, a alta variação encontrada em literatura quanto ao tempo amostral das armadilhas (*e.g.* três dias, em Pedrotti *et al.*, 2011 e 14 dias, em Ribeiro e Freitas, 2012) dificulta a definição de quanto tempo de captura devemos incorporar no delineamento amostral. Além disso, em um estudo piloto na área da pesquisa, registramos

baixa densidade de captura de borboletas nas armadilhas, o que nos levou a adicionar busca ativa com rede entomológica nos métodos de coleta. A partir daí, surgiu uma questão metodológica: combinando os dois métodos, qual seria o tempo necessário de amostragem para obter as informações da comunidade de borboletas frugívoras necessárias a inventários biológicos integrados (diversidade, composição e padrões ecológicos)?

Levamos em consideração que os estudos de diversidade na Amazônia são subsidiados por uma limitada quantidade de recursos. Logo, o máximo de informações deve ser reunido no menor período de tempo e com menos custos (Zuquim *et al.*, 2007). De fato, na Amazônia Central, estudos recentes com ácaros edáficos (Santos *et al.* 2008; Moraes *et al.*, 2011), formigas (Souza *et al.*, 2012) e opiliões (Tourinho *et al.*, 2013) mostraram que a redução de esforço amostral é uma ferramenta importante na otimização de recursos em tais projetos. Adicionalmente, todos estes estudos mostraram que tal redução deve transparecer as relações ecológicas capturadas com o esforço total. Sendo assim, também selecionamos variáveis ambientais consideradas importantes (composição da vegetação, massa seca de serrapilheira, porcentagem de fósforo na serrapilheira e inclinação do terreno) para descrever os padrões de distribuição das borboletas frugívoras dentro da floresta estudada. Com o objetivo de explicar biologicamente a formação desses padrões, selecionamos o tamanho do corpo como o potencial traço funcional para mediar possíveis relações entre as borboletas e seus habitats.

Desse modo, no presente trabalho (1) investigamos a diversidade e caracterizamos a comunidade de borboletas frugívoras em uma floresta ombrófila densa da Amazônia Central, analisando a influência de variáveis ambientais na distribuição espacial das espécies e (2) testamos a eficiência taxonômica, ecológica e financeira de protocolos de coleta de borboletas frugívoras na Amazônia Central com diferentes níveis de redução do esforço de coleta.

OBJETIVOS

- I.** Conhecer e caracterizar a comunidade de borboletas frugívoras em 25 km² de uma floresta ombrófila densa da Amazônia Central.

- II.** Verificar as relações entre a comunidade de borboletas e variáveis ambientais (composição da vegetação, massa seca de serrapilheira, porcentagem de fósforo na serrapilheira e inclinação do terreno), que possam estar influenciando a distribuição espacial desses insetos.

- III.** Testar se os possíveis padrões de distribuição espacial de borboletas frugívoras refletem ou estão relacionados ao traço funcional morfológico tamanho corporal.

- IV.** Testar se protocolos de coleta com esforço reduzido são taxonomicamente, ecologicamente e financeiramente eficientes quando comparados ao protocolo com esforço máximo.

MATERIAL E MÉTODOS

I. Área de estudo

O trabalho foi conduzido na Reserva Ducke (02°55' e 03°01' S, 59°53' e 59°59' W), localizada ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil (Fig. 1). A floresta da reserva é classificada como sendo ombrófila densa com dossel fechado, o que representa o tipo de floresta de aproximadamente 80% da Amazônia brasileira (IBGE, 2004). A topografia é acidentada, formando um mosaico de platôs, vertentes e baixios, e um platô central no eixo norte-sul (Ribeiro *et al.* 1999). O clima é caracterizado por uma estação mais chuvosa de Novembro a Maio, e outra menos chuvosa durante o restante do ano (Marques-Filho *et al.*, 1981). A média diária anual da umidade relativa do ar e da temperatura registrada entre 2008 e 2011 foi de 77.7% e 25.7°C, respectivamente (Coordenação de Dinâmicas Ambientais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA).

II. Delineamento amostral

Desde 2000, um sistema de trilhas em grade foi instalado na Reserva Ducke (Fig. 2), permitindo o acesso a 72 parcelas permanentes, as quais cobrem 64 km² de sua área. Todas as parcelas estão a, pelo menos, 1 km de distância em relação à borda da mata, e 1 km distantes entre si. O Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio), que tem por meta o monitoramento integrado e conservação da biota brasileira, usa 25 km² da área da grade (contendo 30 parcelas), como um dos sítios de tamanho padronizado instalados na Amazônia. Cada parcela é composta por um transecto de 250 m de comprimento e largura variada, dependendo do táxon a ser estudado, seguindo a curva de nível do terreno para minimizar a variação do solo (Magnusson *et al.*, 2005; Costa e Magnusson, 2010).

A amostragem de borboletas foi realizada de Junho a Agosto de 2013 nas 30 parcelas da grade do PPBio. Dois métodos de coleta foram utilizados: busca ativa com rede entomológica e armadilha Van Someren-Rydon. No primeiro método, dois indivíduos armados com rede entomológica buscavam as borboletas ao longo do eixo principal de cada parcela, cobrindo os 250 m, por 30 minutos. Esse procedimento foi replicado a cada dois dias (dias 1, 3, 5 e 7; totalizando quatro réplicas) em cada parcela, sempre iniciando às 08h 30 min. Para minimizar vieses neste método, os mesmos dois indivíduos amostraram com rede entomológica em todos os pontos, e a ordem de visita das parcelas foi alternada, de modo que todos os pontos foram amostrados em períodos distintos da manhã e início da tarde.

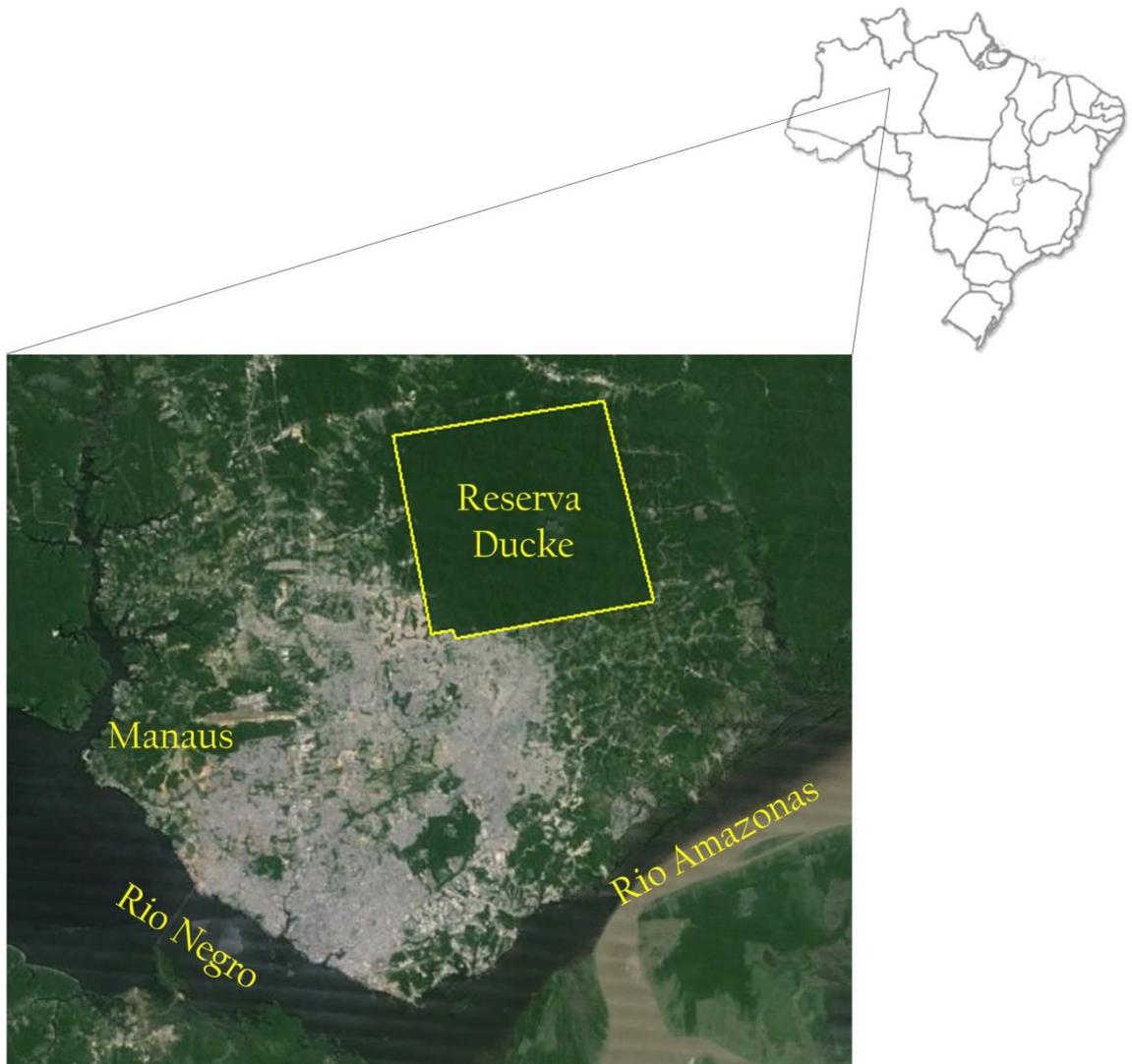


Figura 1. Localização da Reserva Ducke e da cidade de Manaus, Amazonas.

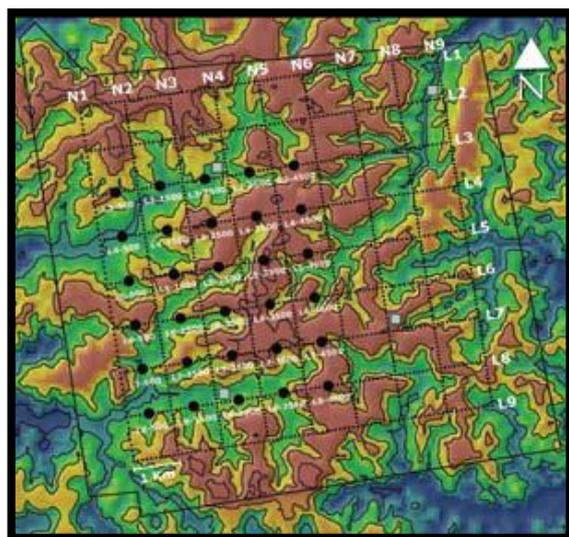


Figura 2. Sistema de trilhas em grade instalado na Reserva Ducke. Pontos escuros representam as 30 parcelas do PPBio, onde foram realizadas as coletas. (Fonte: <http://ppbio.inpa.gov.br>).

No segundo método, as armadilhas foram ativadas com adição de isca atrativa, composta por uma mistura de melaço de cana dissolvido em água (proporção melaço: água = 1:4), bananas pacovan cortadas transversalmente e uma colher de fermento biológico. Essa mistura fermentava por 24 horas (conforme sugerido por Shuey, 1997) dentro de recipientes plásticos. Em cada parcela, foram instaladas cinco armadilhas (= uma unidade amostral), distantes 50 m entre si, e penduradas a 1.80 – 2.20 m do chão, de acordo com a disponibilidade de galhos no ponto de amostragem (Fig. 3). Assim, o número total de armadilhas foi 150. As armadilhas foram deixadas ativas em campo durante oito dias seguidos, sendo visitadas a cada 48 h para remoção de borboletas capturadas e reposição da isca. A amostragem com rede entomológica foi realizada nos dias de visitação às armadilhas.

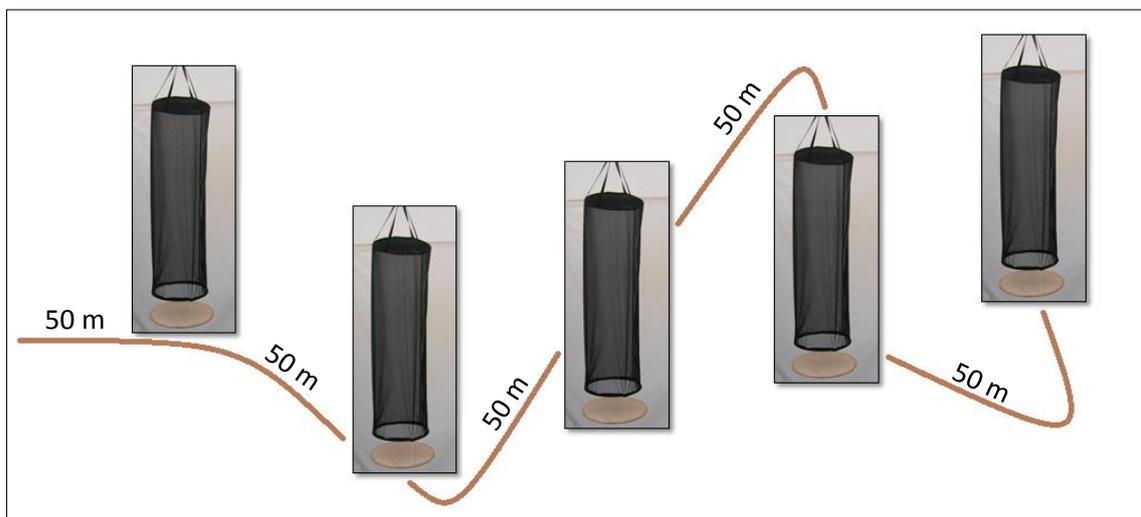


Figura 3. Disposição das armadilhas Van Someren-Rydon ao longo dos 250 m de extensão de cada parcela. As curvas representam a não linearidade das parcelas, e não desnível do terreno.

As borboletas foram sacrificadas por pressão torácica na base das asas e identificadas usando catálogos (*e.g.* Raimundo *et al.*, 2003), guia de identificação online (<http://butterfliesofamerica.com>) e por comparações feitas com material identificado e depositado na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, onde o material testemunho será depositado.

CAPÍTULO 1

Diversidade e padrões de distribuição de borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea) frugívoras em uma floresta ombrófila densa da Amazônia, Manaus, Brasil

Resumo

Entender os padrões de distribuição e as respostas populacionais à modificação de hábitat é vital para a avaliação da biodiversidade e prática de conservação. Nós descrevemos a comunidade de borboletas frugívoras em 25 km² de floresta Amazônica, e verificamos como variáveis ambientais afetam a sua distribuição. Em seguida, testamos se um traço funcional (tamanho corporal) explicaria os padrões encontrados. De Junho a Agosto de 2013, borboletas foram coletadas usando armadilhas com iscas e rede entomológica em 30 parcelas de 250 m de comprimento. Para verificar a influência de variáveis ambientais na composição de espécies de borboletas, foram realizadas regressões múltiplas entre a comunidade de borboletas e informações ambientais, as quais incluem composição vegetal e variáveis edáficas (massa seca de serrapilheira, porcentagem de fósforo na serrapilheira e inclinação do terreno). Foram coletadas 401 borboletas pertencentes a 41 espécies. Satyrinae foi a subfamília mais rica (29 espécies) e mais abundante (91% da abundância total). Composição vegetal e massa seca de serrapilheira foram fatores importantes para explicar as mudanças na composição de espécie de borboletas. Áreas com mais serrapilheira e mais inclinadas filtram indivíduos menores, enquanto composição vegetal e inclinação influenciam a distribuição de borboletas baseado no tamanho das espécies. Nossos resultados sugerem que os principais preditores agem em dois estágios de vida das borboletas: enquanto vegetação é vital para os imaturos devido à dependência de plantas hospedeiras específicas, as variáveis edáficas definem o ambiente onde os adultos irão forragear. O tamanho corporal aparece como o fator para explicar tais padrões de distribuição. Identificar essas associações é crucial para entender como populações e comunidades reagem às modificações no hábitat, sendo indispensáveis para conservação e biomonitoramento.

Palavras-chave

Composição de Espécies, Conservação Tropical, Filtradores Ambientais, Nymphalidae, Traços Funcionais.

Abstract

Understanding distribution patterns and how populations respond to habitat alteration is vital in assessing biodiversity and conservation practice. Here, we described the structure of the fruit-feeding butterfly community in 25 km² of Amazonian rainforest, and verified how environment variables reflect on their spatial distribution. Then, we tested whether a functional trait (body size) could explain the encountered patterns. From June to August 2013, butterflies were collected with bait traps and hand net in 30 250-m long plots. To verify the influence of environmental variables on butterfly community, we performed multiple regressions with butterfly species composition against vegetation species composition and edaphic features (dry litter mass, litter phosphorus content and terrain slope). A total of 401 individuals belonging to 41 species was sampled. Satyrinae was the richest (29 species), and the most abundant (91% of total abundance) subfamily. Vegetation species composition and dry litter mass were important factors affecting the butterfly species composition. Furthermore, more dry litter mass and more sloping terrains selected for small-sized individuals, whereas vegetation species composition and slope filtered species of different sizes. Our results suggest that the main predictors affect fruit-feeding butterflies at distinct life stages: while vegetation species composition is vital for larvae due to host plant specificity, dry litter mass and slope determine the type of environment where adult butterflies forage. Then, the ambient filtering on butterfly based on body size stands as the main explanation for their distribution patterns. Identifying these associations is crucial to better understand how populations and communities react against alterations in the landscape, and eventually shall provide basis for conservation and biomonitoring strategies.

Key words

Environmental Filters, Functional Traits, Nymphalidae, Species Composition, Tropical Conservation.

INTRODUÇÃO

O crescimento da população humana e o desenvolvimento de atividades econômicas têm modificado amplamente os habitats naturais das regiões tropicais, onde muitos *hotspots* estão localizados (Myers *et al.*, 2000). Nesse contexto, as florestas tropicais tem sido alvo de ações antrópicas tais como atividades madeireiras, construção de rodovias e projetos de desenvolvimento de infraestrutura. Tais atividades afetam os ecossistemas, devido

principalmente à fragmentação de habitats, efeitos de borda e queimadas (Ghazoul e Sheil, 2010). Essa situação aumenta a necessidade de estratégias de conservação e biomonitoramento em larga escala, com intuito de determinar os padrões de distribuição das espécies no espaço e no tempo e utilizar essas informações como base para o manejo da terra (Margules e Pressey, 2000; Wright, 2005).

Diversos organismos têm sido usados como modelos nesses estudos. Dentre os invertebrados, borboletas são frequentemente escolhidas devido ao seu amplo apelo como espécies-bandeira (DeVries, 1987; Schulze *et al.*, 2004) e reconhecido potencial como bioindicadores de perturbação ambiental, por serem extremamente associadas aos seus habitats em todos os estágios de vida (Freitas *et al.*, 2003). Além disso, borboletas são insetos coloridos e relativamente grandes, com amostragem simples e taxonomia bem resolvida (DeVries *et al.*, 1997), o que facilita atividades de campo e laboratoriais.

Alguns fatores bióticos e abióticos têm sido apontados como influenciadores dos padrões de diversidade da comunidade de borboletas. Por exemplo, estrutura da vegetação e do habitat promovem mudanças na composição de espécies de borboletas tropicais (Ramos, 2000; Koh e Sodhi, 2004; Pardonnet *et al.*, 2013). Paralelamente, as florestas tropicais abrangem substancial variação topográfica, com as vertentes sendo geralmente locais mais perturbados, devido a altos níveis de mortalidade de árvores (Toledo *et al.*, 2012). Assim, a composição de espécies de borboletas poderia mudar ao longo desse gradiente. Fenologia de frutos, surpreendentemente, parece não exercer influência na distribuição das espécies de borboletas frugívoras, apesar de frutos em decomposição serem uma das fontes centrais de nutrientes para os adultos (Barlow *et al.*, 2007).

A disponibilidade de fósforo na serrapilheira vem sendo reconhecida como um fator limitante chave em florestas tropicais (Kaspari e Yanoviak, 2008; 2009). Entretanto, esse efeito tem sido pouco estudado em insetos alados, mesmo em grupos que forrageiam no solo, como as borboletas frugívoras quando buscam frutos caídos no chão florestal (Hill *et al.*, 2001; Sourakov *et al.*, 2012). Por fim, Kaspari e Yanoviak (2009) relatam que a abundância de predadores de solo aumenta com a quantidade de material na serrapilheira, o que poderia expor as borboletas um gradiente natural de predação.

Os padrões resultantes das interações entre as populações/comunidades e fatores ambientais são refletidos em aspectos inerentes dos organismos que constituem a base de seu desempenho ecológico, e por fim, seu *fitness* evolucionário (McGill *et al.*, 2006). Tais aspectos incluem morfologia, fisiologia, história de vida e comportamento (*e.g.* DeVries *et*

al., 2010; Öckinger *et al.*, 2010; Tingley *et al.*, 2010). No entanto, é sabido que o tamanho corporal sozinho funciona como indicador de diversos aspectos ecológicos dos animais (Chown *et al.*, 2002), tanto em vertebrados (Horváthová *et al.*, 2013) como em invertebrados (Entling *et al.*, 2010). Estudos com borboletas sugerem que quanto maior for espécie, maior será a chance de suas larvas usarem monocotiledôneas como plantas hospedeiras (García-Barros e Munguira, 1997), maior será seu poder aerodinâmico total (Srygley, 2004), maior será a sua preferência por mosaicos de paisagens (Barbaro e van Halder, 2009), e mais acentuada será a sua sazonalidade (Ribeiro e Freitas, 2011). Desse modo, o tamanho corporal pode ser um traço funcional chave mediando as interações entre borboletas e o meio circundante, e conseqüentemente, um importante fator para explicar seus padrões de distribuição.

Primeiramente, caracterizamos a estrutura da comunidade de borboletas frugívoras e avaliamos os padrões de distribuição ao longo de 25 km² de floresta ombrófila densa na Amazônia. Em particular, testamos se mudanças na composição de espécies vegetais promoviam mudanças nas espécies de borboletas, devido à conhecida especialização de algumas espécies com suas plantas hospedeiras. Hipotetizamos também que o aumento na massa seca de serrapilheira produziria substituição (*turnover*) de espécies de borboletas, já que isso poderia favorecer os predadores edáficos e, por conseqüência, as borboletas com mecanismos de fuga mais eficientes. Além disso, como o fósforo direciona o processo de decomposição em florestas tropicais, a baixa quantidade de fósforo na liteira poderia indicar baixa taxa de decomposição e, por conseqüência, mais matéria seria acumulada (Kaspari & Yanoviak 2008). Como a matéria em decomposição é a principal fonte de nutrientes para as borboletas frugívoras, as áreas com altos índices de fósforo tendem a favorecer espécies com maior plasticidade alimentar. Finalmente, acreditamos que a inclinação do terreno deveria afetar a composição da comunidade de borboletas, tendo em vista que as vertentes (áreas com maior inclinação) devem possuir menos fontes de alimentos do que platôs e baixios, assim como maior instabilidade microclimática, o que poderia favorecer espécies generalistas.

Depois, verificamos se quaisquer padrões encontrados refletiriam o tamanho corporal da comunidade amostrada. Supomos que a composição de plantas estaria correlacionada ao tamanho corporal de espécies devido à especificidade a estreita relação borboleta-planta hospedeira e, portanto, ao traço funcional morfológico de cada espécie. À medida que a quantidade de serrapilheira aumenta, borboletas menores deveriam ser favorecidas, visto que estas poderiam escapar mais facilmente de predadores. Em adição, já que borboletas menores

requerem menores quantidades de nutrientes (Ribeiro e Freitas, 2011), esperar-se-ia que elas tivessem mais sucesso em áreas com fontes de alimento escassas ou efêmeras, *i. e.*, com muito fósforo na serrapilheira e vertentes.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo, o delineamento amostral e o tratamento do material biológico estão descritos na seção “Material e Métodos” na página 5 deste trabalho.

I. Preditores ambientais e tamanho do corpo

As variáveis ambientais usadas neste trabalho incluíram aspectos do ambiente edáfico (massa seca da serrapilheira, porcentagem de fósforo na serrapilheira e inclinação do terreno) e composição de espécies de plantas (ervas, lianas, palmeiras e árvores com DAP > 10 cm).

Massa seca de serrapilheira: em cada parcela, foram coletados cinco amostras da serrapilheira, distantes entre si pelo menos 50 m, contendo folhas, frutos e itens lenhoso com diâmetro < 2 cm em quadriláteros (0.4 x 0.6 m). Esse material foi desidratado a 65°C por cinco dias e em seguida pesado para determinar a massa seca (valor médio encontrado: 121.5 g; amplitude: 59.2–231.5 g). Porcentagem de fósforo na serrapilheira: em seguida, as folhas foram moídas e expostas à digestão nítrico-perclórica e cada amostra foi subsequentemente diluída em 50 mL de água destilada. A porcentagem total de fósforo foi determinada por colorimetria sob espectrofotômetro, na presença de molibdato de amônio e ácido ascórbico (valor médio: 0.23651 g/kg; amplitude: 0.19008–0.30245 g/kg). Inclinação do terreno: foram feitas seis medidas de inclinação com um clinômetro em intervalos de 50 m ao longo da extensão da parcela (valor médio: 8.48°; amplitude: 0.67–26.33°). A composição das espécies de árvores > 10 cm foi obtida em Castilho *et al.* (2006) (contato pessoal para metadados). Todas as variáveis edáficas e composição das demais espécies de plantas estão disponíveis no site do PPBio/CENBAM (<http://ppbio.inpa.gov.br>).

Dados de tamanho corporal: foi medido o comprimento da asa anterior de todos os exemplares coletadas, como medida do tamanho de adultos (Miller, 1977; Ribeiro e Freitas, 2011). Os valores foram computados como duas variáveis distintas. Primeiro, foi determinado o tamanho médio de indivíduos por parcela. Em seguida, foi verificado o tamanho médio de cada espécie e usamos estes valores para determinar o tamanho médio das espécies co-ocorrendo em cada parcela. A primeira variável (tamanho médio de indivíduos por parcela)

incorpora informação de abundância e, portanto, está mais propensa a refletir a variação do traço funcional de espécies mais abundantes. Já a segunda variável (tamanho médio de cada espécie) indica a variação do traço funcional em relação à substituição de espécies. Ambas as variáveis foram usadas como medidas complementares na composição dos traços funcionais da comunidade de borboletas.

II. Análise dos dados

Para avaliar a diversidade da comunidade, foram construídas curvas de rarefação com base no número de indivíduos e número de amostras para verificar a influência do esforço amostral. Foram usados também estimadores de riqueza Chao2 e Jackknife1 para avaliar se as amostras representam bem a comunidade total. Escolhemos Chao2 porque este estimador leva em consideração espécies '*singletons*' e '*duplicates*' (espécies representadas por um e dois indivíduos em todo o material amostrado, respectivamente), as quais representam grande parte da diversidade observada. Jackknife1 também dá importância a *singletons* e foi relatado como sendo o índice mais preciso e menos enviesado (Palmer, 1991).

Amostras foram ordenadas de acordo com a composição de espécies de borboletas usando Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS) como método de ordenação, e a distância de Bray-Curtis (Bray e Curtis, 1957). O primeiro eixo resultante da ordenação (NMDS Eixo 1) captura a maior variância na composição da comunidade, então o usamos como variável dependente em testes subsequentes. Dados de vegetação (ervas, lianas, palmeiras e árvores com DAP > 10 cm) foram compilados em uma única variável: composição vegetal. Em seguida, as parcelas foram ordenadas de acordo com a composição vegetal, analogamente ao que foi feito com a composição de borboletas. O primeiro eixo do NMDS foi usado como variável preditora.

Para determinar a melhor combinação de variáveis ambientais afetando a composição de borboletas, foram realizadas regressões múltiplas com os quatro preditores (composição vegetal, massa seca e porcentagem de fósforo na serrapilheira, e inclinação do terreno). O melhor modelo de regressão seria aquele com o menor valor para o Critério de Informação de Akaike corrigido para tamanho da amostra (AICc). Paralelamente, as duas variáveis de tamanho foram usadas como variáveis dependentes em regressões múltiplas com os mesmos preditores. Assim, é possível determinar se o ambiente está filtrando espécies com base em seu tamanho corporal. Mais uma vez, o AICc foi usado como critério para escolha do melhor modelo.

Para os índices de diversidade e curvas de rarefação, foi utilizado o programa EstimateS 9.01. Para regressões e construção de gráficos, foi utilizado os pacotes estatísticos *vegan*, *MuMIn* e *car* do programa R 3.0.1 (R Development Core Team, 2013).

RESULTADOS

I. Estrutura e composição da comunidade de borboletas frugívoras

Foram coletados 401 indivíduos pertencentes a 41 espécies de borboletas (Fig. 1, Tabela 1). Todas as subfamílias de borboletas frugívoras foram amostradas. Satyrinae foi a mais abundante com 367 espécimes (91% da abundância total) com representantes de quatro tribos: Brassolini, Haeterini, Morphini e Satyrini. As três espécies mais abundantes foram *Magneptychia gera*, *Bia actorion* e *Pierella astyoche*, responsáveis por 51% da abundância amostrada. Além disso, *M. gera* foi a espécie mais frequente, coletada em 28 das 30 parcelas, sendo a mais abundante em 14 delas. Em 28 pontos de amostragem, um satiríneo foi a espécie mais abundante. Nas duas parcelas restantes, as espécies mais abundantes foram *Zaretis itys* (Charaxinae) e *Tigridia aesta* (Nymphalinae).

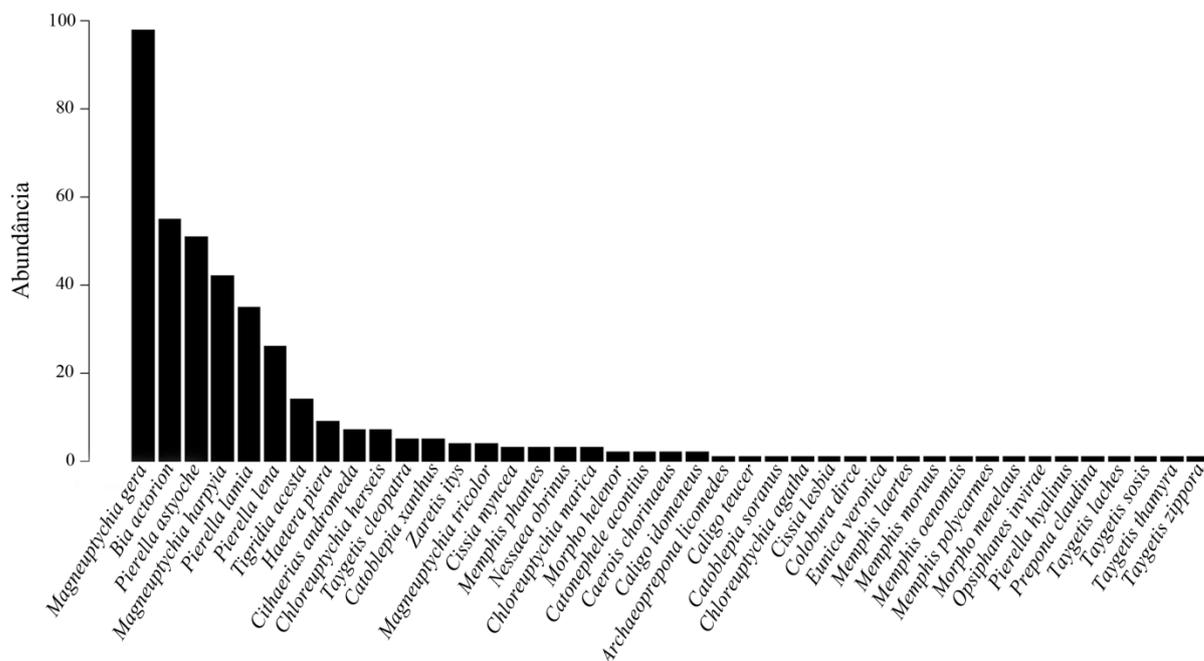


Figura 1. Abundância das 41 espécies coletadas na Reserva Ducke.

Satyrinae foi também a subfamília mais rica com 28 espécies, seguida por Charaxinae, Biblidinae e Nymphalinae, com oito, três e duas espécies, respectivamente. Espécies

'singletons' e 'duplicates' representaram 57% da riqueza total. Estimadores de riqueza mostraram que 48-69% da comunidade total de borboletas foi amostrada ($Chao2 = 84.62$; $Jackknife1 = 59.37$). As curvas de rarefação não alcançaram a assíntota, ambas mostrando forte tendência ao aumento do número de espécies e com intervalos de confiança se distanciando da curva média. (Fig. 2).

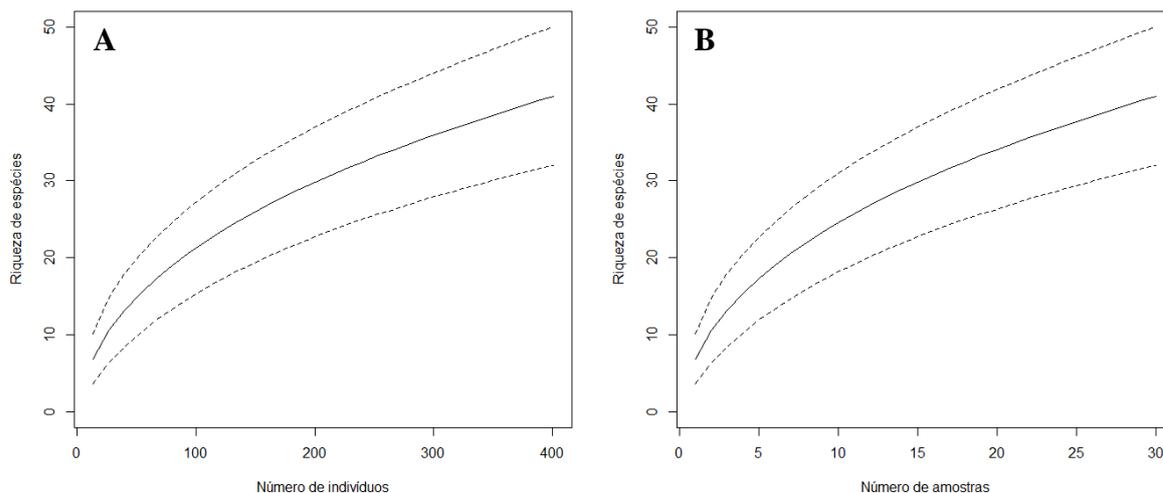


Figura 2. Curvas de rarefação com base no número de indivíduos (A) e número de amostras (B). Linhas tracejadas representam 95% de intervalo de confiança.

II. Composição de espécies de borboletas e variáveis ambientais

O melhor modelo fornecido pelas regressões múltiplas indicou que composição vegetal e massa seca de serrapilheira foram os melhores preditores para as mudanças na composição de borboletas frugívoras ($R^2 = 35.8\%$ $P < 0.001$) (Tabela 2; Fig. 3). Nos quatro melhores modelos de regressão, a composição de borboletas é influenciada pelo gradiente da composição de espécies vegetais. Nos modelos três e quatro, porcentagem de fósforo na serrapilheira e inclinação do terreno apareceram como preditores, todavia os valores para o AICc estavam muito distantes daqueles do melhor modelo. Regressões múltiplas também mostraram que à medida que a composição vegetal muda ao longo do eixo de ordenação, os valores residuais para a composição de espécies de borboletas aproximam-se ou distanciam-se da linha de tendência. Isso mostra que a vegetação parece selecionar uma comunidade de borboletas mais homogênea ou mais heterogênea.

Tabela 1. Espécies de borboletas frugívoras coletadas na Reserva Ducke, evidenciando o mérito de cada um dos métodos de coleta.

Espécie	Arapuca	Puçá	Comprimento médio da asa anterior (cm)
Biblidinae			
Catonephelini			
<i>Catonephele acontius</i> (L., 1771)	2	0	3,65
<i>Eunica veronica</i> H. Bates, 1864	0	1	2,70
<i>Nessaea obrinus</i> (L., 1758)	2	1	3,30
Total	4	2	
Charaxinae			
Anaeini			
<i>Memphis laertes</i> (Cramer, 1775)	1	0	3,30
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	1	0	3,00
<i>Memphis oenomais</i> (Boisduval, 1870)	1	0	3,70
<i>Memphis phantes</i> (Hopffer, 1874)	3	0	3,40
<i>Memphis polycarmes</i> (Fabricius, 1775)	1	0	3,20
<i>Zaretis itys</i> (Cramer, 1777)	4	0	3,25
Preponini			
<i>Archaeoprepona licomedes</i> (Cramer, 1777)	1	0	5,30
<i>Prepona claudina</i> (Godart, [1824])	1	0	4,40
Total	13	0	
Nymphalinae			
Coeini			
<i>Colobura dirce</i> (L., 1758)	1	0	3,00
<i>Tigridia acesta</i> (L., 1758)	14	0	2,28
Total	15	0	
Satyrinae			
Brassolini			
<i>Bia actorion</i> (L., 1763)	3	52	2,73
<i>Caligo idomeneus</i> (L., 1758)	1	1	7,45
<i>Caligo teucer</i> (L., 1758)	0	1	7,40
<i>Catoblepia soranus</i> (Westwood, 1851)	0	1	4,50
<i>Catoblepia xanthus</i> (L., 1758)	3	2	4,78
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	1	0	3,70
Haeterini			
<i>Cithaerias andromeda</i> (Fabricius, 1775)	0	7	2,80
<i>Haetera piera</i> (L., 1758)	0	9	3,61
<i>Pierella astyoche</i> (Erichson, [1849])	0	50	3,28
<i>Pierella hyalinus</i> (Gmelin, [1790])	0	1	3,20
<i>Pierella lamia</i> (Sulzer, 1776)	0	35	3,55
<i>Pierella lena</i> (L., 1767)	0	25	3,70

Morphini			
<i>Caerois chorinaeus</i> (Fabricius, 1775)	0	2	4,70
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)	0	2	6,00
<i>Morpho menelaus</i> (L., 1758)	0	1	7,30
Satyriini			
<i>Chloreuptychia agatha</i> (A. Butler, 1867)	0	1	2,00
<i>Chloreuptychia herseis</i> (Godart, [1824])	0	7	2,00
<i>Chloreuptychia marica</i> (Weymer, 1911)	0	3	1,93
<i>Cissia lesbia</i> (Staudinger, [1886])	0	1	2,20
<i>Cissia myncea</i> (Cramer, 1780)	0	3	2,10
<i>Magneuptychia gera</i> (Hewitson, 1850)	0	98	2,11
<i>Magneuptychia harpyia</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	0	42	2,29
<i>Magneuptychia tricolor</i> (Hewitson, 1850)	0	4	2,15
<i>Taygetis cleopatra</i> C. Felder & R. Felder, 1867	2	3	3,62
<i>Taygetis laches</i> Fabricius, 1793	1	0	3,20
<i>Taygetis sosis</i> Hopffer, 1874	0	1	3,40
<i>Taygetis thamyra</i> (Cramer, 1779)	1	0	3,40
<i>Taygetis zippora</i> A. Butler, 1869	0	1	3,10
Total	12	355	
Abundância total	44	357	

Tabela 2. Quatro melhores modelos de combinações de preditores para a composição de borboletas frugívoras. Valores atribuídos nas colunas de variáveis representam a inclinação da reta (b) da tendência média. O valor de AICc é o critério usado para ranquear os modelos. Hifens significam nenhuma influência.

Inclinação (°)	Massa seca de serrapilheira (g)	% de fósforo (g/kg)	Composição vegetal	R^2	Valores de AICc
-	0.0010110	-	0.9989	35,8%	21.6
-	-	-	1.0260	37,4%	23.5
-	-	0.33690	1.0001	36,7%	23.8
0.0008298	-	-	0.9889	35,8%	24.2

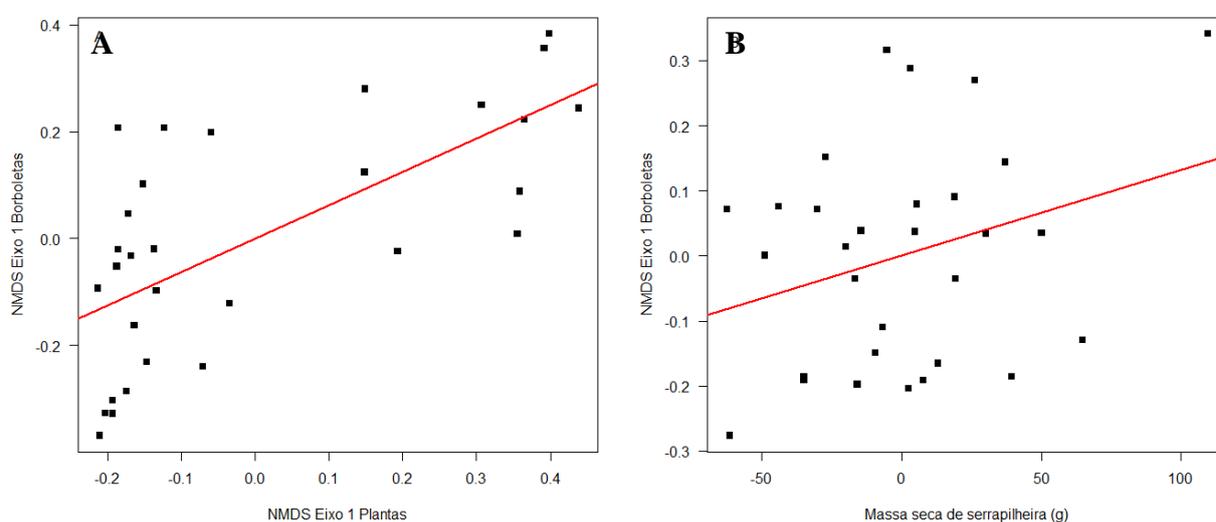


Figura 3. Resultados gráficos do melhor modelo fornecido pelas regressões múltiplas (resíduos), no qual a composição vegetal (A) e a massa seca de serrapilheira (B) são os preditores para mudanças na composição de borboletas frugívoras.

III. Tamanho corporal *versus* variáveis ambientais

Regressões múltiplas mostraram que o traço funcional tamanho corporal está correlacionado com a composição vegetal, massa seca de serrapilheira e inclinação do terreno (Tabela 2; Figs. 4 e 5). A inclinação do terreno e massa seca de serrapilheira determinam a distribuição dos indivíduos, de forma que borboletas menores parecem ser favorecidas em vertentes e em ambientes com muita serrapilheira no solo ($R^2 = 20.6\%$; $P = 0.04$). Quanto à distribuição de espécies, a composição vegetal define se espécies maiores ou menores estão ocorrendo, e os terrenos mais inclinados, mais uma vez, selecionam espécies pequenas ($R^2 = 32.1\%$; $P = 0.005$).

Tabela 3. Três melhores modelos de combinações de preditores para o tamanho corporal de borboletas. Tamanho de indivíduos: média do comprimento da asa anterior dos indivíduos por parcela. Tamanho de espécies: média do comprimento da asa anterior de espécies co-ocorrendo em cada parcela, baseada na média do comprimento da asa anterior de cada espécie. Valores atribuídos nas colunas de variáveis representam a inclinação da reta (b) da tendência média. O valor de AICc é o critério usado para ranquear os modelos. Hifens significam nenhuma influência.

Variável dependente	Inclinação (°)	Massa seca de serrapilheira (g)	% de fósforo (g/kg)	Composição vegetal	R ²	Valores de AICc
Tamanho de indivíduos	-0.01445	-0.002461	-	-	20,6%	6.9
	-	-0.002160	-	-	9,6%	8.1
	-0.01248	-	-	-	8,3%	8.5
Tamanho de espécies	-0.01530	-	-	0.6890	32,1%	18.6
	-	-	-	0.7387	24,9%	18.9
	-0.01659	-0.001561	-	0.6812	34,9%	20.2

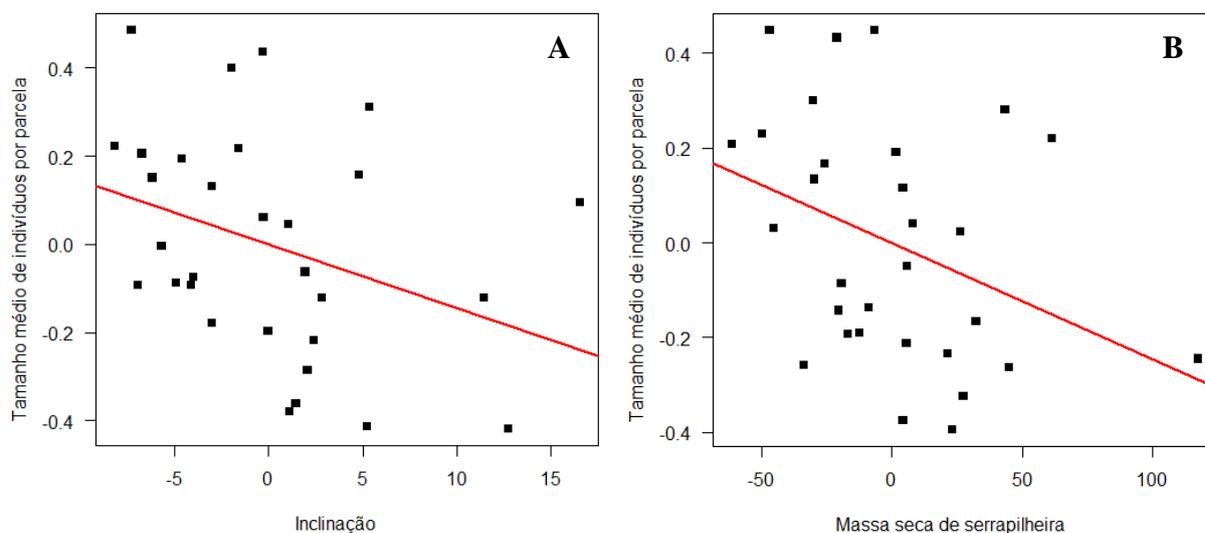


Figura 4. Resultados gráficos gerados pelas regressões múltiplas (resíduos) entre o tamanho médio de indivíduos e as variáveis ambientais. No melhor modelo, inclinação do terreno (A) e massa seca de serrapilheira (B) estão correlacionadas ao tamanho corporal dos indivíduos de borboletas frugívoras.

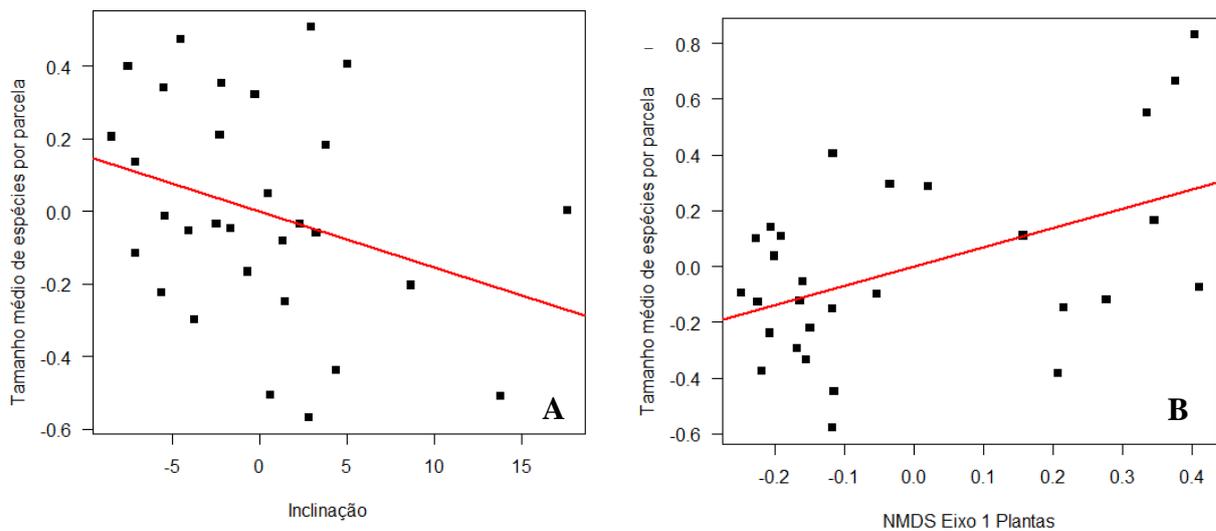


Figura 5. Resultados gráficos das regressões múltiplas (resíduos) entre o tamanho médio de espécies e as variáveis ambientais. No melhor modelo, inclinação do terreno (A) e composição vegetal (B) são os melhores preditores para a mudança no tamanho médio de espécies de borboletas frugívoras.

DISCUSSÃO

O fato de *Magneptychia gera* ter sido a espécie mais abundante reflete a inclusão da coleta com rede entomológica nos métodos, já que esta espécie não é comumente capturada em armadilhas com iscas, conforme mostrado por outros estudos na Amazônia (DeVries *et al.*, 1997; DeVries *et al.*, 1999; Ramos, 2000; Ribeiro e Freitas, 2012). No campo, foi possível perceber que esta espécie é bastante comum no sub-bosque da floresta ombrófila e teria sido amplamente subamostrada, caso fossem usadas somente armadilhas. Portanto, a adição de um método secundário ativo para amostrar borboletas frugívoras na Amazônia Central pode ser uma alternativa razoável para evitar tais perdas de informação. Outra razão para o uso complementar de rede entomológica é a baixa densidade de captura com armadilhas nessa região amazônica (*e. g.* 0.2 borboletas/armadilha/dia em Ribeiro e Freitas, 2012).

Uma vez que o presente estudo concentra as coletas no sub-bosque, já era esperado que Satyrinae fosse o grupo mais rico e abundante, corroborando com estudos similares na Amazônia (DeVries e Walla 2001; Ribeiro e Freitas, 2012). A riqueza observada (41 espécies) é relativamente alta quando comparado àquela coletada no sub-bosque por outros trabalhos que utilizaram somente armadilha. Em floresta amazônica não perturbada no município de Itacoatiara, no Amazonas, Ribeiro e Freitas (2012) registraram 34 espécies

durante cinco meses, enquanto Wood e Gillman (1998) coletaram 23 espécies em Trinidad durante um mês. Pardonnet *et al.* (2013) amostraram 50 espécies na Amazônia peruana durante 13 semanas. Em estudos clássicos como em DeVries *et al.* (1999), com um ano de período amostral, a riqueza observada foi de 63 espécies para o sub-bosque. De posse desses resultados e baseado nos estimadores usados (Jackknife1 apontou que até 69% da riqueza total da comunidade foi amostrada), a riqueza de borboletas frugívoras registrada aqui é uma razoável representação da comunidade inteira.

As curvas de rarefação não atingiram à assíntota porque quando se coleta táxons com alta diversidade (como borboletas), é muito provável que a diversidade aumentará conforme a adição de esforço (Bunge e Fitzpatrick, 1993). Além disso, mesmo em uma região onde não há estações bem definidas como em florestas tropicais, a sazonalidade de borboletas pode ser acentuada (Checa *et al.*, 2009) e dependendo da época em que se realizam as coletas, espécies univoltinas podem não ser amostradas. Não obstante, mesmo com a adição de réplicas temporais em Barlow *et al.* (2007), as curvas de rarefação não estabilizaram.

I. Composição de borboletas *versus* variáveis ambientais

Os resultados mostram quais e como as variações naturais no ambiente podem promover mudanças significativas na distribuição espacial de borboletas frugívoras. Os principais preditores parecem agir em estágios de vida distintos, influenciando os padrões de distribuição desses insetos: enquanto a composição da vegetação pode estar associada às formas imaturas devido à especificidade de plantas hospedeiras, as variáveis edáficas definem o tipo de ambiente onde os adultos podem forragear.

A forte relação entre borboletas e plantas é congruente com a dependência dos primeiros em relação à vegetação, durante a fase larval (planta hospedeira) e adulta (fonte de frutos e exsudatos). Espécies diferentes de borboletas preferem espécies particulares de plantas. Assim, à medida que a composição vegetal altera, a disponibilidade de plantas hospedeiras acompanha, o que provoca a substituição de espécies de borboletas ao longo desse gradiente. Recentemente, Pardonnet *et al.* (2013) mostrou uma associação similar entre as borboletas e a vegetação na Amazônia peruana. É sabido que o local para ovipositar pode diferir daqueles locais onde borboletas que não ovipõem (por exemplo, os machos) são coletados (DeVries, 1988). Entretanto, os resultados desta pesquisa apoiam a associação borboleta-planta. Por exemplo, larvas de *Pierella hyalinus* alimentam-se preferencialmente de espécies de Marantaceae e Heliconiaceae na América Central (DeVries, 1987). Na Reserva

Ducke, observamos que esta espécie está associada à distribuição das ervas *Ischnosiphon puberulus*, *I. gracilis*, *Monotagma* sp. (Marantaceae) e *Heliconia psittacorum* (Heliconiaceae). Além disso, todas as espécies de *Catoblepia*, cujas larvas usam palmeiras como planta hospedeira, foram coletadas em parcelas com muitos “palheiros”, e observadas repousando em troncos de palmeiras. Estudos futuros sobre biologia e história natural devem elucidar essas questões, e então, apoiar ou discordar das associações apontadas aqui.

A homogeneidade da comunidade de borboletas parece aumentar ou diminuir conforme a composição vegetal muda (ver Fig. 3A). Foi observado que em parcelas com Rosaceae, Ulmaceae, Solanaceae e Anisophylleaceae, a comunidade de borboletas é mais semelhante e restrita. Esse tipo de vegetação deve limitar borboletas com nicho ecológico específico de outros tipos de vegetação ou menos competitivas, abrigo espécies mais generalistas. Ao mesmo tempo, o tipo de vegetação também regula alguns fatores abióticos, tais como a quantidade de luz solar que entra no sub-bosque (Hill *et al.*, 2001). Então, de acordo com a cobertura vegetal, microclimas específicos são estabelecidos, potenciais causadores de mudanças na composição de borboletas (Hamer *et al.*, 2003).

As regressões múltiplas também mostraram que o aumento na massa seca de serrapilheira promove mudanças na composição de borboletas. Koh e Sodhi (2004) encontraram uma relação entre profundidade da liteira e a comunidade de borboletas em reservas, fragmentos e parques urbanos de Singapura, porém associaram esta relação com o grau de perturbação das paisagens. Os autores argumentaram que a profundidade da liteira estaria correlacionada ao nível de antropização do local, este último sendo o fator responsável pela alteração na comunidade de borboletas. Contudo, a camada de serrapilheira fornece um ambiente propício para predadores de solo. Assim, quando mais material depositado no chão florestal, melhor para os predadores caçarem suas presas (Kaspari e Yanoviak, 2009). Essa pressão ambiental pode estar selecionando espécies de borboletas com mecanismos de fuga mais eficientes, percepção do ambiente mais refinada ou respostas mais rápidas a ataques de predadores.

II. A importância do tamanho corporal

Os resultados das regressões múltiplas indicam que borboletas menores são selecionadas em locais com maiores quantidades de serrapilheira, o que reforça a hipótese que estas espécies possuem mecanismos de fuga mais eficientes, um traço comportamental e fisiológico já apontado por Chai e Srygley (1990). Esse mecanismo provavelmente é

determinado por padrões fisiológicos conhecidos relacionados com a proporção entre a quantidade de músculos alares e a massa corporal. Isso afeta, por exemplo, a velocidade de voo (Marden, 2000) e, conseqüentemente, o sucesso da tentativa para escapar (Marden e Chai, 1991). Desse modo, para borboletas frugívoras, a serrapilheira deve exercer um papel filtrador para espécies menores, devido a sua melhor capacidade evasiva. A correlação entre liteira e comunidade de borboletas relatada por Koh e Sodhi (2004) pode ser interpretada como reflexo da antropização do local, se as borboletas estudadas forem nectarívoras, uma vez que, em teoria, elas devem exercer poucas interações diretas com o ambiente edáfico.

Os resultados sugerem ainda borboletas menores (tanto espécies quanto indivíduos menores) são favorecidos em ambientes de vertentes. A topografia está correlacionada com precipitação e temperatura em florestas tropicais (Tsui *et al.*, 2004), com radiação solar e umidade relativa do ar (Franzmeier *et al.*, 1969) e distribuição de plantas (Sandinero, 2000). Alguns desses fatores reconhecidamente afetam os padrões da comunidade de borboletas frugívoras (DeVries e Walla, 2001; Ribeiro e Freitas, 2010). Em florestas tropicais, inclinação do terreno também está correlacionada a padrões de comunidades de outros artrópodes, como riqueza das assembleias de formigas (Oliveira *et al.*, 2009) e composição de ácaros oribatídeos (Moraes *et al.*, 2011). As vertentes na Amazônia Central são conhecidas por serem ambientes extremamente instáveis e com muita iluminação (Costa, 2006), onde a substituição de espécies e indivíduos ocorre em taxas rápidas, especialmente devido às frequentes quedas de árvores (Toledo *et al.*, 2012) e intensa lixiviação dos solos ricos em argila. Sabendo disso, o período ótimo de disponibilidade de recursos (*temporal window*) relativamente curto de áreas mais inclinadas pode ser explorado por borboletas menores, já que elas requerem menos quantidade de nutrientes do que borboletas maiores (Ribeiro e Freitas, 2011).

A composição de plantas está correlacionada ao tamanho médio de espécies (mas não de indivíduos) porque a fonte central da variação no uso de plantas hospedeiras é entre espécies, ao invés de entre indivíduos. Uma associação entre tamanho corporal de borboletas e espécies de plantas foi encontrada por García-Barros e Munguira (1997). Os autores notaram que espécies de borboletas que se alimentam de monocotiledôneas quando larvas são em média maiores do que aquelas que usam dicotiledôneas como planta hospedeira. Os resultados do presente trabalho, porém, não podem ser extrapolados para tal conclusão, visto que o gradiente de composição vegetal analisado não reflete a dicotomia entre mono e dicotiledôneas.

CONCLUSÕES

Os padrões encontrados aqui fortalecem o fato das borboletas serem estreitamente associadas com seus habitats em ambos os estágios imaturo e imago. Além disso, foi possível demonstrar que os mecanismos por trás destas relações podem ser entendidos de melhor maneira quando consideramos traços funcionais dos organismos: o tamanho corporal afeta os padrões de distribuição das borboletas e, possivelmente, reflete adaptações ecológicas. Esses padrões de distribuição ajudarão a interpretar as respostas das comunidades de borboletas frente à alteração ambiental e, assim, ajudar a promover a conservação da biodiversidade em florestas tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barbaro, L.; van Halder I. 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 32: 321–333.

Barlow, J.; Overal W.L.; Araújo, I.S.; Gardner, T.A.; Peres, C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 44: 1001–1012.

Bray, J. R.; Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern of Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349.

Bunge, J.; Fitzpatrick, M. 1993. Estimating the number of species; a review. *Journal of the American Statistical Association*, 88: 364–373.

Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; de Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234: 85–96.

Chai, P.; Srygley, R.B. 1990. Predation and the flight, morphology and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *American Naturalist*, 135: 748–765.

- Checa, M.F.; Barragan, A.; Rodriguez, J.; Christman, M. 2009. Temporal abundance patterns of butterfly communities (Lepidoptera: Nymphalidae), in the Ecuadorian Amazonia and their relationship with climate. *Annales de la Société Entomologique de France*, 45: 470–486.
- Chown, S.L., Addo-Bediako, A.; Gaston, K.J. 2002. Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 13: 587–602.
- Costa, F.R.C. 2006. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in Central Amazonia. *Biotropica*, 38: 711–717.
- DeVries, P.J. 1987. *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. I: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 228pp.
- DeVries, P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 98–108.
- DeVries, P.J.; Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 1–15.
- DeVries, P.J.; Murray, D.; Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62: 343–364.
- DeVries, P.J.; Walla, T.R.; Greeney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 333–353.
- DeVries, P.J.; Penz, C.M.; Hill, R.I. 2010. Vertical distribution, flight behavior and evolution of wing morphology in *Morpho* butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 79: 1077–1085.

- Entling, W.; Schmidt-Entling, M.H.; Bacher, S.; Brandl, R.; Nentwig, W. 2010. Body size-climate relationships of European spiders. *Journal of Biogeography*, 37: 477–485.
- Franzmeier, D.P.; Pederson, E.J.; Longwell, T.J.; Byrne, J.G.; Losche, C. K. 1969. Properties of some soils of the Cumberland Plateau as related to slope aspect and position. *Soil Science Society of American Journal*, 33: 755–762.
- Freitas, A.V.L.; Francini, R.B.; Brown Jr., K.S. 2003. Insetos como indicadores ambientais. In: Cullen, L.; Rudran, R.; Valladares-Pádua, C. (Eds.). *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Editora da UFPR, Curitiba, Brasil. p. 125–161.
- García-Barros, E.; Munguira, M.L. 1997. Uncertain branch lengths, taxonomic sampling error, and the egg to body size allometry in temperate butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 201–221.
- Ghazoul, J.; Sheil, D. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, Great Britain. 516pp.
- Hamer, K.C.; Hill, J. K.; Benedick, S.; Mustaffa, N.; Sherratt, T.N.; Maryati, M.; Chey, V. K. 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 40: 150–162.
- Hill, J. K., K. C. Hamer, J. Tangah, and M. Dawood. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforests gaps. *Oecologia* 128: 294–302.
- Horváthová, T.; Cooney, C.R.; Fitze, P.S.; Oksanen, T.A.; Jelic, D.; Ghira, I.; Uller, T.; Jandzik, D. 2013. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. *Ecology and Evolution*, 3: 2424–2442.
- Kaspari, M.; Yanoviak, S.P. 2008. Biogeography of litter depth in tropical forests: evaluating the phosphorus growth rate hypothesis. *Functional Ecology*, 22: 919–923.

- Kaspari, M.; Yanoviak, S. P. 2009. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. *Ecology*, 90: 3342–3351.
- Koh, L.P.; Sodhi, N.S. 2004. Importance of reserves, fragments, and parks for butterfly conservation in a tropical urban landscape. *Ecological Applications*, 14: 1695–1708.
- Marden, J.H. 2000. Variability in the size, composition, and function of insects flight muscles. *Annual Review of Physiology*, 62: 157–178.
- Marden, J.H.; Chai, P. 1991. Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *American Naturalist*, 138: 15–36.
- Margules, C.R.; Pressey, R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243–253.
- McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E.; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178–185.
- Miller, W.E. 1977. Wing measure as a size index in Lepidoptera: the family Olethreutidae. *Annals of the Entomological Society of America*, 70: 253–256.
- Moraes, J.; Franklin, E.; Morais, J.W.; Souza, J.L.P. 2011. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter gradients on their qualitative and quantitative composition in 64 km² of forest in Amazonia. *Experimental and Applied Acarology*, 55: 39–63.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C. G.; da Fonseca, G. A. B.; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Öckinger, E.; Schweiger, O.; Crist, T.O.; Debinski, D.M.; Krauss, J.; Kuussaari, M.; Petersen, J.D.; Pöyry, J.; Settele, J.; Summerville, K.S.; Bommarco, R. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters*, 13: 969–979.

- Oliveira, P. Y.; Souza, J.L.P.; Baccaro, F.B.; Franklin, E. 2009. Ant species distribution along a topographic gradient in a “terra-firme” forest reserve in Central Amazon. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 852–860.
- Palmer, M.W. 1991. Estimating species richness: the second order Jackknife reconsidered. *Ecology*, 72: 1512–1513.
- Pardonnet, S.; Beck, H.; Milberg, P.; Bergman, K. 2013. Effect of tree-fall gaps on fruit-feeding nymphalid butterfly assemblage in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 54: 612–619.
- Ramos, F.A. 2000. Nymphalidae butterfly communities in an Amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 35: 29–41.
- Ribeiro, D.B.; Freitas, A.V.L. 2010. Differences in thermal response in a fragmented landscape: temperature affects the sampling of diurnal, but not nocturnal fruit-feeding Lepidoptera. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 1–4.
- Ribeiro, D.B.; Freitas, A.V.L. 2011. Large-sized insects show stronger seasonality than small-sized ones: a case study of fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 820–827.
- Ribeiro, D.B.; Freitas, A.V.L. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 16: 733–744.
- Sandinero, S. 2000. Classification and ordination of plant communities along an altitudinal gradient on the Presidential Range, New Hampshire, USA. *Plant Ecology*, 148: 81–103.
- Schulze, C.H.; Waltert, M.; Kessler, P.J.A.; Pitopang, R.; Shahabuddin; Veddeler, D.; Mühlenberg, M.; Gradstein, S.R.; Leuschner, C.; Steffan-Dewenter, I.; Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds and insects. *Ecological Applications*, 14: 1321–1333.

- Shahabuddin, G.; Ponte, C.A. 2005. Frugivorous butterfly species in tropical forest fragments: correlates of vulnerability to extinction. *Biodiversity and Conservation*, 14: 1137–1152.
- Srygley, R.B. 2004. The aerodynamic costs of warning signals in palatable mimetic butterflies and their distasteful models. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 589–594.
- Tingley, R.; Romagosa, C.M.; Kraus, F.; Bickford, D.; Phillips, B.L.; Shine, R. 2010. The frog filter: amphibian introduction bias driven by taxonomy, body size and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 496–503.
- Toledo, J.J.; Magnusson, W.E.; Castilho, C.V.; Nascimento, H.E.M. 2012. Tree mode of death in Central Amazonia: effects of soil topography on tree mortality associated with storm disturbance. *Forest Ecology Management*, 263: 253–261.
- Tsui, C.; Chen, Z.; Hsieh, C. 2004. Relationships between soil properties and slope position in a lowland rain forest of southern Taiwan. *Geoderma*, 123: 131–142.
- Wood, B.; Gillman, M.P. 1998. The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. *Biodiversity and Conservation*, 7: 597–616.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 553–560.

CAPÍTULO II

Espécies comuns e esforço de coleta: otimizando inventários de borboletas frugívoras em floresta ombrófila da Amazônia Central

Resumo

Estudos com invertebrados em florestas tropicais devem reunir o máximo de informação no menor período de tempo, principalmente devido a limitações de recursos e ampla diversidade de táxons. A amostragem de borboletas frugívoras pode ser padronizada com armadilhas, porém o tempo de atividade das mesmas em campo não é consenso entre as pesquisas. Dessa forma, foi avaliado o desempenho de esquemas de amostragem dessas borboletas (quatro, três, duas e uma visita aos locais de coleta) na Amazônia Central, propondo reduções no período de coleta e retirada de parte da comunidade amostrada. Consideramos que estes esquemas apenas seriam válidos caso os níveis de redução refletissem informações taxonômicas e ecológicas da comunidade presentes no esforço máximo. As comparações entre similaridade na composição de espécies de borboletas foram feitas com o teste de Mantel, e as relações com variáveis ambientais foram mostradas por regressões múltiplas, em todos os níveis de esforço. Constatamos que um esquema com três visitas aos locais de coleta é suficiente para reter alta similaridade na composição de espécies e ainda indicar o padrão ecológico visto com esforço original. Os resultados mostram ainda que a retirada de *singletons* da composição de espécies não afeta a resposta ecológica da comunidade. Assim, as espécies comuns estão dirigindo os padrões de distribuição espacial de borboletas frugívoras. Protocolos de coleta com redução de esforço permitem que os recursos dos projetos em florestas tropicais sejam utilizados de forma mais eficiente. Adicionalmente, fornecemos base para a posterior padronização do tempo de coleta de borboletas frugívoras. Os esforços empregados em pesquisas aplicadas como essa têm a finalidade de sustentar a conservação da biodiversidade.

Palavras-chave

Biodiversidade; Esquemas de amostragem; Florestas tropicais; Nymphalidae; *Singletons*.

Abstract

Surveys on invertebrates in tropical forests must reunite most information at the shortest period, mainly due to the financial resource limitations and hyper diversity of some groups.

Fruit-feeding butterflies sampling can be standardized using bait traps. Nevertheless, the duration of the sampling period is not a consensus among researchers. We evaluated the performance of sampling schemes for these butterflies (four, three, two and one visit per plot) in Central Amazon, considering reductions in sampling effort and removal of part of the sampled community. We considered that these schemes would be valid if they reflected both taxonomic and ecological information provided by the maximum effort. Mantel tests were run to verify the similarity in species composition, and relationships with environmental variables were investigated in multiple regressions, for each effort level. Results show that a three-visit scheme is sufficient to retrieve high composition similarity and the ecological patterns observed with maximum effort. We also detected that the removal of uncommon species from the dataset did not affect the ecological response of the community. Thus, we suggest that common species are driving the spatial patterns of fruit-feeding butterflies. Sampling protocols with reduced effort will allow projects to use their financial supply more effectively. Additionally, we yielded basis for posterior standardization of the sampling period of this group of butterflies. Efforts employed in such applied researches have the ultimate goal of supporting biodiversity conservation.

Keywords

Biodiversity; Nymphalidae; Sampling schemes; Tropical forest; *Singletons*.

INTRODUÇÃO

Políticas de conservação e manejo de áreas são delineadas com base em dados de diversidade e padrões ecológicos obtidos em estudos e inventários da biodiversidade (Evans e Viengkham, 2001). Entretanto, avaliar e medir a diversidade de espécies ao longo de áreas extensas tem sido um desafio para estudos conservacionistas (Roberts *et al.*, 2002; Magnusson *et al.*, 2013). Esse problema se agrava quando os grupos alvos são invertebrados tropicais (Faith *et al.*, 2001). Dentre os principais empecilhos está a quantidade de material biológico a ser trabalhado, tarefa que pode demandar muito tempo (Jiménez-Valverde e Lobo, 2006; Souza *et al.*, 2012). Assim, as respostas rápidas necessárias aos relatórios ambientais e planejamentos de manejo e conservação se tornam inviáveis (Kremen, 1994).

Considerando que os invertebrados compõem quase 95% de todas as espécies viventes conhecidas (Myers *et al.*, 2000) e contém táxons megadiversos, alguns protocolos de coleta na Amazônia tem sido revistos e adaptados com o objetivo de facilitar o cumprimento de prazos

(Souza *et al.*, 2012; Tourinho *et al.*, 2013). Estes protocolos reavaliados têm sido desenvolvidos para garantir estudos rápidos, porém eficientes, sobre a biodiversidade, economizando tempo e recursos financeiros para pesquisas subsequentes, principalmente em áreas sob risco iminente da ação antrópica. Essa ‘eficiência’ pode ser interpretada como a retenção da maioria da informação biológica, analisando amostras com dados reduzidos (ver Costa e Magnusson, 2010). Além disso, esses protocolos mais simples fornecem uma metodologia padronizada. De acordo com Silveira *et al.* (2010), o problema da falta de padronização nos métodos usados em inventários faz com que diversos estudos sejam quase incomparáveis e difíceis de serem aplicados para programas de biomonitoramento sistemático e integrado.

Diversos aspectos da amostragem e tratamento do material biológico têm sido simplificados ou reduzidos com o propósito de verificar se os níveis de *rarefação* (aqui significando *redução*) capturam as informações biológicas observadas com o esforço original. No Reino Unido, Roy *et al.* (2007) propuseram uma modificação no esquema de amostragem para biomonitoramento de borboletas. Os autores verificaram que é possível reduzir o número de visitas ao sítio de coleta de 26, no esquema original, para apenas três, e ainda coletar informações o suficiente para realizar efetivamente o biomonitoramento das populações de borboletas. Na Amazônia, já foi comprovada a redundância em técnicas de coleta de formigas (Souza *et al.*, 2012) e opiliões (Tourinho *et al.*, 2013), assim como a possibilidade da redução no número de subamostras por amostra para a coleta de formigas (Souza *et al.*, 2009) e no tamanho da amostra para a coleta de ácaros edáficos (Santos *et al.*, 2008).

Dentre os insetos, a guilda das borboletas frugívoras é comumente usada em inventários com cunho conservacionista por serem insetos carismáticos (espécies-bandeira) e por possuírem reconhecida capacidade de indicar perturbação ambiental (Freitas *et al.*, 2003; Schulze *et al.*, 2004). As espécies frugívoras podem representar até 75% da riqueza de borboletas nos trópicos (Brown 2005) e sua diversidade é capaz de prever a diversidade de outros grupos como árvores e aves (Schulze *et al.*, 2004), aumentando a capacidade de serem usadas como táxon substituto (*surrogate*) em inventários faunísticos.

Teoricamente, as borboletas frugívoras são facilmente amostradas usando armadilhas contendo iscas com matéria orgânica em fermentação, o que permite uma amostragem padronizada e simultânea entre diferentes áreas. Contudo, a taxa de captura das armadilhas em florestas da Amazônia Central tem sido muito baixa (Ribeiro e Freitas, 2012), de modo que a análise dos dados poderia ser prejudicada devido a amostras muito pequenas. Em ensaios

realizados em campo, nós confirmamos essa situação: usando 50 armadilhas durante 23 dias de amostragem, apenas 17 indivíduos foram coletados. A partir daí, incluímos a busca ativa com rede entomológica como método secundário e complementar. Em paralelo, verificamos que não há consenso quanto ao período de atividade da armadilha em campo, variando de três (Pedrotti *et al.*, 2011) a 12-14 dias (Uehara-Prado *et al.*, 2007; Ribeiro e Freitas, 2012). O tempo de atividade que estabelecemos está de acordo com a maioria dos trabalhos consultados e constitui um intermediário entre os valores citados acima. Com a adição da busca ativa com puçá, foi proposto um esquema semelhante àquele de Roy *et al.* (2007), ou seja, com base no número de visitas aos locais de coleta.

Nesse contexto, o presente trabalho objetivou elucidar questões metodológicas quanto à amostragem de borboletas frugívoras na Amazônia, verificando a possibilidade da redução do esforço amostral para o estabelecimento de um protocolo mais simples e eficiente, e menos custoso. Para isso, foi testado se os níveis de rarefação (1) capturariam similar informação sobre composição de espécies e (2) refletiriam os padrões ecológicos da comunidade de borboletas frugívoras, quando comparados ao esforço máximo. Os padrões ecológicos foram investigados utilizando duas variáveis ambientais: composição de plantas e massa seca da serrapilheira. A diversidade e composição de espécies de plantas são apontadas como bons preditores para a diversidade de lepidópteros e borboletas (Basset *et al.*, 2012; Pardonnet *et al.*, 2013, Graça *et al.*, 2014). Da mesma forma, as borboletas frugívoras podem forragear no solo em busca de frutos fermentados (Hill *et al.* 2001), por isso características da serrapilheira também podem influenciar os padrões ecológicos da comunidade.

Nós consideramos que a redução do esforço será viável para capturar composição de espécies similar e refletir os padrões ecológicos vistos com esforço máximo. Supomos que antes da última visita às parcelas, grande parte da comunidade já teria sido amostrada e poucas novas espécies seriam adicionadas à riqueza total. Desse modo, a composição de espécies seria bastante semelhante. Além disso, a composição de borboletas deveria mudar de acordo com o gradiente de composição de plantas e da massa seca da serrapilheira, e mesmo com a comunidade reduzida, esses padrões permaneceriam. Essa hipótese está baseada na capacidade de espécies abundantes dirigirem o padrão espacial (Gaston, 2008), de modo que a ausência das espécies coletadas somente na última visita (possivelmente espécies raras) não deveria comprometer a resposta da comunidade às variáveis ambientais.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo, delineamento amostral e tratamento do material biológico estão descritos na seção “Material e Métodos” na página 5 deste trabalho. A única ressalva feita ao delineamento amostral está no fato de os testes neste capítulo terem utilizado somente 28 das 30 unidades amostrais originais. Isso ocorreu porque em duas parcelas (L-O8-0500 e L-O8-2500), em pelo menos uma das visitas, não foi coletado nenhum indivíduo. Como o teste de Mantel possui restrições para amostras com abundância nula, os dados dessas parcelas foram removidos. Informações sobre as variáveis ambientais estão especificadas na subseção “Preditores” na página 12.

I. Esquemas de amostragem de borboletas

Como foram utilizados dois métodos com atuações distintas (um passivo e um ativo), os esquemas de coleta foram baseados no número de vezes que cada parcela foi visitada. Visto que as armadilhas ficavam ativas em campo por oito dias e eram visitadas a cada 48h, o total de visitas em cada parcela foi quatro. Em cada visita, a coleta com rede entomológica também era realizada.

Assim, o esquema com quatro visitas (esforço máximo) foi constituído de quatro buscas com rede entomológica e oito dias de amostragem com armadilha. No esquema com três visitas, os dados das borboletas analisados foram resultantes das primeiras três visitas com puçá e dos seis primeiros dias de amostragem com armadilha. No esquema com duas visitas, a composição coletada com as duas primeiras visitas com rede entomológica e quatro dias de amostragem com armadilha era analisada. Por fim, o esquema com uma visita, as análises incluíram somente os dados da primeira visita com rede entomológica e de dois dias de coleta com armadilha.

II. Análise dos dados

Para verificar se os diferentes níveis de rarefação de esforço capturam uma composição de espécies similar àquela do esforço máximo, foram realizados testes de Mantel entre a comunidade coletada com quatro visitas e os demais níveis de redução (três, duas e uma visita). Testamos a similaridade usando a composição total, reunindo os dados de todas as amostras. Nível de significância para o R de Mantel foi estabelecido como $R \geq 0,7$. Valor

superior a 0,7 significa que até 30% de dissimilaridade entre as comunidades é aceitável, conforme Santos *et al.* (2008).

Em seguida, foi testado se as comunidades coletadas com esforços reduzidos refletiam os padrões ecológicos observados com o esforço original. Primeiramente, foi usado o método de ordenação Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS) para reduzir a dimensionalidade dos dados de composição de cada nível de esforço. A ordenação foi realizada de acordo com a distância de Bray-Curtis (Bray e Curtis, 1957). O primeiro eixo gerado pelo NMDS captura a maior variância na composição e foi utilizado como variável dependente em análises subsequentes.

Feito isso, foram executadas regressões múltiplas entre as informações ambientais (NMDS Eixo 1 das Plantas e massa seca de serrapilheira) e a comunidade de borboletas (NMDS Eixo 1) para cada nível de redução, bem como para o esforço máximo. Foram realizadas ainda regressões múltiplas entre as variáveis ambientais e a comunidade de borboletas sem espécies *unique*. Os resultados das regressões mostram a existência de relações que possam explicar a distribuição espacial das borboletas. Se algum dos esforços reduzidos indicarem o padrão observado com esforço máximo, então eles seriam considerados ecologicamente válidos.

Os custos monetários do projeto foram estimados em pessoa/hora para o esquema com quatro visitas e os demais níveis rarefação de esforço. Foram considerados os custos em campo e em laboratório. Aqueles relacionados à atividade de campo incluem aquisição de material de coleta (armadilhas, puçás e iscas), diárias e auxiliares de campo e suprimento de comida. Custos em laboratório incluem bolsas de estudantes e apoio financeiro para montagem, identificação e conservação do material testemunho.

RESULTADOS

Foram coletadas 41 espécies de borboletas. A riqueza amostrada por método de coleta foi 22 para rede entomológica, 14 para armadilha e 5 espécies para ambos os métodos. As quatro espécies mais abundantes foram *Magneptychia gera*, *Bia actorion*, *Pierella astyoche* e *Magneptychia harpyia*, cada uma com 94, 55, 48 e 41 indivíduos, respectivamente. Juntas, elas compõem quase 60% da abundância total. A riqueza de espécies registrada em cada um dos esquema de amostragem foi 35 para três visitas, 27 com duas visitas e 21 com apenas uma visita (Tabela 1; Fig. 1).

I. Similaridade na composição de espécies de borboletas

De acordo com os resultados dos testes de Mantel, o esquema com três visitas possui alta similaridade na composição de espécies quando comparado ao esforço máximo ($R = 0,840$; $P < 0,001$). Entretanto, os esquemas com duas visitas ($R = 0,613$; $P < 0,001$) e com uma visita ($R = 0,392$; $P < 0,001$) perdem quantidade significativa de informação sobre a composição da comunidade de borboletas (Tabela 1; Fig. 1).

Tabela 1. Número de espécies coletadas em cada um dos esquemas de amostragem e similaridade na composição de espécies entre os esquemas com redução de esforço e o esforço máximo.

Esquema de amostragem	Riqueza	Similaridade na composição	
		R de Mantel	<i>P</i>
Quatro visitas	41	-	-
Três visitas	35	0,840	< 0,001
Duas visitas	27	0,613	< 0,001
Uma visita	21	0,392	< 0,001

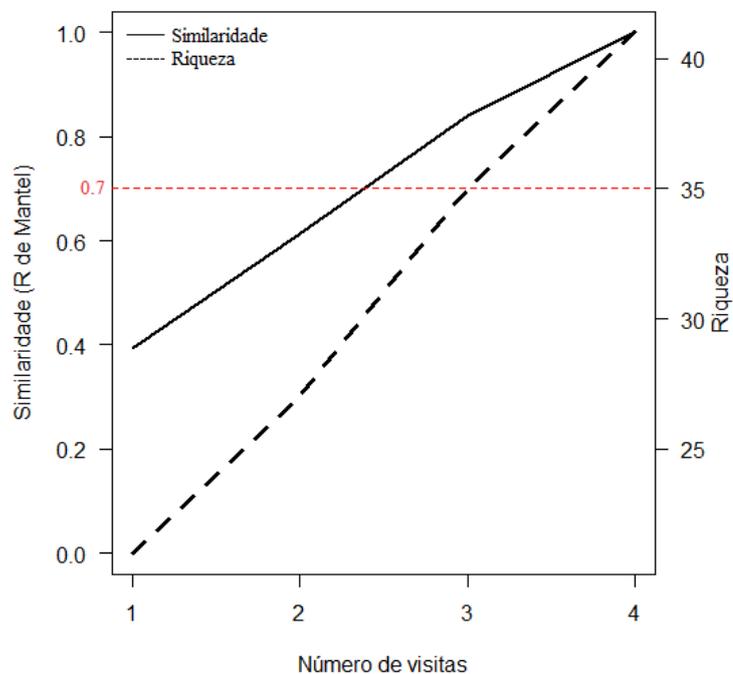


Figura 1. Similaridade e riqueza de cada esquema de amostragem. A linha pontilhada vermelha indica o ponto limite (0.7) para considerar a comunidade similar, quanto à composição de espécies, àquela do esforço máximo. Para valores abaixo da linha, a composição de espécie é considerada muito dissimilar.

II. Padrões ecológicos nos esforços máximo e reduzido

Usando a informação completa sobre composição de espécies de borboletas, as regressões múltiplas mostraram que a composição da vegetação foi um bom preditor para a comunidade de borboletas capturadas com esforço máximo ($R^2 = 32,5\%$; $P = 0,007$). Para o esquema com três visitas, o padrão pode ser ainda observado ($R^2 = 29,0\%$; $P = 0,013$). No esquema com duas visitas, foram detectados os valores mais significativos tanto para o coeficiente de determinação quanto para significância ($R^2 = 41,4\%$; $P < 0,001$), mesmo com a redução do esforço pela metade. O padrão foi perdido somente no esquema com uma visita em cada parcela ($R^2 = 3,0\%$; $P = 0,680$) (Tabela 2; Fig. 2). Quanto às análises com a retirada de espécies raras (*singletons*), o esquema com quatro visitas ainda detectou os padrões ecológicos originais ($R^2 = 31,0\%$; $P = 0,009$). A influência da vegetação pode ainda ser observada nos esquemas com três ($R^2 = 31,2\%$; $P = 0,009$) e duas visitas ($R^2 = 41,4\%$; $P = 0,001$) (Tabela 2; Fig. 3).

III. Economia relativa em cada esquema de amostragem

Tempo e recursos financeiros podem ser os fatores mais limitantes ao amostrar áreas extensas em florestas tropicais. Os esquemas com duas e três visitas requerem 33% e 17%, respectivamente, menos tempo para amostrar as mesmas 28 parcelas. Em termos monetários, os esquemas com três e duas visitas permitem um corte de 16% e 32% no orçamento do projeto, respectivamente. No esquema com uma visita, os projetos podem custar até 39% menos e serem realizados na metade do tempo, porém não serão capazes de capturar os padrões ecológicos obtidos entre a composição da vegetação e de borboletas. Valores absolutos estimados do custo financeiro podem ser observados na Tabela 3.

Tabela 2. Coeficientes de determinação das regressões múltiplas (R^2) e nível de significância (P), mostrando a associação entre a comunidade de borboletas e a de plantas, para cada nível de esforço, e com presença ou ausência de espécies *singletons* na análise.

Esquema de amostragem	Correlação com composição de plantas			
	Com <i>singletons</i> (R^2)	P	Sem <i>singletons</i> (R^2)	P
Quatro visitas	32,5%	0,007	31,6%	0,008
Três visitas	29,0%	0,013	31,2%	0,009
Duas visitas	41,4%	< 0,001	41,0%	0,001
Uma visita	3,0%	0,680	3,0%	0,680

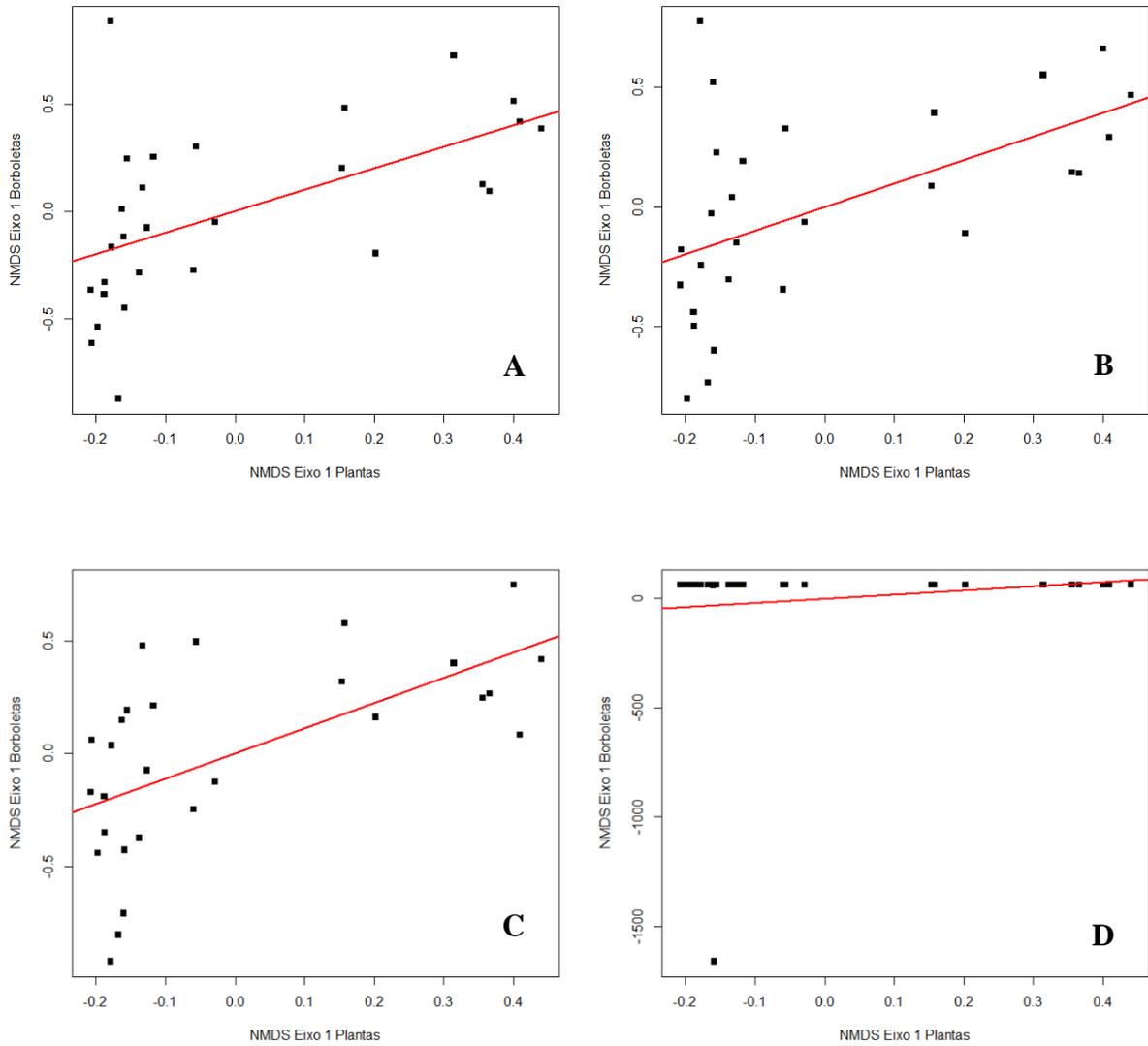


Figura 2. Parciais das regressões (resíduos) entre a composição de borboletas e a composição de plantas para o esforço máximo (A) – quatro visitas – e para os esforços reduzidos – três (B), duas (C) e uma visita (D).

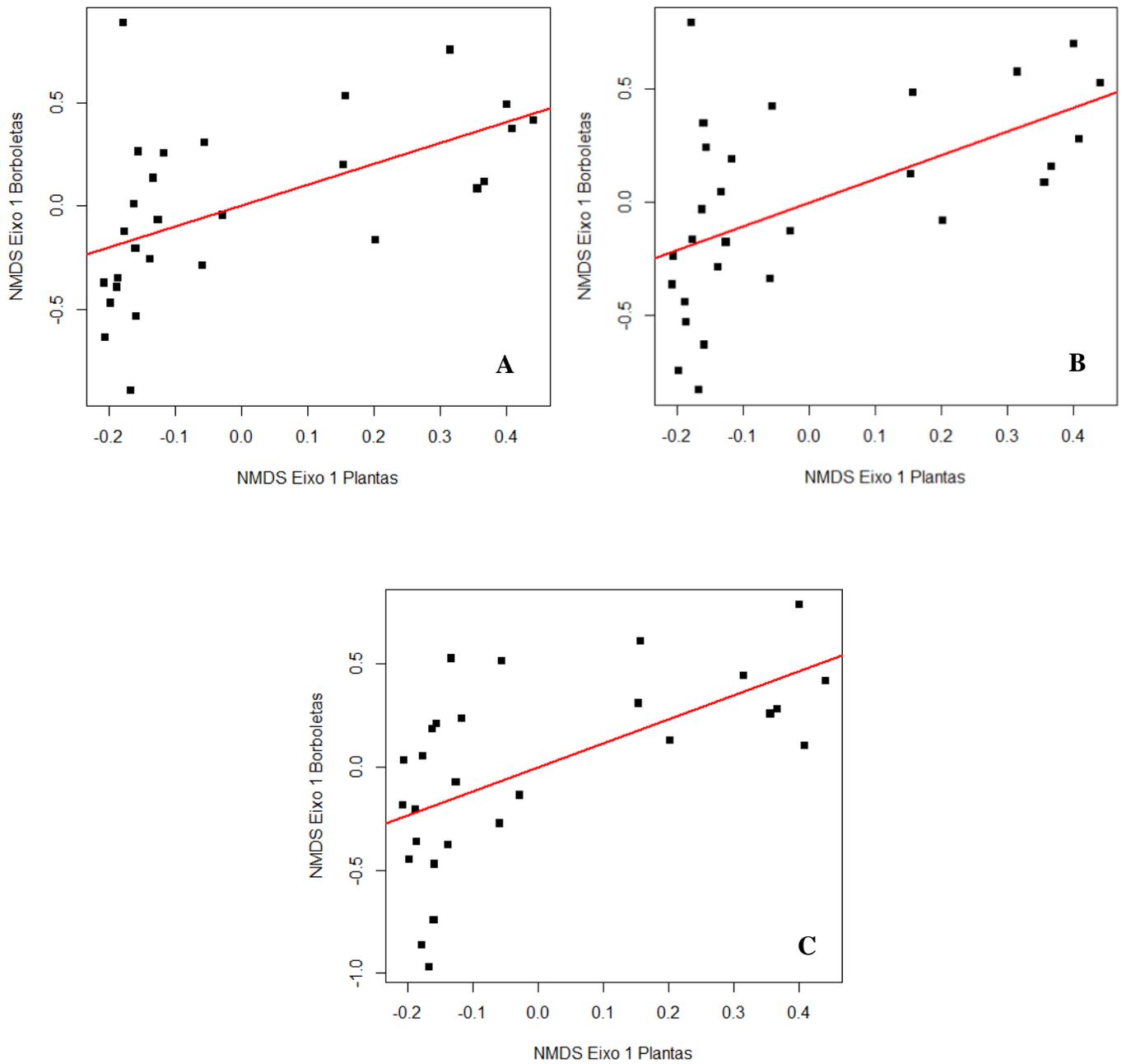


Figura 3. Parciais das regressões (resíduos) entre a composição de borboletas com espécies *singletons* removidas e a ordenação da composição de plantas para o esforço máximo (A) e para os esforços reduzidos que retiveram o padrão ecológico: três (B) e duas visitas (C).

Tabela 3. Custo monetário (em reais) dos esquemas de amostragem. Valores entre parênteses representam a economia financeira em relação ao esforço máximo (4 visitas).

Item	4 visitas	3 visitas	2 visitas	1 visita
Equipamento de campo	3.000	3.000	3.000	3.000
Alimentação em campo	1.200	1.120	1.040	960
Auxiliares de campo	6.720	5.600	4.480	3.360
Bolsa de estudo	6.000	4.500	3.000	3.000
Custo total	16.920	14.220 (16%)	11.520 (32%)	10.320 (39%)

DISCUSSÃO

O esquema com três visitas por parcela foi eficiente tanto para fins taxonômicos quanto ecológicos. A comunidade reduzida foi bastante similar (84%) àquela completa e ainda recuperou a influência da composição vegetal sobre a distribuição espacial das borboletas frugívoras. A composição amostrada com o esquema reduzido para três visitas não englobou seis espécies para as quais foi coletado apenas um indivíduo (*singletons*). Três dessas espécies são caraxíneos de dossel florestal (*Prepona claudina*, *Memphis moruus* e *M. oenomais*) e foram coletadas com armadilha. *Chloreuptychia agatha* e *Cissia lesbia*, encontradas no sub-bosque, e *Morpho menelaus*, que patrulha os dosséis, foram coletadas com rede entomológica.

O esquema com duas visitas, mesmo refletindo o padrão de distribuição das borboletas, perdeu informação biológica significativa em relação ao esforço máximo (menos que 70% de similaridade). Nesse esquema, as 14 espécies removidas eram *singletons*, exceto *Nessaea obrinus*. Assim, a remoção dessas espécies não frequentes não afetou a resposta ecológica da comunidade. Foi possível confirmar tal hipótese, quando foram removidas todas as espécies únicas das análises dos esquemas com quatro, três e duas visitas. Dessa forma, os padrões de distribuição estavam sendo dirigidos principalmente por espécies mais abundantes.

Muito tem sido discutido sobre a importância de espécies raras na estrutura e funcionamento das assembleias, resultando em dois paradigmas principais (Gaston 2012). O primeiro deles (*rarity-richness paradigm*) diz que espécies raras são ecologicamente diferentes das comuns, possuindo um papel chave no fornecimento de bens e serviços para os ecossistemas. Mi *et al.* (2012) apoiam essa hipótese por terem encontrado evidências de diferenciação de nicho entre espécies de árvores raras e comuns. Para o segundo paradigma

(*common-dominance paradigm*), as espécies abundantes são mais importantes, uma vez que elas representam a maioria dos indivíduos, da biomassa, sendo responsáveis por um uso maior de energia nas comunidades. É possível assumir, então, que espécies comuns devem contribuir mais para respostas ecológicas das comunidades em análises multivariadas, o que foi encontrado aqui para as borboletas frugívoras e havia sido sugerido para organismos aquáticos (Lenat e Resh, 2001).

Estudando borboletas em várias localidades da Suíça, Pearman e Weber (2007) mostraram que espécies comuns tem maior influência em padrões de riqueza do que espécies menos comuns. Uma retenção similar de padrões ecológicos com a remoção sucessiva de espécies raras foi comprovada para o grupo megadiverso de ácaros oribatídeos edáficos na mesma reserva do presente estudo (Franklin *et al.*, 2013). Em ambientes aquáticos de Quebec, a retirada dos 125 táxons com abundância relativa <2% da comunidade de algas diatomáceas nas análises multivariadas também não comprometeu a detecção dos padrões de ocorrência que distinguem as áreas impactadas das áreas controle (Lavoie *et al.*, 2009).

Espécies comuns têm sido negligenciadas em estudos com biologia da conservação por um longo tempo, porque espécies raras estão mais propensas a serem ameaçadas por extinção iminente (Gaston 2008). Não obstante, recentemente tem sido constatado que espécies abundantes são cruciais na formação de muitos padrões de diversidade de organismos aquáticos (Mora e Robertson, 2005; Heino e Soininen, 2010) e terrestres (Rahbeck *et al.*, 2007; Gaston *et al.*, 2007). Em adição, padrões de riqueza de espécies comuns de táxons bioindicadores (Pearman e Weber, 2007), espécies frequentes e espécies consideradas fáceis de identificar de besouros saprofílicos (Sebek *et al.*, 2012) parecem ser mais precisos na predição da riqueza total da comunidade. No que diz respeito a borboletas, entretanto, encoraja-se um foco mais profundo em padrões de composição e substituição de espécies ao longo de gradientes ambientais, visto que eles são tidos como melhores indicadores de mudança no hábitat do que padrões de riqueza e abundância (Barlow *et al.*, 2007). Se as espécies comuns também forem as principais guias de padrões de composição também, a biologia da conservação e os programas de biomonitoramento possuiriam um poderoso conhecimento aplicado.

No contexto das florestas tropicais, que são reconhecidamente ambientes onde o custo de pesquisas em biodiversidade é alto (Lawton *et al.*, 1998), o suporte financeiro deve ser usado da maneira mais eficiente possível (Gardner *et al.*, 2008). A utilização de amostragens com número de visitas reduzido, e conseqüente diminuição na quantidade de *singletons* na

análise, representa uma diminuição no período de atividades de campo. Esse talvez seja o principal fator limitante para pesquisas com borboletas frugívoras, uma vez que atividades em laboratório, como identificação, não demandam tempo extensivo. Tais aperfeiçoamentos no custo-eficiência de estudos em biodiversidade criam a possibilidade de conduzir estudos em locais onde o difícil acesso não permite que equipes de pesquisa fiquem por períodos longos, como em acampamentos remotos. Pesquisas que lidam com avaliação da biodiversidade precisam direcionar seus resultados para essas implicações práticas e claras, de modo a terem efeitos mais significativos. Caso contrário, a biologia da conservação pode perder espaço no âmbito científico e o suporte de suas fontes de fomento (Cleary 2006).

CONCLUSÕES

Sugerimos que um esquema com três visitas por parcela é suficiente para atender às demandas ecológicas e taxonômicas em um inventário de borboletas frugívoras na Amazônia. Se os projetos não necessitarem obrigatoriamente de uma vertente taxonômica, mesmo o esquema com duas visitas por parcela é uma alternativa razoável para encontrar os padrões ecológicos da comunidade. A gradual rarefação do esforço amostral também demonstrou que as espécies mais abundantes foram os indicadores centrais dos padrões de distribuição espacial desses insetos. Juntos, esses dois atributos podem aperfeiçoar as pesquisas com borboletas e acelerar as respostas necessárias a avaliações e relatórios ambientais.

Quanto às limitações de tempo e recursos, os esquemas reduzidos permitem economias em ambos os aspectos, de forma de que recursos em excedente podem ser realocados para pesquisas posteriores. Esta é a principal razão porque uma proposta de analisar um banco de dados reduzido (com menos informação sobre composição de espécies) é viável. Finalmente, a padronização na metodologia aqui descrita pode favorecer comparações entre áreas, sem o viés relativo ao período de coleta. No final, espera-se que todos esses esforços sejam reunidos para promover a prática da conservação da biodiversidade em florestas tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barlow J.; Overall W.L.; Araujo I.S.; Gardner T.A.; Peres C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 44: 1001–1012.

Basset, Y.; Cizek, L.; Cuénoul, P.; Didham, R. K.; Guilhaumon, F.; Missa, O.; Novotny, V.; Ødegaard, F.; Roslin, T.; Schmidl, J.; Tishechkin, A. K.; Winchester, N. N.; Roubik, D. W.; Aberlenc, H.; Bail, J.; Barrios, H.; Bridle, J. R.; Castaño-Meneses, G.; Corbara, B.; Curletti, G.; Rocha, W. D.; Bakker, D.; Delabie, J. H. C.; Dejean, A.; Fagan, L. L.; Floren, A.; Kitching, R. L.; Medianero, E.; Miller, S. E.; Oliveira, E. G.; Orivel, J.; Pollet, M.; Rapp, M.; Ribeiro, S. P.; Roisin, Y.; Schmidt, J. B.; Sørensen, L.; Leponce, M. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338: 1481–1484.

Brown K.S., Jr. 2005. Geologic, evolutionary, and ecological bases of the diversification of Neotropical butterflies: implications for conservation. In: Bermingham, E.; Dick, C.W.; Moritz, G. (eds) *Tropical rainforests: past, present, and future*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, pp 166–201.

Chust G.; Pretus J.L.; Ducrot D.; Bedós A.; Deharveng, L. 2003. Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography*, 26: 257–268.

Cleary, D. 2006. The questionable effectiveness of science spending by in international conservation organizations in the tropics. *Conservation Biology*, 20: 733–738.

Costa F.R.C.; Magnusson W.E. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity – the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza e Conservação*, 8: 3–12.

DeVries P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 98–108.

Evans T.D.; Viengkham O.V. 2001. Inventory time-cost and statistical power: a case study of a Lao rattan. *Forest Ecology and Management*, 150: 313–322.

Faith D.P.; Nix H.A.; Margules C.R.; Hutchinson M.F.; Walker P.A.; West J.; Stein J.L.; Kesteven J.L.; Allison A.; Natera G. 2001. The BioRap biodiversity assessment and planning study for Papua New Guinea. *Pacific Conservation Biology*, 6: 279–288.

Franklin E.; Moraes J.; Landeiro V.L.; Souza J.L.P.; Pequeno P.A.C.L.; Magnusson W.E.; Morais J.W. 2013. Geographic position of sampling grid and removal of uncommon species affect multivariate analyses of diverse assemblages: the case of oribatid mites (Acari: Oribatida). *Ecological Indicators*, 34: 172–180.

Freitas A.V.L.; Francini R.B.; Brown K.S., Jr. 2003 Insetos como indicadores ambientais. In: Cullen, L. Jr.; Rudran R.; Valladares-Pádua C. (eds) *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Editora da UFPR, Curitiba, pp 125–151.

Gardner, T. A.; Barlow, J.; Araujo, I. S.; Ávila-Pires, T. C.; Bonaldo, A. B.; Costa, J. E.; Esposito, M. C.; Ferreira, L. V.; Hawes, J.; Hernandez, M. I. M.; Hoogmoed, M. S.; Leite, R. N.; Lo-Man-Hung, N. F.; Malcolm, J. R.; Martins, M. B.; Mestre, L. A. M.; Miranda-Santos, R.; Overal, W. L.; Parry, L.; Peters, S. L.; Ribeiro-Júnior, M. A.; Silva, M. F.; Motta, C. S.; Peres, C. A. 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys tropical forests. *Ecology letters*, 11: 139–150.

Gaston K.J.; Davies R.G.; Orme C.D.L.; Olson V.A.; Thomas G.H.; Ding T.; Rasmussen P.C.; Lennon J.J.; Bennett P.M.; Owens I.P.F.; Blackburn T.M. 2007. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1567–1574.

Gaston K.J. 2008 Biodiversity and extinction: the importance of being common. *Progress in Physical Geography*, 32: 73–79.

Gaston K.J. 2012. The importance of being rare. *Nature*, 487: 46–47.

Graça, M.B.C.S.; Morais, J.W.; Franklin, E.; Pequeno, P.A.C.L. 2014. Does body size drive the spatial distribution of tropical fruit-feeding butterflies? *Biotropica*, submetido.

Heino, J.; Soininen, J. 2010. Are common species sufficient in describing turnover in aquatic metacommunities along environmental and spatial gradients? *Limnology and Oceanography*, 55: 2397–2402.

Hill, J. K., K. C. Hamer, J. Tangah, and M. Dawood. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforests gaps. *Oecologia* 128: 294–302.

Jiménez-Valverde, A.; Lobo, J.M. 2006. Distribution determinants of endangered Iberian spider *Macrothele calpeiana* (Araneae, Hexathelidae). *Environmental Entomology*, 35: 1491–1499.

Kremen, C. 1994. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications*, 4: 407–422.

Lavoie, I.; Dillon, P.J.; Campeau, S. 2009. The effect of excluding diatom taxa and reducing taxonomic resolution on multivariate analyses and stream bioassessment. *Ecological Indicators*, 9: 213–225.

Lawton, J. H.; Bignell, D. E.; Bolton, B.; Bloemers, G. F.; Eggleton, P.; Hammond, P. M.; Hodda, M.; Holt, R. D.; Larsenk, T. B.; Mawdsley, N. A.; Stork, N. E.; Srivastava, D. S.; Watt, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72–76.

Lenat, D.R.; Resh, V.H. 2001. Taxonomy and stream ecology – the benefits of genus- and species-level identification. *Journal of the North American Benthological Society*, 20: 287–298.

Magnusson, W. E.; Braga-Neto, R.; Pezzini, F.; Baccaro, F.; Bergallo, H.; Penha, J.; Rodrigues, D.; Verdade, L. M.; Lima, A.; Albernaz, A. L.; Hero, J.; Lawson, B.; Castilho, C.; Franklin, E.; Mendonça, F.; Costa, F.; Galdino, G.; Castley, G.; Zuanon, J.; do Vale, J.; Santos, J. L. C.; Luizão, R.; Cintra, R.; Barbosa, R. I.; Lisboa, A.; Koblitz, R. V.; Cunha, C. N.; Ponte, A. R. M. 2013. *Biodiversidade e monitoramento ambiental integrado*. 1 ed., Attema Editorial, Assessoria e Design. Manaus, Brasil. 352p.

- Mi, X.; Swenson, N.G.; Valencia, R.; Kress, W.J.; Erickson D.L.; Pérez A.J.; Ren, H.; Su, S.; Gunatilleke, N.; Gunatilleke, S.; Hao, Z.; Ye, W.; Cao, M.; Suresh, H.S.; Dattaraja, H.S.; Sukumar, R.; Ma, K. 2012 The contribution of rare species to community phylogenetic diversity across a global network of forest plots. *American Naturalist*, 180: 17–30
- Mora, C.; Robertson, D.R. 2005. Causes of latitudinal gradient in species richness: a test with fishes of the tropical Eastern pacific. *Ecology*, 86: 1771–1782.
- Myers, N., Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; da Fonseca, G.A.B.; Kent, J. 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Pardonnet, S.; Beck, H.; Milberg, P.; Bergman, K. 2013. Effect of tree-fall gaps on fruit-feeding nymphalid butterfly assemblage in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 54: 612–619.
- Pearman, P.B.; Weber, D. 2007. Common species determine richness patterns in biodiversity indicator taxa. *Biological Conservation*, 138: 109–119.
- Pedrotti, V.S.; Barros, M.P.; Romanowski, H.P.; Iserhard, C.A. 2011. Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) ocorrentes em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 11: 385–390.
- Rahbek, C.; Gotelli, N.J.; Colwell, R.K.; Entsminger, G.L.; Rangel, T.F.; Graves, G.R. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 165–174.
- Ribeiro, D.B.; Freitas, A.V.L. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 16: 733–744.
- Roberts, C.M.; McClean, C.J.; Veron, J.E.N.; Hawkins, J.P.; Allen, G.R.; McAllister, D.E.; Mittermeier, C.G.; Schueler, F.W.; Spalding, M.; Wells, F.; Vynne, C.; Werner, T.B. 2002 Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295: 1280–1284.

Roy, D.B.; Rothery, P.; Brereton, T. 2007. Reduced-effort schemes for monitoring butterfly population. *Journal of Applied Ecology*, 44: 993–1000.

Santos E.M.R.; Franklin, E.; Magnusson, W.E. 2008. Cost-efficiency of subsampling protocols to evaluate oribatid-mite communities in an amazonian savanna. *Biotropica*, 40: 728–735.

Schulze, C.H.; Waltert, M.; Kessler, P.J.A.; Pitopang, R.; Shahabuddin; Veddeler, D.; Mühlenberg, M.; Gradstein, S.R.; Leuschner, C.; Steffan-Dewenter, I.; Tschardt, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds and insects. *Ecological Applications*, 14: 1321–1333.

Sebek, P.; Barnouin, T.; Brin, A.; Brustel, H.; Dufrière, H.; Gosselin, F., Meriguet, B.; Micas, L.; Noblecourt, T.; Rose, O.; Velle, L.; Bouget, C. 2012. A test for assessment of saproxylic beetle diversity using subsets of “monitoring species”. *Ecological Indicators*, 20: 304–315.

Silveira L.F.; Beisiegel, B.M.; Curcio, F.F.; Valdujo, P.H.; Dixo, M.; Verdade, V.K.; Mattox, G.M.T.; Cunningham, P.T.M. 2010. Para que servem os inventários de fauna? *Estudos Avançados*, 24: 173–207.

Souza, J.L.P.; de Moura, C.A.R.; Franklin, E. 2009. Efficiency in inventories of ants in a forest reserve in Central Amazonia. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 940–948.

Souza, J.L.P.; Baccaro, F.B.; Landeiro, V.L.; Franklin, E.; Magnusson, W.E. 2012. Trade-offs between complementarity and redundancy in the use of different sampling techniques for ground-dwelling ant assemblages. *Applied Soil Ecology*, 56: 63–73.

Tourinho, A.L.; Lança, L.S.; Baccaro, F.B.; Dias, S.C. 2013. Complementarity among sampling methods for harvestman assemblages. *Pedobiologia - International Journal of Soil Biology*. *In press*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2013.09.007>

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

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alves, D. S. 2002. An analysis of the geographical patterns of deforestation in the Brazilian Amazon in the period of 1991-1996. *In*: Wood, C.H.; Porro, R. (eds.). *Deforestation and Land Use in the Amazon*, University Press of Florida, Gainesville. p. 95–106.

Barlow, J.; Overall, W. L.; Araújo, I. S.; Gardner, T. A.; Peres, C.A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 44: 1001–1012.

Collinge, S. K. 2001. Spatial ecology and biological conservation - introduction. *Biological Conservation*, 100: 1–2.

Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity: the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazon. *Natureza e Conservação*, 8: 3–12.

DeVries, P. J. 1987. *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. I: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 228pp.

Devries, P. J.; Walla, T. R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 1–15.

Fearnside, P. M. 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates and consequences. *Conservation Biology*, 19: 680–688.

Freitas, A. V. L.; Francini, R. B.; Brown Jr., K. S. 2003. Insetos como indicadores ambientais, *In*: Cullen Jr., L.; Rudran, R.; Valladares-Pádua, C. (eds.). *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Editora da UFPR, Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, Curitiba, Brasil. pp. 125–151.

Gutiérrez, D. 1997. Importance of historical factors on species richness and composition of butterfly assemblages (Lepidoptera: Rhopalocera) in a northern Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, 24: 77-88.

IBGE. 2004. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (<http://ibge.gov.br>). Acessado em 21/10/2012.

Koh, L.P.; Sodhi, N.S. 2004. Importance of reserves, fragments, and parks for butterfly conservation in a tropical urban landscape. *Ecological Applications*, 14: 1695–1708.

Magnusson, W. E.; Lima, A. P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; De Castilho, C. V. E.; Kinupp, V. P. 2005. RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5: 1–6.

Marques-Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G.; Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV – Precipitação. *Acta Amazonica*, 4: 759–768.

Moraes, J. 2010. *Diversidade de ácaros edáficos (Acari:Oribatida) e redução do esforço amostral no gradiente ecológico de 10 mil ha de floresta de terra-firme da Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil*. Dissertação de mestrado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Moraes, J.; Franklin, E.; Morais, J. W.; Souza, J. L. P. 2011. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter gradients on their qualitative and quantitative composition in 64 km² of forest in Amazonia. *Experimental and Applied Acarology*, 55: 39–63.

Pardonnet, S.; Beck, H.; Milberg, P.; Bergman, K. 2013. Effect of tree-fall gaps on fruit-feeding nymphalid butterfly assemblage in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 54: 612–619.

Pedrotti, V. S.; Barros, M. P.; Romanowski, H. P.; Iserhard, C. A. 2011. Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) ocorrentes em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 11: 385–390.

Raimundo, R.L.G.; Freitas, A.V.L.; Costa, R.N.S.; Oliveira, J.B.F.; Melo, A. B.; Brown Jr., K.S. 2003. *Manual de monitoramento ambiental usando borboletas e libélulas - Reserva Extrativista do Alto Juruá*. Série Pesquisa e Monitoramento Participativo em Áreas de

Conservação Gerenciadas por Populações Tradicionais, Volume 1. CERES/Laboratório de Antropologia e Ambiente, Campinas, Brasil.

Ribeiro, D. B.; Freitas, A. V. L. 2010. Differences in thermal responses in a fragmented landscape: temperature affects the sampling of diurnal, but not nocturnal fruit-feeding Lepidoptera. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 1–4.

Ribeiro, D. B.; Freitas, A. V. L. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 16: 733-744.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke: *Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 816pp.

Santos, E. M. R., Franklin, E.; Magnusson, W. E. 2008. Cost-efficiency of subsampling protocols to evaluate oribatid-mite communities in an Amazonian savanna. *Biotropica*, 40: 728–735.

Schulze, C. H.; Waltert, M.; Kessler, P. J. A.; Pitopang, R.; Shahabuddin; Veddeler, D.; Mühlenberg, M.; Gradstein, S. R.; Leuschner, C.; Steffan-Dewenter, I.; Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds and insects. *Ecological Applications*, 14: 1321–1333.

Shuey, J.A. 1997. An optimized portable bait trap for quantitative sampling of butterflies. *Tropical Lepidoptera*, 8: 1–4.

Souza, J. L. P., Baccaro, F. B., Landeiro, V. L., Franklin, E. e Magnusson, W. E. 2012. Trade-offs between complementarity and redundancy in the use of diferente sampling techniques for ground-dwelling ant assemblages. *Applied Soil Ecology*, 56: 63–73.

Tourinho, A.L.; Lança, L.S.; Baccaro, F.B.; Dias, S.C. 2013. Complementarity among sampling methods for harvestman assemblages. *Pedobiologia - International Journal of Soil Biology*. *In press*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2013.09.007>

Wahlberg, N.; Leneveu, J.; Kodandaramaiah, U.; Peña, C.; Nylin, S.; Freitas, A. V. L.; Brower, A. V. Z. 2009. Nymphalidae butterflies diversify following near demise at the cretaceous/tertiary boundary. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 4295-4302.

Zuquim, G.; Costa, F.R.C.; Prado, J. 2007. Redução de esforço amostral vs. retenção de informação em inventários de pteridófitas na Amazônia Central. *Biota Neotropica*, 7: 217–223.