



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

BIANCA SANTANA DIAS NASCIMENTO

**A SAZONALIDADE E A DISPONIBILIDADE DE RECURSOS AFETAM A
DIVERSIDADE DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS (NYMPHALIDAE) AO LONGO
DO TEMPO E DA ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL?**

FEIRA DE SANTANA, BAHIA
2024



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

BIANCA SANTANA DIAS NASCIMENTO

**A SAZONALIDADE E A DISPONIBILIDADE DE RECURSOS AFETAM A
DIVERSIDADE DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS (NYMPHALIDAE) AO LONGO
DO TEMPO E DA ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

ORIENTADOR: DR. JHONATHAN DE OLIVEIRA SILVA

FEIRA DE SANTANA, BAHIA
2024

Ficha catalográfica - Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

Nascimento, Bianca Santana Dias

N193s A sazonalidade e a disponibilidade de recursos afetam a diversidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) ao longo do tempo e da estratificação vertical? / Bianca Santana Dias Nascimento. - 2024.
53f.: il.

Orientador: Jhonathan de Oliveira Silva

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Feira de Santana. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, 2024.

1. Lepidoptera. 2. Complexidade estrutural. 3. Floresta seca. 4. Fenologia vegetal. 5. Partição de nicho. 6. Borboletas. I. Silva, Jhonathan de Oliveira, orient. II. Universidade Estadual de Feira de Santana. III. Título.

CDU: 595.78

BIANCA SANTANA DIAS NASCIMENTO

**A SAZONALIDADE E A DISPONIBILIDADE DE RECURSOS AFETAM A
DIVERSIDADE DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS (NYMPHALIDAE) AO LONGO
DO TEMPO E DA ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL?**

Aprovada em: 08/03/2024

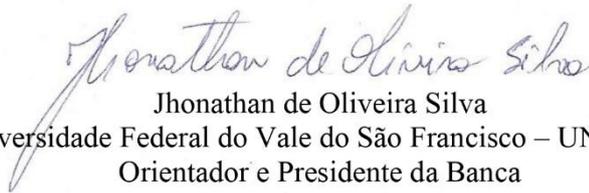
BANCA EXAMINADORA



Geraldo de Brito Freire Junior
(Universidade de Brasília - UnB)



Elmo Borges de Azevêdo Koch
(Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS)



Jhonathan de Oliveira Silva
(Universidade Federal do Vale do São Francisco – UNIVASF)
Orientador e Presidente da Banca

Feira de Santana, Bahia
Março, 2024

Dedico esta dissertação a todos que lutam
pela realização e perpetuação da ciência
no Brasil, especialmente no Nordeste.

AGRADECIMENTOS

Início meus agradecimentos à minha família, em especial aos meus pais, por sempre me incentivarem ao estudo. Por me incentivarem e sempre estarem presentes e atentos à minha pessoa, me ajudando mesmo quando não pedia. Obrigada por absolutamente tudo.

Ao meu orientador, professor Dr. Jhonathan de Oliveira Silva, por ser tão querido, paciente, incentivador, compreensivo, por passar sua empolgação com ecologia aplicada para mim e por fazer o seu papel com maestria, desde a graduação. Sua orientação foi muito importante para minha formação profissional e pessoal.

Obrigada aos meus amigos e colegas do Laboratório de Ecologia Básica e Aplicada e do programa de mestrado: Uriel, Gabriela, Rafael, Allana, Fabiana e Daniel pela ajuda incrível que me deram nas coletas, sem vocês teria sido mais difícil e não teria sido tão divertido. Foi incrível desbravar a serra por um ano inteiro e passar horas no laboratório trabalhando com vocês.

À CAPES pela concessão da bolsa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Checklist das espécies de Nymphalidae encontradas na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil, por subfamília / tribo com os respectivos números de espécimes coletados em cada estrato.....	33
Tabela 2. Efeito da variação temporal, das variáveis climáticas e da disponibilidade de recursos sobre a abundância e riqueza de borboletas frugívoras em uma floresta tropical seca.....	39
Anexo 1. Tabela de descrição do Percentual de Intensidade de Fournier.....	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fragmentos florestais da seca, durante a estação chuvosa, presentes na Serra da Bananeira, pertencentes ao complexo da Serra de Jacobina, porção setentrional da cadeia do espinhaço, Bahia.....	28
Figura 2. Área de amostragem na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil	29
Figura 3. Armadilhas Van Someren Rydon instaladas no sub-bosque e no dossel para a coletas de borboletas frugívoras.....	30
Figura 4. Curva de acumulação de espécies entre os diferentes estratos. AD - armadilhas no dossel. AS - armadilhas no sub-bosque.....	33
Figura 5. Comparação da riqueza (A) e da abundância (B) entre os estratos.....	35
Figura 6. Proporção da abundância das subfamílias / tribos na comunidade total e por estrato vertical (sub-bosque e dossel).....	36
Figura 7. Distribuição circular de abundância para a comunidade de borboletas frutíferas ao longo do ano (outubro/2022 a setembro/2023), vetor correspondente a abundância de borboletas, total, para a comunidade em cada habitat e em cada subfamília / tribos de borboletas frutíferas, em uma floresta seca, Bahia, Brasil. Meses com a cor: laranja = meses secos; azul = meses chuvosos; preta = meses de transição seca / chuva e chuva / seca	38
Figura 8. A- Abundância de borboletas mensal e precipitação total mensal. B- Riqueza de borboletas mensal e temperatura média mensal. O sombreamento azul marca o período chuvoso.....	40
Anexo 2. Dendrograma de agrupamento dos meses secos e chuvosos da região de coleta dos dados.....	51
Anexo 3. Rank de abundância demonstrando a variação na composição de espécies das comunidades do sub-bosque (A) e do dossel (B).....	52
Anexo 4. Proporção da abundância de subfamílias de Nymphalidae na comunidade e por habitats (sub-bosque e dossel) ao longo de um ano, na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil.....	53

SUMÁRIO

RESUMO GERAL.....	10
ABSTRACT.....	11
REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
Florestas tropicais sazonalmente secas.....	12
Estratificação vertical em florestas tropicais secas.....	13
Sazonalidade e disponibilidade de recursos.....	14
Borboletas frugívoras.....	14
REFERÊNCIAS.....	16
INFORMAÇÕES SOBRE A DISSERTAÇÃO.....	19
CAPÍTULO ÚNICO.....	20
Resumo.....	21
Abstract.....	23
Introdução.....	24
Materiais e métodos.....	26
<i>Área de estudo.....</i>	26
<i>Amostragem.....</i>	27
<i>Análise de dados.....</i>	30
Resultados.....	31
Discussão.....	39
Conclusão.....	43
Conflitos de interesse.....	43
Declaração de financiamento.....	43
Agradecimentos.....	44
Referências.....	45
Anexo 1: Tabela de descrição do Percentual de Intensidade de Fournier.....	50
Anexo 2: Dendrograma de agrupamento dos meses secos e chuvosos da região de coleta dos dados.....	51
Anexo 3: Rank de abundância demonstrando a composição de espécies das comunidades do sub-bosque (A) e do dossel (B).....	52
Anexo 4: Proporção da abundância de subfamílias / tribos de Nymphalidae na comunidade e por habitats (sub-bosque e dossel) ao longo de um ano, na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil.....	53

RESUMO GERAL

A estratificação vertical em florestas limita a distribuição espacial de espécies, levando a uma composição distinta de espécies entre os estratos. Adicionalmente, a sazonalidade climática é uma das principais determinantes dos ciclos de crescimento e produção de folhas, flores e frutos pelas plantas, o que interfere diretamente na distribuição temporal das comunidades de insetos, entre eles as borboletas. O objetivo deste estudo consistiu em determinar os efeitos da estratificação vertical (dossel vs sub-bosque) e da variação temporal sobre a comunidade de borboletas frugívoras, e suas relações com os fatores climáticos e disponibilidade de recurso alimentar. O estudo foi realizado na da Serra da Jacobina, localizado no Centro-Norte da Bahia, na região do município de Antônio Gonçalves (10°35'51" S e 40°20'42" W). A serra possui extensão de 250 km, faz parte da porção extremo norte da Cadeia do Espinhaço, inserida no bioma Caatinga. A amostragem foi realizada em uma floresta tropical sazonalmente seca localizada na porção do complexo montanhoso conhecido como Serra da Bananeira. Foram amostradas 20 parcelas (25m x 4m) durante 12 meses. No centro de cada parcela foram instaladas duas armadilhas (Van Someren Rydon), uma no dossel (≥ 6 m) e outra no sub-bosque (1m), retiradas após 48 horas. Mensalmente foram mensuradas as variáveis climáticas (temperatura, luminosidade, umidade do ar e precipitação), a disponibilidade de recursos (densidade de plantas com frutos zoocóricos e intensidade de frutificação) e cobertura de dossel. Foram registradas 52 espécies, a subfamília Biblidinae, com 16 espécies e a tribo Satyrini, com 25 espécies, representam mais de 70% dos indivíduos da comunidade. A espécie *Hamadryas februa* (Biblidinae) foi a mais frequente do estudo e dominante no sub-bosque. No dossel, a espécie *Biblis hyperia nectanabis* (Biblidinae) foi a mais frequente. Foi observado a partição vertical do nicho, na qual composição de espécies diferiu entre sub-bosque e dossel, provavelmente em decorrência da variação microclimática entre estratos. Foi registrada uma maior abundância de borboletas no sub-bosque, porém, a riqueza de espécies não diferiu entre estratos. Existiu uma modificação da riqueza, abundância e na distribuição das borboletas frugívoras (Nymphalidae) ao longo do tempo. A maior diversidade de borboletas foi registrada em períodos quentes e secos, e existiu um "time-lag" de dois meses após o pico de precipitação da estação chuvosa. As subfamílias também variaram em abundância de acordo com a sazonalidade temporal, e parecem evitar a competição pelo habitat, com ciclos de vida e reprodução ocorrendo em diferentes períodos no tempo. A alta diversidade e as diferenças da comunidade na estrutura vertical e temporal mostram a importância de considerar estas variáveis nos levantamentos para conservação.

Palavras-chave: complexidade estrutural, floresta seca; fenologia vegetal, Lepidoptera, partição de nicho.

ABSTRACT

Vertical stratification in forests limits the spatial distribution of species, leading to distinct species composition between strata. Additionally, climatic seasonality is one of the main determinants of the growth cycles and production of leaves, flowers and fruits by plants, which directly interferes with the temporal distribution of insect communities, including butterflies. The objective of this study was to determine the effects of vertical stratification (canopy vs understory) and temporal variation on the frugivorous butterfly community, and their relationships with climatic factors and food resource availability. The study was carried out in Serra da Jacobina, located in the Center-North of Bahia, in the region of the municipality of Antônio Gonçalves (10°35'51" S and 40°20'42" W). The mountain range is 250 km long and is part of the extreme northern portion of the Espinhaço Range, inserted in the Caatinga biome. Sampling was carried out in a seasonally dry tropical forest located in the portion of the mountainous complex known as Serra da Bananeira. 20 plots (25m x 4m) were sampled over 12 months. Two traps (Van Someren Rydon) were installed in the center of each plot, one in the canopy ($\geq 6\text{m}$) and the other in the understory (1m), removed after 48 hours. Climatic variables (temperature, luminosity, air humidity and precipitation), resource availability (density of plants with zoochoric fruits and fruiting intensity) and canopy coverage were measured monthly. 52 species were recorded, the Biblidinae subfamily, with 16 species and the Satyrini tribe, with 25 species, represent more than 70% of the individuals in the community. The species *Hamadryas februa* (Biblidinae) was the most frequent in the study and dominant in the understory. In the canopy, the species *Biblis hyperia nectanabis* (Biblidinae) was the most common. A vertical partition of the niche was observed, in which species composition differed between understory and canopy, probably due to microclimatic variation between strata. A greater abundance of butterflies was recorded in the understory, however, species richness did not differ between strata. There was a change in the richness, abundance and distribution of fruit butterflies (Nymphalidae) over time. The greatest diversity of butterflies was recorded in hot and dry periods, and there was a "time-lag" of two months after the peak rainfall of the rainy season. The subfamilies also varied in abundance according to temporal seasonality, and appear to avoid competition for habitat, with life cycles and reproduction occurring at different periods in time. The community's high diversity and differences in vertical and temporal structure show the importance of considering these variables in conservation surveys.

Key-words: dry forest, Lepidoptera, niche partition, plant phenology, structural complexity.

REFERENCIAL TEÓRICO

Florestas tropicais sazonalmente secas

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSs) constituem ecossistemas naturais que abrangem uma diversidade de ambientes, incluindo campos tropicais e subtropicais, savanas, Caatinga e Chaco (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Essas florestas se caracterizam por uma vegetação de menor altura e níveis de biomassa quando comparados às florestas tropicais úmidas (Murphy & Lugo, 1986; Silva et al., 2017a). As FTSs apresentam dossel mais ou menos contínuo e sub-bosque espaçado, os processos ecológicos são fortemente sazonais e o crescimento das plantas, decomposição e ciclagem de nutrientes são concentrados na estação chuvosa (Mooney et al., 1995). A baixa precipitação anual define essas florestas (500 a 1.500 milímetros/ano), com os longos períodos de seca, geralmente, menos de 5-6 meses com precipitação inferior a 100 mm (Mooney et al., 1995; Blackie et al., 2014). Nas FTSs a sazonalidade climática impulsiona mudanças nos processos fisiológicos das plantas (e.g., como a produção de folhas, flores e frutos), às quais se adaptam a essas condições (Blackie et al., 2014; Silva et al., 2017a). Durante os períodos prolongados de seca, uma variedade de espécies de plantas adota uma estratégia de sobrevivência, reduzindo a perda de água por transpiração, ao perderem parcial ou completamente suas folhas (Veloso et al., 1991). As FTSs representam um exemplo notável de como as espécies se ajustam às condições ambientais.

Apesar de abrigarem uma rica biodiversidade, as FTSs enfrentam ameaças, e estão entre os ecossistemas mais vulneráveis do planeta (Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). Apenas cerca de um terço de sua extensão global encontra-se sob proteção (Antongiovanni *et al.*, 2018). Esses ecossistemas frequentemente não recebem a devida atenção por parte das iniciativas de conservação, em marcante contraste com os esforços voltados para as florestas tropicais úmidas (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). No contexto brasileiro, na Caatinga, apenas 7,9% de seu território está incluído em unidades de conservação (Teixeira *et al.*, 2021), apesar dos conjuntos montanhosos desse bioma conservarem uma grande biodiversidade (Neves *et al.*, 2020). A intensificação de distúrbios antrópicos compromete significativamente a diversidade de espécies em tais ambientes, principalmente as espécies endêmicas, acarretando ameaça iminente de extinção para muitas delas (Schober, 2002).

Pesquisas centradas em FTSs revelam uma drástica diminuição em sua biodiversidade, atribuída às modificações ambientais perpetradas pela ação humana (Alves, 2007; Banda-R *et*

al., 2016; Antongiovanni *et al.*, 2018). Fatores como a fragmentação de habitats, incêndios, expansão de áreas destinadas à criação de animais e agricultura contribuem para um cenário de risco para a biodiversidade, especialmente entre os grupos mais sensíveis a alterações (Werneck *et al.*, 2011; Antongiovanni *et al.*, 2018). A reversão desse quadro demanda uma abordagem ampla de conservação, com enfoque na preservação e restauração desses ecossistemas.

Estratificação vertical em florestas tropicais secas

Um dos primeiros passos no desvendar da biodiversidade envolve a descrição minuciosa de espécies, através da análise de amostras em escalas temporais e espaciais (Molleman *et al.*, 2006). No âmbito da ecologia de comunidades e ecossistemas, o foco reside na compreensão da disposição das diversas espécies na natureza, bem como na investigação dos fatores abióticos e das interações entre as populações que podem moldar tais agrupamentos. As espécies, por sua vez, encontram-se condicionadas por características específicas do seu habitat, o que determina sua capacidade de ocupação (Parker, 1995; Schulze *et al.*, 2001). Diante dessa intrincada rede de variáveis, um dos objetivos primordiais nas pesquisas relacionadas às comunidades é identificar os processos ecológicos que exercem influência sobre as suas configurações.

Em termos de abrangência espacial, vários estudos já foram conduzidos para investigar padrões de diversidade de espécies. Como um método analítico similar a um gradiente em uma escala mais local, é possível explorar a estratificação vertical das florestas. Em pesquisas que investigam a influência do gradiente vertical na disposição das comunidades de diversos grupos de animais, é frequente deparar-se com uma divisão simplificada em apenas dois estratos: (1) o dossel, que engloba todas as copas das árvores, incluindo folhas, galhos e epífitas e (2) o sub-bosque, compreende a vegetação localizada acima do chão da floresta e acessível ao observador (Parker, 1995). O conceito de estratificação vertical das florestas frequentemente está relacionado com a altura das árvores, considerando o dossel elevado das florestas úmidas (Grubb *et al.*, 1963; Chmel *et al.*, 2016).

No entanto, esse conceito pode englobar outros fenômenos distintos: (1) estratificação das espécies, (2) dos indivíduos, (3) da massa foliar específica e (4) fatores abióticos (como temperatura, umidade, luminosidade e vento) (Grubb *et al.*, 1963). Portanto, mesmo nas FTSs, onde o dossel é mais baixo, a estratificação vertical pode favorecer a coexistência de uma ampla diversidade de espécies de acordo com a hipótese de heterogeneidade de habitat (MacArthur & Wilson, 1967; Neves *et al.*, 2014). A diversidade de grupos de menor porte, como insetos, tendem a ser mais sensíveis à estratificação vertical do que vertebrados (Janzen & Schoeder 1967; DeVries *et al.*, 2012; Basset *et al.*, 2012, 2015; Lourenço *et al.*, 2019). Barreiras físicas,

como a estrutura da vegetação (e.g., altura, densidade e complexidade), também impactam esses grupos de forma diferenciada, devido às suas discrepâncias de tamanho, capacidade de deslocamento e habilidade de dispersão (Brown, 1991).

Sazonalidade e disponibilidade de recursos

A maioria dos ambientes terrestres apresenta certo grau de sazonalidade, caracterizado por estações que favorecem o crescimento e a reprodução dos organismos, intercaladas com períodos menos propícios (Tauber *et al.*, 1986; Wolda, 1988). Esse padrão é especialmente marcante nas FTSS, onde se alternam períodos curtos de chuva e longos períodos de seca (Mooney *et al.*, 1995; Blackie *et al.*, 2014). Nesses ecossistemas, as plantas desenvolveram mecanismos adaptativos para enfrentar a escassez de água. Apesar de algumas espécies produzirem folhas durante a estação seca (cerca de 3-4% das espécies), a maior parte da comunidade produz folhas de forma sincronizada durante o início da estação chuvosa (Silva *et al.*, 2020). Isso leva a uma estreita relação entre a cobertura vegetal e a variação sazonal das chuvas (Pezzini *et al.*, 2014; Silva *et al.*, 2017b; Silva *et al.*, 2020).

A oscilação na precipitação resulta em padrões sazonais na produção de folhas, flores e frutos, que desempenham um papel crucial como recursos para diversos grupos de animais. Esses animais também estão sujeitos à influência da sazonalidade (Wolda, 1988). Por exemplo, herbívoros que se alimentam exclusivamente de folhas jovens ou que consomem néctar ou frutos, atingem o pico de abundância durante a estação chuvosa (Novais *et al.*, 2018; Novais *et al.*, 2019). Mesmo em ambientes com pouca variação em luminosidade e temperatura, a sazonalidade pode ser notável devido às flutuações na disponibilidade dos alimentos essenciais para esses animais (Davis *et al.*, 2007; Pezzini *et al.*, 2014). O efeito da sazonalidade climática sobre as plantas é um fator chave na diversidade e estruturação de comunidades de animais herbívoros, principalmente de insetos que possuem alta dependência da disponibilidade de recursos locais e que normalmente não se locomovem por longas distâncias (Checa *et al.*, 2014; Pezzini *et al.*, 2014; Novais *et al.*, 2018; Novais *et al.*, 2019).

Borboletas frugívoras

As borboletas constituem a ordem Lepidoptera, um grupo diversificado com cerca de 150.000 espécies, entre mariposas e borboletas, e ocupam variados ambientes terrestres (Ackery, 1984; Kristensen *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2016). As borboletas são divididas em duas categorias principais de acordo com os hábitos alimentares dos adultos: (1) as nectarívoras, que se alimentam predominantemente do néctar das flores; e (2) as frugívoras, que consomem

frutas fermentadas, seiva em decomposição, fezes e matéria orgânica em desintegração (Freitas & Marini-Filho, 2011). No Brasil, são catalogadas mais de 3.500 espécies de borboletas frugívoras (Santos *et al.* 2016). As borboletas frugívoras pertencem à família Nymphalidae e abrangem as subfamílias Biblidinae, Charaxinae, Nymphalinae e Satyrinae (Wahlberg *et al.*, 2009; Freitas *et al.*, 2014).

Este grupo é carismático e possui uma taxonomia razoavelmente bem definida, o que lhe rendeu a atenção de vários estudos ecológicos nas áreas de biologia da conservação e ecologia de comunidades. Sua fácil observação e identificação contribuíram para isso (Pereira *et al.*, 2017). Além disso, essas borboletas são frequentemente utilizadas como bioindicadores devido à sua sensibilidade às mudanças no ambiente, tanto climáticas, quanto de qualidade (conservação do habitat) e na composição florística (Checa *et al.*, 2014; Filgueiras *et al.*, 2016). As borboletas frugívoras demonstram um padrão consistente de estratificação vertical nas florestas tropicais, onde a composição de espécies varia entre os diferentes estratos. No geral, estudos já demonstraram que o grupo apresenta uma abundância maior nos dosséis quando comparado ao sub-bosque (Ribeiro *et al.*, 2012; DeVries *et al.*, 2016; Santos *et al.*, 2017).

Embora haja numerosas pesquisas que constatem diferenças na abundância, diversidade e composição das borboletas frugívoras entre os estratos das florestas úmidas, isso não se aplica claramente às FTSs (DeVries, 1987; Molleman *et al.*, 2006; Ribeiro & Freitas, 2012; Santos *et al.*, 2017). Estudos que avaliaram os processos associados a estratificação vertical ainda são incipientes em FTSs. Além disso, investigações recentes têm indicado um declínio nas populações de borboletas em florestas tropicais, provocado pela perda contínua de habitats ao longo das décadas, devido às atividades humanas e às mudanças climáticas (Iserhard *et al.*, 2013; Sanchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Estas informações tornam alarmante e preocupantes a falta de conhecimento a respeito dos fatores que afetam a diversidade de borboletas, principalmente nas FTSs. Essa lacuna de conhecimento é ainda mais acentuada no Brasil, devido à escassez de estudos realizados na Caatinga (Kerpel *et al.*, 2014).

REFERÊNCIAS (Referencial Teórico)

- Ackery PR (1984) Systematic and faunistic studies on butterflies. In: *The biology of butterflies* (Vane-Wright, R. I. & Ackery, P. R., eds). Academic Press, London, p. 9-24
- Alves JJA (2007) Geoeecologia da caatinga no semiárido do Nordeste brasileiro. *CLIMEP: Climatol. Estud. Paisag., Rio Claro* 2 (1): 58 -71
- Antongiovanni M, Venticinque EM, Fonseca CR (2018) Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. *Landscape Ecology* 33: 1353-1367
- Blackie R, Baldauf C, Gautier D, et al (2014) 1. As florestas tropicais secas: o estado de conhecimento global e recomendações para futuras pesquisas. *Cifor* 39
- Basset Y, Barrios H, Segar S, Srygley RB, Aiello A, Warrens AD, et al (2015) The butterflies of Barro Colorado Island, Panama: Local extinction since the 1930s. *PLoS ONE* 10 (8): 1–22
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, et al (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 338: 1481–1484
- Brown Jr KS (1991) Maximizing daily butterfly counts. *Journal of the Lepidopterists Society* 26:183–196
- Checa MF, Rodriguez J, Willmott KR, Liger B (2014) Microclimate Variability Significantly Affects the Composition, Abundance and Phenology of Butterfly Communities in Highly Threatened Neotropical Dry Forest. *Florida Entomol* 97:1-13
- Chmel K, Riegert J, Paul L, Novotny V (2016) Vertical stratification of an avian Community. In: *New Guinean tropical rainforest. Population Ecology* 58(4): 535-547
- Davis JD, DeBinski DM, Danielson, BJ (2007) Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats. *Lands. Ecol* 22: 1341- 1354
- DeVries PJ (1987) *The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton
- DeVries PJ, Hamm CA, Fordyce JA (2016) A standardized sampling protocol for fruitfeeding butterflies (Nymphalidae). In: Larsen TH, ed. *Core standardized methods for rapid biological field assessment*. Conservation International. Arlington, VA, p. 140–148
- Filgueiras BKC, Melo DHA, Leal IR, Tabarelli M, Freitas AVL, Iannuzzi L (2016) Fruit-feeding butterflies in edge-dominated habitats: community structure, species persistence and cascade effect. *J. Insect Conserv* 20: 539–548
- Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP, Carreira JYO, Ribeiro DB, Melo DHA, et al. (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. *Rev. Colombiana de Entomología* 40(2): 203–212
- Grubb PJ, Lloyd JR, Pennington TD, Whitmore TC (1963) A comparison of montane and lowland rainforest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *J. Ecol* 51: 576-601
- Hamer KC, Hill JK, Mustaffa N, Benedick S, Sherratt TN, Chey VK, Maryati M (2005) Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forest: opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of Tropical Ecology* 21: 417–425
- Iserhard CA, Duarte L, Seraphim N, Freitas AVL (2019) How urbanization affects multiple

- dimensions of biodiversity in tropical butterfly assemblages. *Biodivers Conserv* 28:621–638. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1678-8>
- Janzen DH (1988) Tropical dry forests. In: Wilson EO, Peter FM. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press
- Kerpel SM, Zacca T, Nobre CEB, Ferreira-Júnior A, Araújo MX, Fonseca A (2014) Capítulo 19: Borboletas do Semiárido: conhecimento atual e contribuições do PPBio. In: Bravo F, Calor A. *Artrópodes do Semiárido: Biodiversidade e Conservação*, Printmídia, p. 298. ISBN: 978-85-62465-16-1
- Kristensen NP, Scoble MJ, Karsholt O (2007) Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventoring moth and butterfly diversity. *Zootaxa* 1668, 699-747
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, et al (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J Biogeogr* 33:491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Molleman F, Kop A, Brakefield PM, DeVries PJ, Zwaan BJ (2006) Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiversity and Conservation* 15: 93-107
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E (1995) Introduction. Seasonally dry tropical forest. In: SH Bullock, HA Mooneyand, E Medina. *Orgs*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 1–8.
- Murphy PG, Lugo AE, Murphy AJ (1983) Seasonal dynamics and recovery of a Caribbean dry forest. *Bull. Ecol. Soc. Am* 64:113
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 46 (1): 14–24. <https://doi.org/10.1111/btp.12068>
- Neves FS, Silva PG, Solar R, Nunes CA, Beirão MV, Brant H, Castro FS, Dáttilo W, Guevara R, Fernandes GW (2020) Habitat generalists drive nestedness in a tropical mountaintop insect metacommunity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133 (2):577–586. doi: 10.1093
- Novais S, Macedo-Reis LE, Cristobal-Peréz EJ, Sánchez-Montoya G, Janda M, Neves F, Quesada M (2018) Positive effects of the catastrophic Hurricane Patricia on insect communities. *Scientific reports* 8(1):15-42. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33210-7>
- Novais SMA, Monteiro GF, Macedo-Reis LE, Leal CRO, Neves FS (2019) Changes in the insect herbivore fauna after the first rains in a tropical dry forest. *Oecologia Australis* (23): 381-387
- Parker GG (1995) Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman MD, Nadkarni NM, eds. *Forest canopies*. San Diego: Academic Press, p. 73-106
- Pereira GCN, Coelho MS, Beirão M do V, et al (2017) Diversity of fruit-feeding butterflies in a mountaintop archipelago of rainforest. *PLoS One* 12:1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180007>
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol Conserv* 143: 144-155
- Pezzini FF, Ranieri BDI, Brandão DO, Fernandes GW, Quesada M, Espírito-Santo MM, Jacobi CM (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems* 148 (5): 1–10

- Ribeiro DB, Freitas AVL (2012) The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *J. Insect Conserv* 16: 733–744.
- Sanchez-Bayo F, Wyckhuysb KAG (2019) Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8–27
- Santos JP, Marine-Filho OJ, Freitas AVL, Uehara-Prado M (2016) Monitoramento de Borboletas: o Papel de um Indicador Biológico na Gestão de Unidades de Conservação. *Biodiversidade Brasileira*, 87-99.
- Santos JP, Iserhard CA, Carreira JYO, Freitas AVL (2017) Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: temporal species turnover is lower in the canopy. *J. Tropical Ecology* 33: 345–355.
- Schober J (2002) Caatinga: Preservação e uso racional do único bioma exclusivamente brasileiro. *Ciência e Cultura*, 54: 6-7
- Schulze CH, Linsenmair KE, Fiedler K (2001) Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology* 153: 133-152
- Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (2017a) Caatinga the largest tropical dry forest region in South America. Springer International Publishing, Cham, p. 482
- Silva JO, Leal CRO, Espírito-Santo MM, et al. (2017b) Seasonal and diel variations in the activity of canopy insect herbivores differ between deciduous and evergreen plant species in a tropical dry forest. *J. Insect Conserv* 21, 667–676. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0009-9>
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Santos J, Rodrigues PMS (2020) Does leaf flushing in the dry season affect leaf traits and herbivory in a tropical dry forest? *The Science of Nature* 107:51
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S (1986) Seasonal adaptations of insects. Oxford University Press, Oxford
- Teixeira LP, Nic Lughadha E, Silva MVC, Moro MF (2021). How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid region. *Acta Botanica Brasílica* 35: 473-485
- Tew J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92
- Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 128 p
- Wahlberg N, Leneveu J, Kodandaramaiah U, Peña C, Nylin S, Freitas AVL, et al. (2009) Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proc. R. Soc. B* 276: 4295–4302
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites JW (2011) Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288
- Wolda H (1988) Insect seasonality: why? *Annu Rev Ecol Syst* Vol 19 1–18. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.19.1.1>

INFORMAÇÕES SOBRE A DISSERTAÇÃO

A formatação do capítulo único desta dissertação foi feita de acordo com as normas da revista *Journal of Insect Conservation*, disponível em: <https://www.springer.com/journal/10841/submission-guidelines>. No entanto, para facilitar a leitura, em vez de tamanho da fonte 10, optamos por utilizar o tamanho 12.

CAPÍTULO ÚNICO

A sazonalidade e a disponibilidade de recursos afetam a diversidade de borboletas frugívoras (Nymphalidae) ao longo do tempo e estratificação vertical?

Bianca Santana Dias Nascimento¹, Jhonathan de Oliveira Silva^{1,2}

¹ Universidade Estadual de Feira de Santana, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Av. Transnordestina, s/n, Novo Horizonte, Feira de Santana, Bahia, Brasil, CEP 440036-900.

² Universidade Federal do Vale do São Francisco, Colegiado de Ecologia. Rua Tomaz Guimarães, S/N, Condomínio Aeroporto, Senhor do Bonfim, Bahia, Brasil, CEP 48970-000.

Autor para correspondência: Bianca Santana Dias Nascimento. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia. E-mail: biancadias500@gmail.com

Agradecimentos

Ao professor Dr. Jhonathan de Oliveira Silva pela orientação. Aos colegas de pesquisa do Laboratório de Ecologia Básica e Aplicada da Universidade Federal do Vale do São Francisco: Uriel, Gabriela, Allana, Rafael e Fabiana. À CAPES, pela Bolsa de mestrado concedida à Bianca Santana Dias Nascimento. “O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001”.

Resumo

A estratificação vertical em florestas limita a distribuição espacial de espécies, levando a uma composição distinta de espécies entre os estratos. Adicionalmente, a sazonalidade climática é uma das principais determinantes dos ciclos de crescimento e produção de folhas, flores e frutos pelas plantas, o que interfere diretamente na distribuição temporal das comunidades de insetos, entre eles as borboletas. O objetivo deste estudo consistiu em determinar os efeitos da estratificação vertical (dossel vs sub-bosque) e da variação temporal sobre a comunidade de borboletas frugívoras, e suas relações com os fatores climáticos e disponibilidade de recurso alimentar. O estudo foi realizado na da Serra da Jacobina, localizado no Centro-Norte da Bahia, na região do município de Antônio Gonçalves (10°35'51" S e 40°20'42" W). A serra possui extensão de 250 km, faz parte da porção extremo norte da Cadeia do Espinhaço, inserida no bioma Caatinga. A amostragem foi realizada em uma floresta tropical sazonalmente seca localizada na porção do complexo montanhoso conhecido como Serra da Bananeira. Foram amostradas 20 parcelas (25m x 4m) durante 12 meses. No centro de cada parcela foram instaladas duas armadilhas (Van Someren Rydon), uma no dossel (≥ 6 m) e outra no sub-bosque (1m), retiradas após 48 horas. Mensalmente foram mensuradas as variáveis climáticas (temperatura, luminosidade, umidade do ar e precipitação), a disponibilidade de recursos (densidade de plantas com frutos zoocóricos e intensidade de frutificação) e cobertura de dossel. Foram registradas 52 espécies, a subfamília Biblidinae, com 16 espécies e a tribo Satyrini, com 25 espécies, representam mais de 70% dos indivíduos da comunidade. A espécie *Hamadryas februa* (Biblidinae) foi a mais frequente do estudo e dominante no sub-bosque. No dossel, a espécie *Biblis hyperia nectanabis* (Biblidinae) foi a mais frequente. Foi observado a partição vertical do nicho, na qual composição de espécies diferiu entre sub-bosque e dossel, provavelmente em decorrência da variação microclimática entre estratos. Foi registrada uma maior abundância de borboletas no sub-bosque, porém, a riqueza de espécies não diferiu entre estratos. Existiu uma modificação da riqueza, abundância e na distribuição das borboletas

frugívoras (Nymphalidae) ao longo do tempo. A maior diversidade de borboletas foi registrada em períodos quentes e secos, e existiu um “time-lag” de dois meses após o pico de precipitação da estação chuvosa. As subfamílias também variaram em abundância de acordo com a sazonalidade temporal, e parecem evitar a competição pelo habitat, com ciclos de vida e reprodução ocorrendo em diferentes períodos no tempo. A alta diversidade e as diferenças da comunidade na estrutura vertical e temporal mostram a importância de considerar estas variáveis nos levantamentos para conservação.

Palavras-chave: complexidade estrutural, floresta seca; fenologia vegetal, Lepidoptera, dossel.

Abstract

Vertical stratification in forests limits the spatial distribution of species, leading to distinct species composition between strata. Additionally, climatic seasonality is one of the main determinants of the growth cycles and production of leaves, flowers and fruits by plants, which directly interferes with the temporal distribution of insect communities, including butterflies. The objective of this study was to determine the effects of vertical stratification (canopy vs understory) and temporal variation on the frugivorous butterfly community, and their relationships with climatic factors and food resource availability. The study was carried out in Serra da Jacobina, located in the Center-North of Bahia, in the region of the municipality of Antônio Gonçalves (10°35'51" S and 40°20'42" W). The mountain range is 250 km long and is part of the extreme northern portion of the Espinhaço Range, inserted in the Caatinga biome. Sampling was carried out in a seasonally dry tropical forest located in the portion of the mountainous complex known as Serra da Bananeira. 20 plots (25m x 4m) were sampled over 12 months. Two traps (Van Someren Rydon) were installed in the center of each plot, one in the canopy ($\geq 6\text{m}$) and the other in the understory (1m), removed after 48 hours. Climatic variables (temperature, luminosity, air humidity and precipitation), resource availability (density of plants with zoochoric fruits and fruiting intensity) and canopy coverage were measured monthly. 52 species were recorded, the Biblidinae subfamily, with 16 species and the Satyrini tribe, with 25 species, represent more than 70% of the individuals in the community. The species *Hamadryas februa* (Biblidinae) was the most frequent in the study and dominant in the understory. In the canopy, the species *Biblis hyperia nectanabis* (Biblidinae) was the most common. A vertical partition of the niche was observed, in which species composition differed between understory and canopy, probably due to microclimatic variation between strata. A greater abundance of butterflies was recorded in the understory, however, species richness did not differ between strata. There was a change in the richness, abundance and distribution of fruit butterflies (Nymphalidae) over time. The greatest diversity of butterflies was recorded in hot and dry periods, and there was a "time-lag" of two months after the peak rainfall of the rainy season. The subfamilies also varied in abundance according to temporal seasonality, and appear to avoid competition for habitat, with life cycles and reproduction occurring at different periods in time. The community's high diversity and differences in vertical and temporal structure show the importance of considering these variables in conservation surveys.

Key-words: dry forest, Lepidoptera, niche partition, plant phenology, structural complexity.

Introdução

Compreender como a variação espacial e temporal da disponibilidade de recursos e condições moldam padrões de diversidade da flora e fauna estão entre as questões fundamentais da ecologia (Mac Arthur & Wilson 1967, Dexter et al. 2018, Neves et al. 2020). Mudanças nas condições climáticas (e.g., precipitação, fotoperíodo, umidade) determinam grande parte dos ciclos de produção de folhas, flores e frutos nas plantas, que são recursos que influenciam diretamente na distribuição e diversidade das comunidades de herbívoros (Pennington et al. 2018, Novais et al. 2019, Freire-Jr et al. 2023). A variação espacial nas condições e recursos nas dimensões horizontal e vertical, pode tanto limitar a distribuição de espécies, quanto disponibilizar uma ampla variedade de nichos, agindo como filtros ambientais (Bishop et al. 2016, Leal et al. 2016). Na dimensão vertical, a diferenciação estrutural do ambiente do chão ao topo da vegetação (e.g., entre o sub-bosque e o dossel) propicia a partição de nichos, o que possibilita a coexistência de um maior número de espécies no ambiente (Ribeiro et al. 2012, DeVries et al. 2016, Santos et al. 2017).

As variações climáticas e heterogeneidade ambiental são bastante perceptíveis nas florestas tropicais secas (FTSs), como a Caatinga, bioma exclusivamente brasileiro que apresenta diversas fitofisionomias (Silva et al. 2017a, Rodrigues et al. 2018). Apesar das FTSs possuírem o dossel mais baixo quando comparado com as florestas úmidas, a estratificação vertical pode favorecer a coexistência de uma ampla diversidade de espécies devido à maior heterogeneidade de habitats (MacArthur & Wilson, 1967, Neves et al., 2014), especialmente para insetos (Janzen & Schoeder 1967, DeVries et al. 2012, Martinez-Adriano et al. 2018). Devido ao dossel apresentar maior exposição à variação de fatores abióticos (e.g., temperatura, umidade do ar, velocidade do vento, precipitação e insolação), ele atua como um forte filtro ambiental, o que seleciona as espécies mais resistentes à flutuação climática intensa (Araújo et al. 2021). Por outro lado, os frutos e a maioria da matéria orgânica, que podem ser alimento para vários animais, se decompõem sobre o solo (Fischer & Kirstre 2017, Brito et al. 2021). Os efeitos da estratificação vertical sobre a estrutura de comunidades artrópodes são bem estudados nas florestas úmidas (Basset et al. 2012, 2015), em contraste, pouco é conhecido sobre os mecanismos que estruturam a comunidade de insetos em FTSs (Neves et al. 2014).

Devido aos distúrbios antrópicos, as FTSs têm maior porcentagem de áreas sujeitas à ocorrência do processo de desertificação em comparação aos outros tipos de vegetações e ecossistemas do Brasil (Antongiovanni et al. 2018). A mudança na cobertura e uso da terra tem reduzido a diversidade de espécies endêmicas e aumentando o risco de extinção (Silva et

al. 2017a). Os maiores remanescentes de FTSs no Brasil estão localizados nos estados da Bahia e do Piauí (Espírito-Santo et al., 2020). Essas regiões são consideradas de importância biológica extrema e classificadas como prioritárias para conservação da biodiversidade e pesquisa científica (Antongiovanni et al. 2018, Teixeira et al. 2021). As condições climáticas das FTSs e as adaptações das plantas, como a perda de folhas, são fatores importantes para a determinação dos padrões de diversidade, principalmente dos insetos herbívoros (Neves et al. 2014, Pennington et al. 2018, Silva et al. 2017b, 2020). Nesse ecossistema, o pico de produção de frutos carnosos e produção sincrônica de folhas novas pela maioria das espécies de plantas são registrados no período chuvoso (Pezzini et al. 2014, Silva et al. 2020) , levando a uma estreita relação entre a cobertura vegetal e a variação sazonal das chuvas (Pezzini et al. 2014, Silva et al. 2017b, Silva et al. 2020). As variações abióticas (e.g. aumento da precipitação e temperatura) podem atuar como gatilhos ou pistas da oferta de recursos, nas quais as populações de herbívoros ajustam os seus ciclos populacionais (Wolda 1988, Silva et al. 2017b, Novais et al. 2019). Tais fatores são chaves na estruturação de comunidades de insetos herbívoros, que possuem alta dependência da disponibilidade de recursos locais e que normalmente não se locomoverem por longas distâncias (Checa et al. 2014, Novais et al. 2018, Novais et al. 2019).

As borboletas frugívoras da família Nymphalidae, que se alimentam de frutos em decomposição e da seiva de plantas (Devries 1987), são amplamente utilizadas como modelos em estudos ecológicos, pois apresentam elevado número de espécies (mais de 3.500 na região Neotropical) e são sensíveis às variações temporais e espaciais (Hamer et al. 2005, Uehara–Prado et al. 2007, Silva et al. 2016). Estudos recentes têm indicado um declínio nas populações de borboletas em florestas tropicais, provocado pela perda contínua de habitats ao longo das décadas, devido às atividades humanas e às mudanças climáticas (Iserhard et al. 2013, Sanchez-Bayo & Wyckhuys 2019). A lacuna de conhecimento sobre este grupo e seus padrões de distribuição temporal permanece incipiente (Kerpel et al. 2014), principalmente em regiões montanhosas da Caatinga (Kerpel et al. 2014, Banda-R et al. 2016). A diversidade da porção extremo norte da Cadeia do Espinhaço é pouco conhecida, especialmente no complexo da Serra de Jacobina, uma região ecotonal com presença de campos rupestres, florestas úmidas e FTSs (Lima & Zacca 2014). A influência da sazonalidade na produção de folhas nas suas diversas fitofisionomias é marcante, e a ocorrência de nascentes e cursos d'água na região é bem descrita (Zacca & Bravo 2012). A heterogeneidade ambiental, incluindo as FTSs na qual o dossel atinge em média 8 m de altura, permite a ocorrência de uma alta diversidade faunística (Zacca & Bravo 2012, Lima & Zacca 2014). Desta forma,

esperamos encontrar mudança na comunidade de borboletas frugívoras entre estratos verticais em FTSs e maior diversidade no sub-bosque.

Assim, o objetivo deste estudo foi determinar os efeitos da estratificação vertical (dossel vs sub-bosque) e da variação temporal sobre a comunidade de borboletas frugívoras, e suas relações com os fatores climáticos (temperatura, luminosidade, umidade do ar e pluviosidade) e disponibilidade de recurso alimentar (densidade de plantas com frutos zoocóricos) na porção extremo norte da Cadeia do Espinhaço, ao longo de 12 meses. O conhecimento gerado neste estudo pode contribuir para subsidiar planos de conservação das borboletas frugívoras e na diversidade associada. As seguintes hipóteses foram testadas: (i) existe partição do nicho entre as espécies das subfamílias de Nymphalidae e mudança na composição de espécies entre os estratos verticais sub-bosque e dossel; (ii) devido a flutuação climática intensa no dossel, a riqueza e abundância de borboletas frugívoras é maior no sub-bosque; (iii) a abundância e riqueza de borboletas são concentradas em alguns períodos do ano, com predição de picos demográficos em períodos de aumento da oferta de alimento, precipitação e temperatura; e (iv) a temperatura, precipitação e disponibilidade de recursos afetarão positivamente a riqueza e abundância de borboletas.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na da Serra da Jacobina, localizado no Centro-Norte da Bahia, na região do município de Antônio Gonçalves (10°35'51" S e 40°20'42" W). A Serra da Jacobina, com extensão de 250 km, faz parte da porção extremo norte da Cadeia do Espinhaço, inserida no bioma Caatinga (Lima & Zacca 2014). A pluviosidade média anual varia entre 477,6 e 1.129,3 mm/ano, com temperatura média anual oscilando entre 25°C e 29°C (Ab'sáber 2003, Lima & Zacca 2014). A vegetação é extremamente variada, com campos rupestres, matas de galeria, matas de encosta e FTSs (Lima & Zacca 2014). A região abriga um potencial hídrico de grande importância local, por estar situada no polígono das secas.

A amostragem foi realizada em uma FTS localizados na porção do complexo conhecido como Serra da Bananeira (10°59'22" S e 40°35'92" W), localizada entre os municípios de Antônio Gonçalves, Campo Formoso e Pindobaçu, no estado da Bahia. As áreas de estudo possuem fisionomia vegetal de caatinga arbustiva e arbórea de grande porte (Fig. 1 B,C, D e E) (Kerpel et al. 2014). A FTS é separada pelo rio Aipim, cujas nascentes de dois afluentes estão localizadas na serra, que abastece a barragem do Aipim situada na borda da FTS (Fig. 1A e 2). A paisagem matriz em torno da área é composta por áreas desmatadas para pastagem. Durante

a década de 1970, ocorreu garimpo de ouro na região e há apenas um registro de incêndio em 2014, após o encerramento desta atividade. O referido incêndio se alastrou por aproximadamente 30% da área, porção mais próxima da barragem (Fig. 2), ocasionando a mortalidade apenas de arbustos, e palmeiras e árvores jovens. A estrutura vertical da FTSs possui dois estratos: o primeiro compreende árvores mais altas (nativas e algumas frugívoras exóticas), de 8 a 12 m, com copas relativamente densas na maior parte do ano, formando um dossel fechado. O segundo estrato é um sub-bosque esparsos, composto por plantas de 1 a 3 metros, em baixa densidade. Há reduzida penetração de luz e vento no sub-bosque e poucas lianas e epífitas em ambos os estratos.

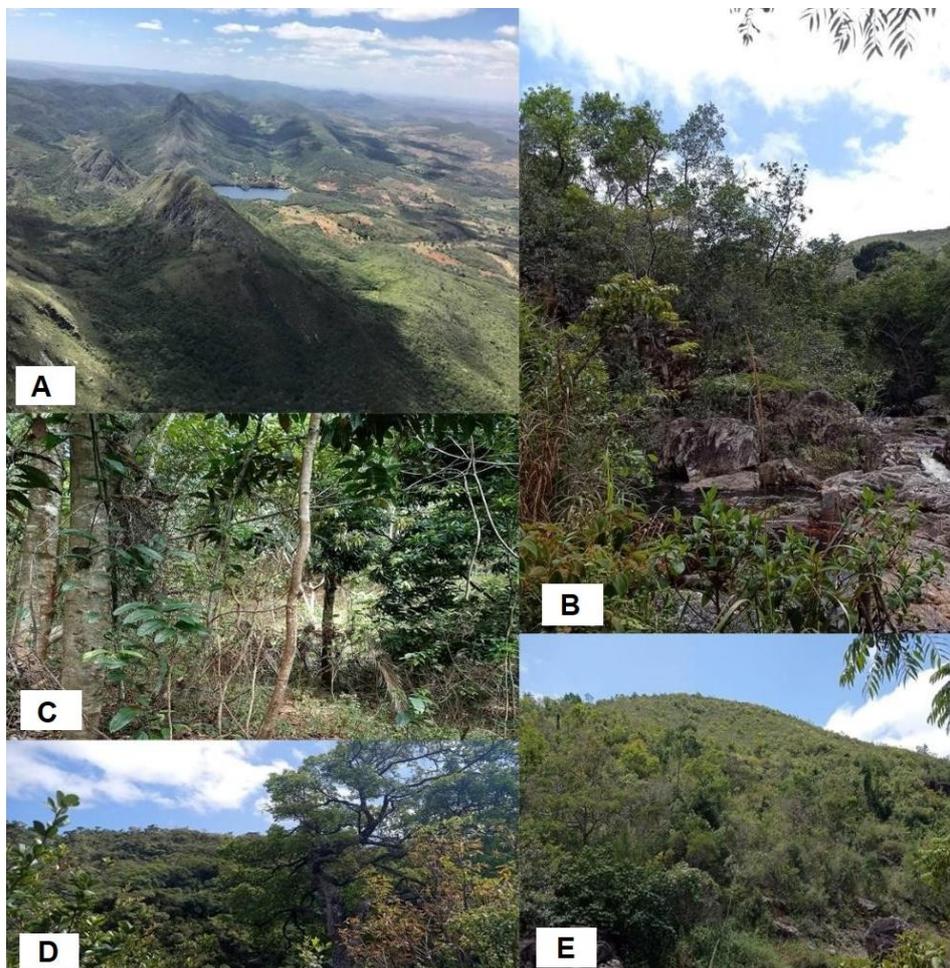


Fig. 1 Floresta tropical sazonalmente seca (FTS) localizada na Serra da Bananeira, pertencentes ao complexo da Serra de Jacobina, porção setentrional da cadeia do espinhaço, Bahia. A- Vista aérea da Serra da Bananeira; B – vegetação ripária e rio aipim; C, D e E – vegetação de FTS durante a estação chuvosa.

Amostragem

A amostragem das borboletas frugívoras foi realizada mensalmente, durante 12 meses (outubro de 2022 a setembro de 2023). Foram delimitadas 20 parcelas de 25m x 4m, totalizando

4 ha amostrados (Fig. 2). As parcelas tinham uma distância mínima de 100 metros entre si, média de 239 metros e máxima de 1560 metros (Fig. 2), garantindo a independência entre as unidades amostrais (Pessoa et al. 2017). No centro de cada parcela foram instaladas duas armadilhas (Van Someren Rydon), uma no dossel ($\geq 6\text{m}$) e outra no sub-bosque (1m) (Fig. 3A). Baseado no protocolo de coleta de Devries et al. (2012), foram utilizadas iscas de atração nas armadilhas, preparadas com banana e caldo de cana (proporção de 6:1L, mistura fermentada por 48 horas).

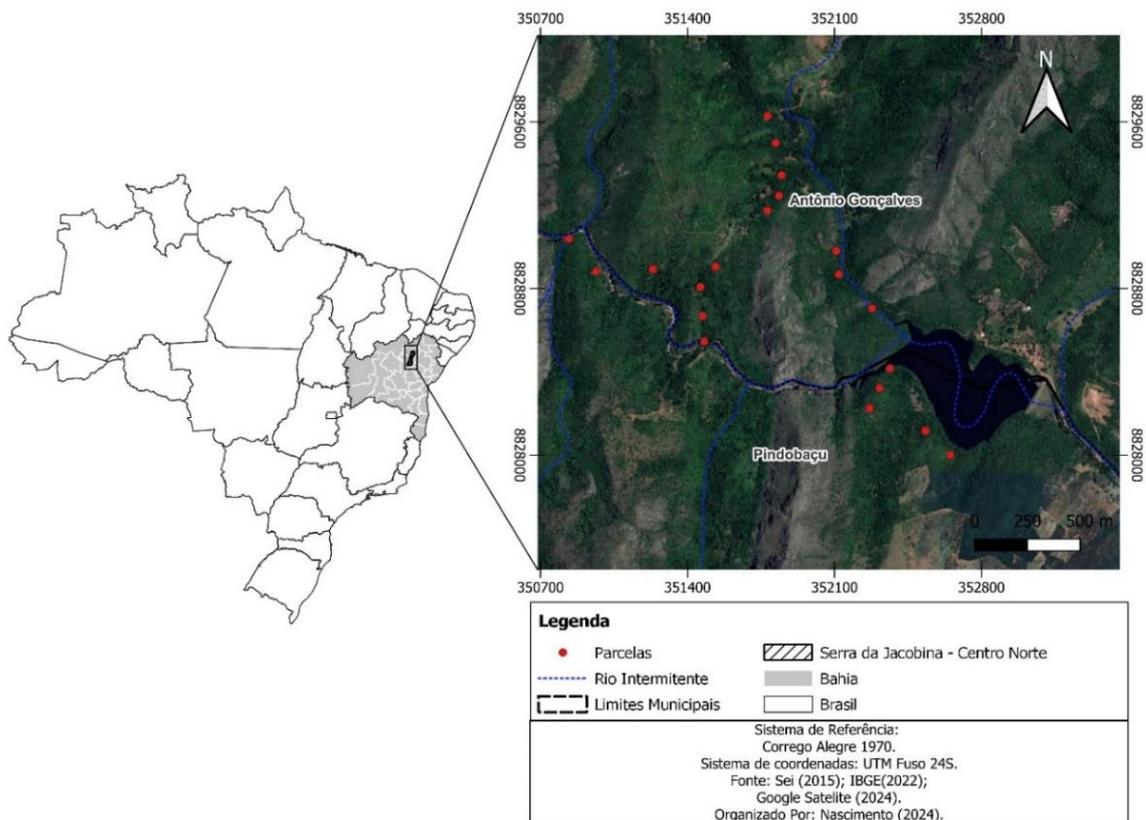


Fig. 2 Área de amostragem na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil.



Fig. 3 A- Armadilhas Van Someren Rydon instaladas no sub-bosque e no dossel para a coletas de borboletas frugívoras; B – borboleta entrando na armadilha do dossel, C- armadilha no sub-bosque com borboletas capturadas.

As armadilhas foram instaladas mensalmente (entre a 2-3^a semana de cada mês) e retiradas após 48 horas. Devido à dificuldade de acesso a área de estudo, 36 km de caminhada eram percorridos durante cada amostragem, não foi realizada a reposição de isca em intervalos de 24 horas. Os Nymphalidae capturados foram armazenados em envelopes contendo todas as informações pertinentes da amostra. As borboletas foram identificadas seguindo Palo-Jr (2017) e Orlandin et al. (2020) e confirmadas por uma especialista. Para fins comparativos com estudos anteriores, a taxonomia de Nymphalidae considerou as subfamílias Biblidinae, Charaxinae, Nymphalinae e Satyrinae dividida nas três tribos: Brassolini, Morphini e Satyrini.

Toda a vegetação lenhosa ($CAP \geq 5\text{cm}$) e herbácea/arbustiva ($CAP \leq 4\text{cm}$) dentro das parcelas foram marcadas, compreendendo um total de 1094 indivíduos. Em seguida foram feitos registros mensais das variáveis climáticas (temperatura, luminosidade, umidade do ar e pluviosidade) e disponibilidade de recurso (densidade de plantas com frutos zoocóricos por parcela e intensidade de frutificação) (Pessoa et al. 2017). A frutificação foi quantificada através do Percentual de Intensidade de Fournier (Fournier 1974), que consiste em uma escala intervalar semiquantitativa que permite estimar a porcentagem de intensidade da fenofase em cada indivíduo. O método foi feito em cinco categorias de (0 a 4), com intervalo de 25% entre

cada uma delas (Anexo 1). Foram quantificados apenas os frutos maduros a fim de determinar a real quantidade de frutos disponíveis para alimentação por período. Os picos foram definidos levando-se em consideração o mês em que existiu o maior percentual de frutos produzidos (Pessoa et al. 2017).

A cobertura do dossel foi medida através de fotografias hemisféricas, utilizando uma lente olho de peixe, acoplada à câmera de um aparelho celular. Foram realizadas duas fotografias por parcela, em 1,30 m do solo, sendo a primeira no sentido norte-sul e a segunda no sentido leste/oeste, com o auxílio de uma bússola. Posteriormente as fotografias foram processadas utilizando o algoritmo EnhanceHP, do pacote CAIMAN (Díaz & Lencinas 2015) e posteriormente o pacote Raster (Hijmans, 2016) no software R (R Development Core Team 2020). As variáveis temperatura, luminosidade e umidade relativa do ar foram registradas utilizando um termo-higrômetro durante cada mês de amostragem (Freire Jr. 2015). Os dados de precipitação mensal foram obtidos na Estação Meteorológica A428 do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no município de Senhor do Bonfim, distante 28 km da área de estudo (um dendrograma de agrupamento dos meses secos e chuvosos da região de coleta dos dados é apresentado no Anexo 2).

Análise de dados

Primeiramente, foram conduzidas análises de comparação entre dossel e sub-bosque. Foi realizado um Rank de abundância para determinar as espécies predominantes em cada estrato vertical. A composição da comunidade (identidade taxonômica) foi comparada entre estratos (sub-bosque e dossel) por meio de análise de similaridade multivariada (ANOSIM), através da geração com 1.000 aleatorizações, verifica a significância das diferenças com base na composição de espécies por comparação com o esperado ao acaso (Freire Jr. 2015). Curvas de rarefação, foram utilizadas para comparar a riqueza de espécies entre estratos. Nós utilizamos os valores de riqueza por armadilha/parcela em cada coleta ($n = 480$). Nesta análise, foi feita uma conversão dos dados para uma matriz de presença e ausência, e depois realizada uma extrapolação dos dados utilizando o estimador Chao1 com 1.000 aleatorizações sem reposição. Este estimador foi utilizado por possuir um menor viés e baixa dependência quanto ao tamanho amostral (Chao & Jost 2012). Nestas análises foram utilizados os pacotes vegan (Oksanen et al. 2017) e iNEXT (Hsieh et al. 2013) do software R. Em seguida, modelos lineares generalizados de efeito misto (GLMMs) foram utilizados para comparar a riqueza e a abundância entre os estratos (sub-bosque e dossel). Aqui foram usados os valores mensais

de riqueza e abundância registrados em cada estrato por parcela ($n = 24$) e a estrutura aninhada estrato vertical/parcela foi utilizada como efeito aleatório.

Estatísticas circulares foram aplicadas para avaliar a sazonalidade da comunidade (geral e nos estratos). Esta abordagem é utilizada para dados fenológicos e de distribuição de espécies, é uma análise que envolve a transformação de dados lineares ou ordinais para uma escala circular (ângulos ou radianos) para visualização de um ciclo temporal (Morellato et al. 2010). Os dados foram divididos por subfamília ou tribo (Biblidinae, Charaxinae, Nymphalinae e Satyrinae: Brassolini, Morphini e Satyrini). As amostras mensais foram codificadas graficamente como intervalos de 30° de circunferência (12 traços/ 360° de circunferência verdadeiramente circulares). Cada observação é representada como um vetor definido pelo seno e cosseno dos dados em radianos, portanto a posição do vetor geral resultante representa a orientação média (μ) e o comprimento médio do vetor resultante é usado para testar se a orientação, neste caso ocorrência ao longo do ano, é aleatória ou não aleatória. É necessário ressaltar que a amostragem temporal é baseada nos 12 meses de estudo, o que limita nossa capacidade de extrapolação. Todas as análises foram realizadas através do software R_{3.6.3} (R Development Core Team 2020).

Para comparar a variação temporal da diversidade e os efeitos das variáveis climáticas e disponibilidade de recursos, GLMMs também foram utilizados. Todos os dados foram agrupados pelos valores de média mensal por parcela. O tempo (12 meses), variáveis climáticas (temperatura, luminosidade, umidade e precipitação), da cobertura de dossel e disponibilidade de recursos (densidade de plantas frutificando) foram utilizados como variáveis explicativas. Esses modelos foram ajustados para diferentes famílias de distribuição e tiveram adequação de erro verificadas por meio da análise de resíduos.

Resultados

Foram coletados 2166 indivíduos, distribuídos em 52 espécies da família Nymphalidae (Tabela 1). As espécies pertenciam a quatro subfamílias: Satyrinae (25 espécies, 4 espécies da tribo Brassolini, 1 da tribo Morphini e 20 espécies da tribo Satyrini), Biblidinae (16 espécies), Charaxinae (8 espécies) e Nymphalinae (3 espécies). A espécie *Hamadryas februa* (Biblidinae) foi a mais frequente do estudo com 371 indivíduos, e foi também no sub-bosque com 293 indivíduos. No dossel, a espécie *Biblis hyperia nectanabis* (Biblidinae) foi a mais frequente com 122 indivíduos. Do total de borboletas coletadas, 1316 indivíduos (60,7%) foram capturados nas armadilhas do sub-bosque, e 850 de (39,3%) nas armadilhas do dossel. No geral, sete espécies foram *singletons*.

A curva de acumulação de espécies indicou que no sub-bosque foram coletadas 45 espécies (85%) das 53,06 esperadas. No dossel foi registrado uma riqueza de 45 espécies (95%) de 47,43 esperadas (Fig. 4), mostrando através da extrapolação uma maior cobertura de amostragem no dossel. A riqueza não diferiu significativamente entre os estratos ($X^2 = 30,32$, $p = 0,08$; Fig. 5A), mas a abundância média foi o dobro no sub-bosque ($108,58 \pm 14,84$ indivíduos) quando ao comparado ao dossel ($54,16 \pm 7,70$ indivíduos; $X^2 = 18,871$, $p = 0,002$) (Fig. 5B).

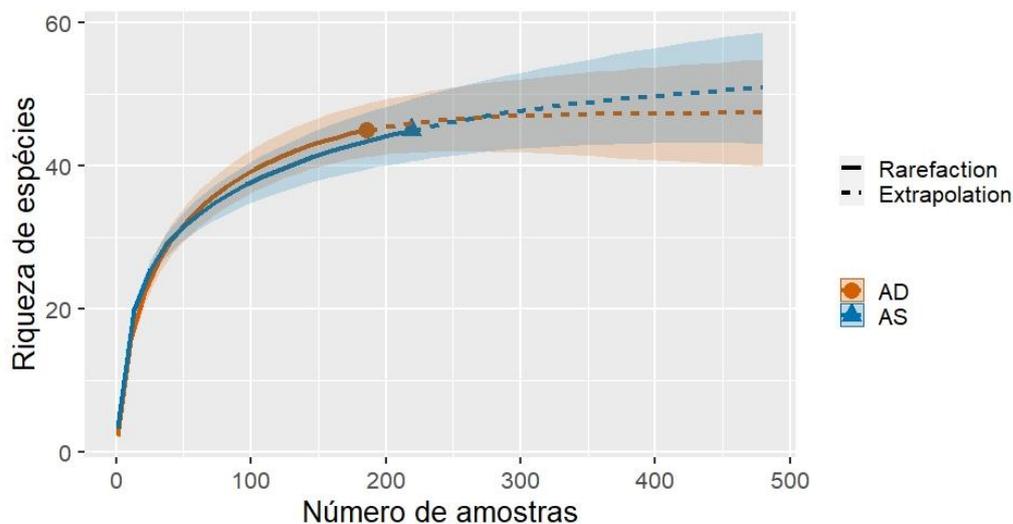


Fig. 4 Curva de acumulação de espécies entre os diferentes estratos. AD - armadilhas no dossel. AS - armadilhas no sub-bosque.

Tabela 1. Checklist das espécies de Nymphalidae encontradas na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil, por subfamília / tribo com os respectivos números de espécimes coletados em cada estrato.

Subfamília / tribo / gênero / espécie	Abundância	
	Sub-bosque	Dossel
Biblidinae		
<i>Biblis hyperia nectanabis</i> (Fruhstorfer, 1909)	64	122
<i>Callicore sorana</i> (Godart, 1824)	0	15
<i>Catagramma pygas</i> (Godart, 1824)	0	3
<i>Eunica tatila bellaria</i> (Fruhstorfer, 1908)	13	45
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	1	2
<i>Hamadryas sp.</i>	10	17
<i>Hamadryas arete</i> (Doubleday, 1847)	13	16
<i>Hamadryas arinome arinome</i> (Lucas, 1853)	20	24
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder, 1867)	24	6
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, 1823)	293	75
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	28	25

<i>Hamadryas iphthime</i> (H. Bates, 1864)	24	6
<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)	93	6
<i>Paulogramma pygas</i> (Dillon, 1948)	2	11
<i>Pyrrhogyra neaerea</i> (Linnaeus, 1758)	0	1
<i>Temenis laothoe</i> (Ebert, 1965)	1	2
Charaxinae		
<i>Archaeoprepona demophon demophon</i> (Linnaeus, 1758)	1	1
<i>Archaeoprepona demophon thalipus</i> (Hübner, 1814)	3	0
<i>Fountainea glycerium cratais</i> (Doubleday, 1849)	33	46
<i>Fountainea halice moretta</i> (H. Druce, 1877)	6	7
<i>Fountainea ryphea</i> (Cramer, 1775)	2	2
<i>Hypna clytemnestra forbesi</i> (Godman & Salvin, 1884)	11	11
<i>Memphis moruus</i> (Prittwitz, 1865)	1	0
<i>Zaretis strigosus</i> (Hübner, 1819)	1	4
Nymphalinae		
<i>Colobura dirce dirce</i> (Linnaeus, 1758)	17	3
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)	0	2
<i>Siproeta stelenes</i> (Linnaeus, 1758)	0	3
Brassolini		
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775)	6	0
<i>Eryphanis reevesii</i> (Doubleday, 1849)	1	0
<i>Opsiphanes cassiae</i> (Linnaeus, 1758)	0	1
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, 1808)	8	11
Morphini		
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)	5	0
Satyrini		
<i>Dynamine postverta</i> (Cramer, 1779)	1	0
<i>Dynamine tithia</i> (Hübner, 1823)	0	1
<i>Godartiana byses</i> (Godart, 1824)	2	0
<i>Hermeuptychia sp.</i>	2	2
<i>Magneuptychia lethra</i> (Möschler, 1883)	14	16
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)	7	2
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1824)	4	0
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	124	44
<i>Pharneuptychia ca. pharnobazos</i> (Bryk, 1953)	28	6
<i>Satyrinae sp1.</i>	3	2
<i>Satyrinae sp2.</i>	1	3
<i>Satyrinae sp3.</i>	5	3
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	2	0
<i>Taygetis sylvia</i> (Bates, 1866)	66	28
<i>Taygetis thamyra</i> (Cramer, 1779)	80	12
<i>Yphthimoides affinis</i> (Butler, 1867)	0	1
<i>Yphthimoides celmis</i> (Godart, 1824)	21	7
<i>Yphthimoides ochracea</i> (Butler, 1867)	69	6
<i>Yphthimoides pacta</i> (Weymer, 1911)	13	10
<i>Yphthimoides renata</i> (Stoll, 1780)	47	8

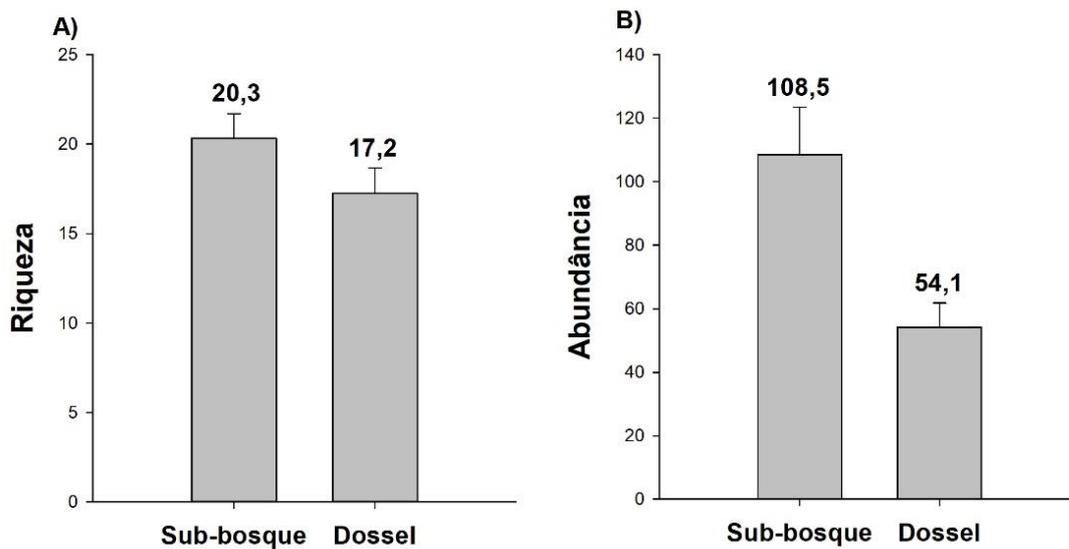


Fig. 5 Comparação da riqueza (A) e da abundância (B) de borboletas frugívoras entre os estratos verticais de uma floresta tropical seca (n=24).

Dois grupos predominaram na comunidade a subfamília Biblidinae, com 947 indivíduos (43,72%) distribuídos em 16 espécies, e tribo Satyrini com 676 indivíduos (31,2%) distribuídos em 20 espécies. As demais subfamílias e tribos representam uma fração menor da comunidade. Foram capturados 486 indivíduos (22,4%) da subfamília Charaxinae, 27 indivíduos (1,2%) da Brassolini, 25 indivíduos (1,1%) da Nymphalinae e 5 indivíduos (0,2%) da Morphini (Fig. 6; Anexos 3 e 4). A única espécie encontrada desta última tribo ocorreu apenas no sub-bosque, sendo está *Morpho helenor*. A composição da comunidade diferiu significativamente entre os estratos da dimensão vertical ($F = 10.37$, $p = 0,001$). Apesar dos estratos terem apresentado a mesma riqueza total de espécies (45), do total de 52 espécies registradas na área, nove espécies ocorreram exclusivamente no sub-bosque e oito exclusivamente no dossel, 35 espécies co-ocorreram em ambos os estratos (Tabela 1 e Anexo 3).

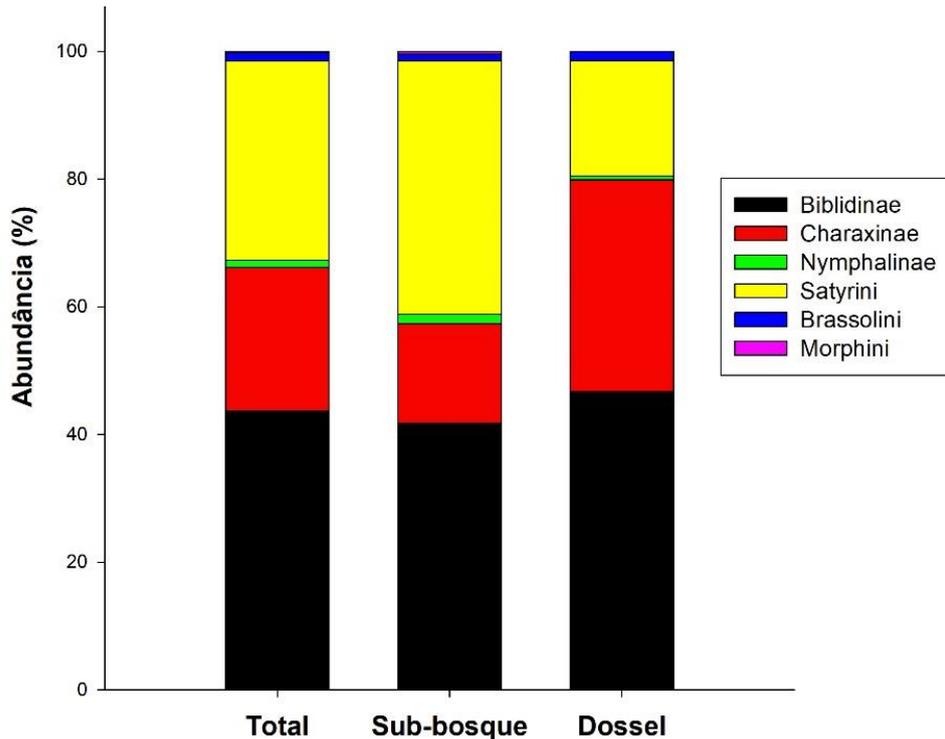


Fig. 6 Proporção da abundância das subfamílias / tribos na comunidade total e por estrato vertical (sub-bosque e dossel).

A análise circular mostrou que as subfamílias e tribos tiveram uma distribuição não aleatória, sendo a maioria com distribuição bimodal (Fig. 7). Os padrões de distribuição temporal da comunidade foram distintos entre os estratos sub-bosque e dossel. A comunidade no sub-bosque teve uma distribuição unimodal, com um pico de abundância entre julho e setembro (38,91% dos indivíduos), já a comunidade do dossel o padrão foi bimodal, com um pico em dezembro e outro em setembro (respectivamente, 15,64% e 15,96 dos indivíduos) (Fig. 7). As subfamílias e tribos também variaram em abundância de acordo com a sazonalidade temporal, em ambos os estratos (Anexo 4).

A subfamília Biblidinae teve seus picos de abundância em dezembro e julho, considerando a comunidade total e no habitat de sub-bosque. No dossel os picos foram em dezembro e agosto (Fig. 7). As demais subfamílias tiveram a variação temporal de seus picos de abundância sincronizada entre os estratos verticais. Charaxinae teve picos em setembro e dezembro. Nymphalinae teve picos de abundância em novembro e maio. A tribo Satyrini teve seus picos de ocorrência em fevereiro e agosto. Existiu menor abundância em junho e dezembro (principalmente no sub-bosque), relacionado com o aumento de precipitação e umidade, e redução da temperatura. Por outro lado, no dossel os picos de abundância desta tribo se concentraram em fevereiro e entre agosto e setembro. A tribo Brassolini também teve

distribuição bimodal e períodos de pico diferentes entre estratos verticais; (1) no dossel existiu um pico em novembro e outro pico de fevereiro a maio, período anterior ao aumento da precipitação; (2) no sub-bosque, ocorreu um único pico em maio, mês com maior precipitação registrada (Fig. 7). Morphini foi a única tribo com distribuição unimodal, um pico em julho, mês com segunda maior precipitação registrada (Fig. 7). É necessário ressaltar que a distribuição da tribo Morphini aqui realizada não deve ser utilizada para extrapolação, levando em consideração que apenas uma espécie (cinco indivíduos presentes apenas no sub-bosque) foi utilizada neste modelo.

As borboletas apresentaram um padrão temporal semelhante no sub-bosque e no dossel (Fig. 8). O pico de abundância total de borboletas (308 indivíduos), e de ambos os estratos, foi em setembro, o mês mais seco. O pico da riqueza total (31 espécies) foi de dezembro a fevereiro, meses mais quentes. No sub-bosque, o pico de riqueza foi de julho a agosto (25 espécies) e no dossel foi em setembro (24 espécies). A abundância de borboletas foi influenciada positivamente pela temperatura ($y = -1,58978 + 0,13250 * x$) e a luminosidade ($y = 1,2182 + 23,0348 * x$), e negativamente pela umidade ($y = 10,274594 - 0,026816 * x$) e a precipitação ($y = 10,274594 - 0,014619 * x$) (Fig. 8A; Tabela 2). A riqueza de borboletas foi influenciada positivamente pela temperatura ($y = -0,59256 + 0,07466 * x$) (Fig. 7B; Tabela 2). A cobertura de dossel e a disponibilidade de recurso alimentar não afetaram a abundância e nem a riqueza de borboletas (Tabela 2). Em geral, houve um baixo número de plantas frutificando dentro das parcelas, apenas 80 plantas frutificaram (7,3%), com pouca variação na frutificação ao longo do tempo.

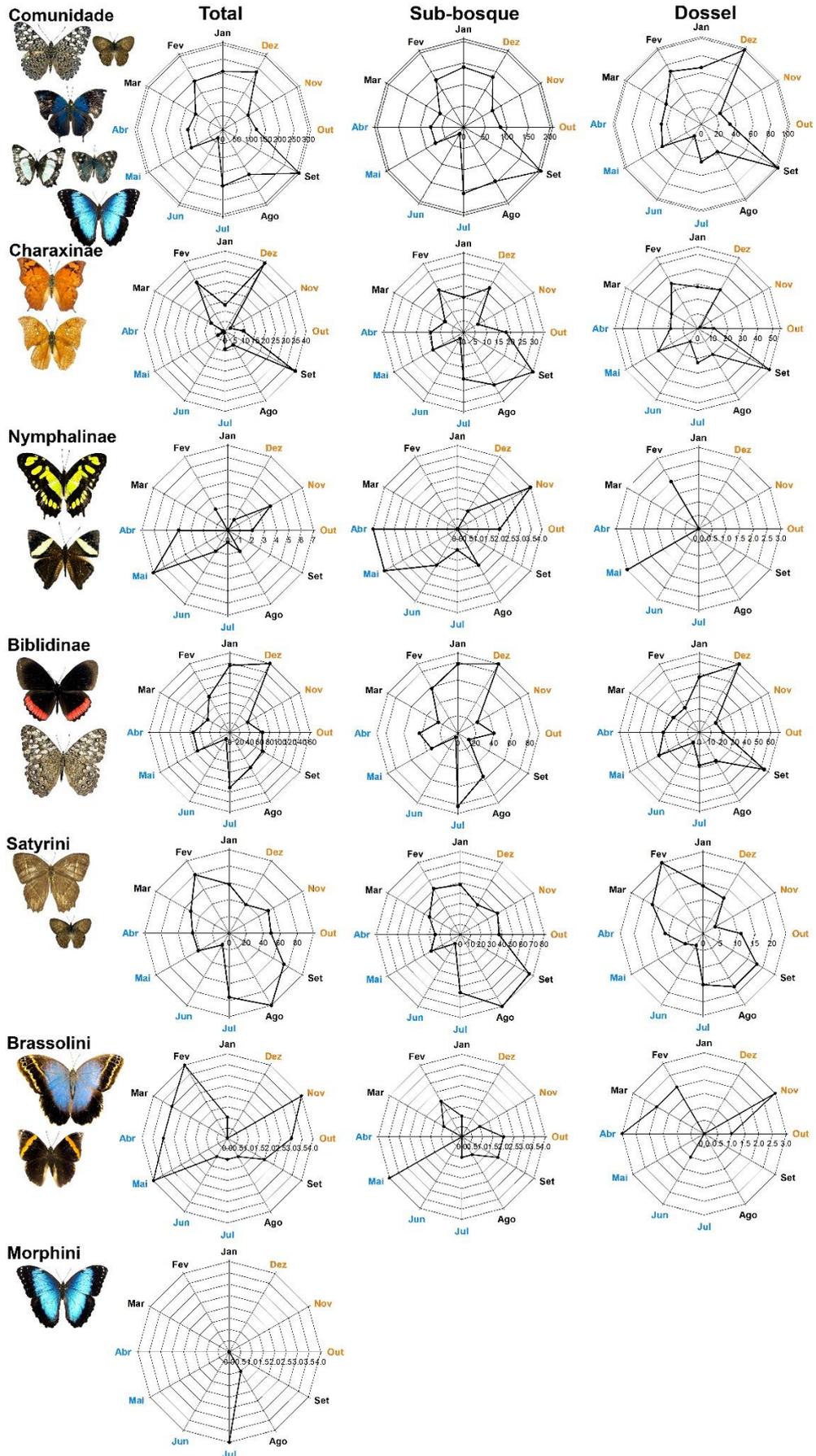


Fig. 7 Distribuição circular de abundância para a comunidade de borboletas frutíferas ao longo do ano (outubro/2022 a setembro/2023), vetor correspondente a abundância de borboletas,

para a comunidade e cada subfamília / tribo, total e em cada habitat, em uma floresta seca, Bahia, Brasil. Meses com a cor: laranja = meses secos; azul = meses chuvosos; preta = meses de transição seca / chuva e chuva / seca.

Tabela 2. Efeito da variação temporal, das variáveis climáticas e da disponibilidade de recursos sobre a abundância e riqueza de borboletas frugívoras em uma floresta tropical seca. Efeito: \neq = diferença significativa; - = efeito negativo; + = efeito positivo. NS = Não significante.

Variável resposta	Variável explicativa	X²	DF	P	Efeito
Abundância	Meses	389,11	11	0,001*	\neq
	Precipitação	99,33	1	0,01*	-
	Temperatura média	120,38	1	0,001*	+
	Umidade	49,34	1	0,04*	-
	Luminosidade	34,31	1	0,01*	+
	Cobertura do dossel	16,69	1	0,09	NS
	Nº de Plantas frutificando	2,04	1	0,5	NS
	Intensidade de frutificação	0,12	1	0,8	NS
Riqueza	Meses	89,814	11	0,001*	\neq
	Precipitação	2,483	1	0,1	NS
	Temperatura média	11,626	1	0,001*	+
	Umidade	0,016	1	0,8	NS
	Luminosidade	1,110	1	0,2	NS
	Cobertura do dossel	1,080	1	0,2	NS
	Nº de Plantas frutificando	0,022	1	0,8	NS
	Intensidade de frutificação	0,005	1	0,9	NS

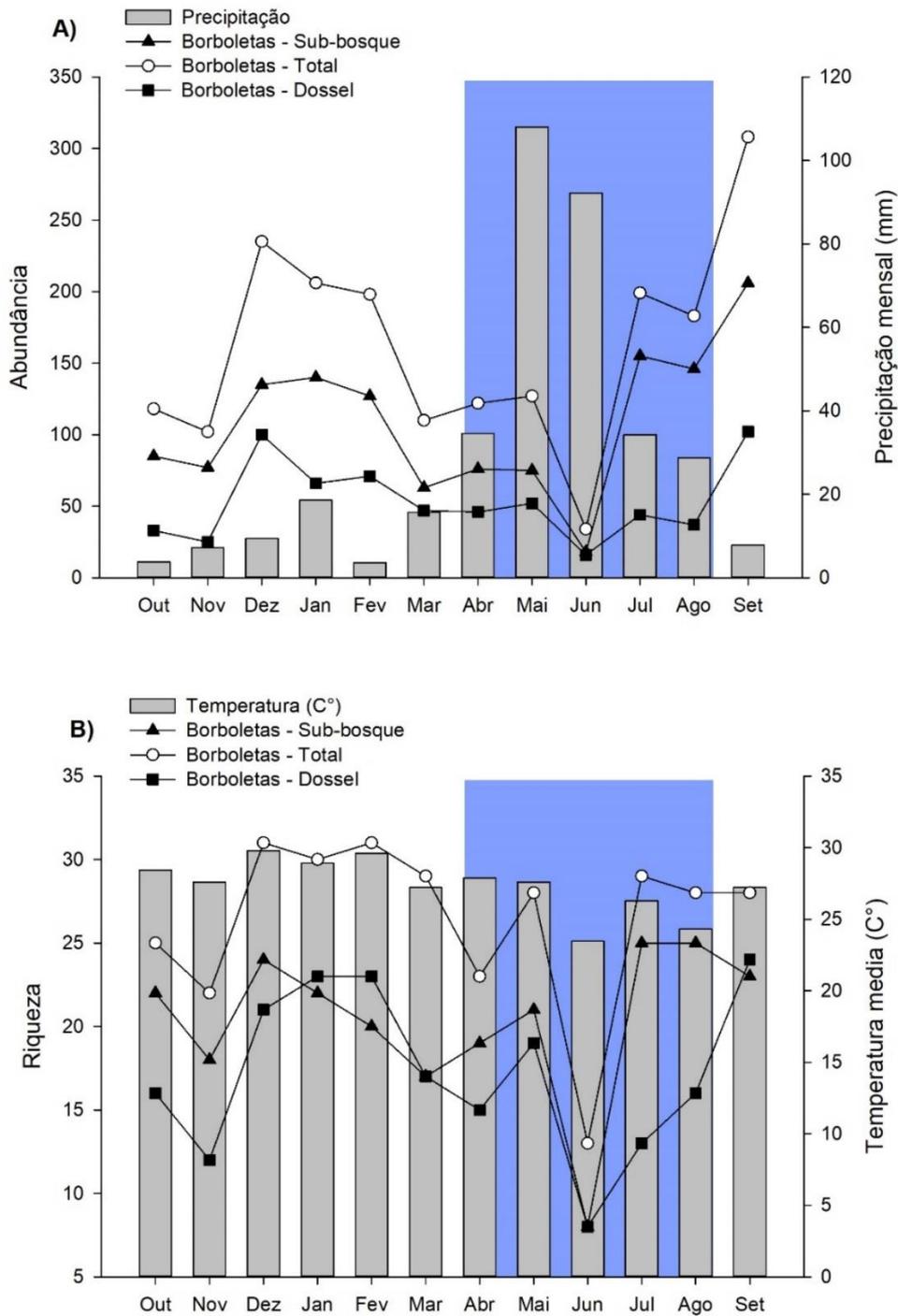


Fig. 8 A- Abundância de borboletas mensal e precipitação total mensal. B- Riqueza de borboletas mensal e temperatura média mensal. O sombreamento azul marca o período chuvoso.

Discussão

Existiu uma modificação da riqueza, da abundância e na distribuição das borboletas frugívoras (Nymphalidae) ao longo do tempo. A composição de espécies diferiu entre sub-bosque e dossel, como esperado, provavelmente em decorrência da variação microclimática na

estrutura vertical (Devries et al. 2012). A maior diversidade de borboletas foi registrada em períodos quentes e secos, e possivelmente existe um “time-lag” para aumento da abundância de borboletas cerca de dois meses após o pico de precipitação no início da estação chuvosa. Nós encontramos uma riqueza (52 espécies) semelhante a outra pesquisa com borboletas frugívoras realizada na mesma região de estudo (Lima & Zacca et al. 2014). Este número de espécies foi maior que o encontrado em outras FTSs na Caatinga: Nobre et al. (2012) e Santos et al. (2023) registraram 15 e 42 espécies, respectivamente, em Pernambuco; Santos et al. (2023) registraram 12 espécies no Rio Grande do Norte e na Paraíba. Este resultado reforça o potencial para conservação da região da Serra de Jacobina. Além disso, espécies: (1) endêmicas da Caatinga, *Fountainea halice moretta*, *Hypna clitemnestra forbesi* (Nobre et al. 2012, Zacca & Bravo 2012); e (2) raras em FTSs, *Archaeoprepona demophon demophon* e *A. demophon thalipus* (Santos et al. 2023), foram encontradas da área de estudo.

Apesar dos estratos terem apresentado a mesma riqueza total de espécies (45), ocorreu a partição de nicho entre estratos verticais. Do total de 55 espécies registradas, nove espécies foram exclusivas do sub-bosque e oito do dossel, por fim, 35 espécies ocorreram em ambos os habitats. Entre as espécies que co-ocorreram em ambos os estratos, as 7 espécies mais abundantes no sub-bosque tiveram uma abundância 3 vezes menor no dossel (Anexo 3). Apenas 3 dessas espécies permaneceram entre as mais abundantes no dossel (+ 25 indivíduos), as demais foram substituídas por *Biblis hyperia nectanabis*, *Fountainea glycerium cratais* e *Hamadryas feronia*. Tais espécies são reconhecidas por serem mais resistentes às perturbações antrópicas e as oscilações das condições microclimáticas (Orlandin et al. 2020). O sub-bosque apresentou o dobro da abundância encontrada no dossel, o que deve estar associado ao habitat ser mais estável (com menor variação microclimática) e apresentar maior oferta de recursos alimentares (Araújo et al. 2021, Brito et al. 2021). No sub-bosque os indivíduos mais sensíveis à intensa variação climática podem se refugiar, pois a cobertura florestal ameniza a intensidade de fatores como precipitação e o vento, cuja exposição direta podem prejudicar o voo e danificar as asas de espécies de pequeno porte (Checa et al. 2014). Além disto, os frutos e a maioria da matéria orgânica que podem ser alimento para as borboletas se decompõem sobre o solo (Fischer & Kirstre 2017, Brito et al. 2021). Este resultado corroborou a hipótese de partição de nicho da comunidade de borboletas conduzida pela estratificação vertical.

A distribuição de algumas subfamílias teve um padrão semelhante a estudos realizados em Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica, na qual Biblidinae e as tribos de Satyrinae alternam como as mais ricas e abundantes (Lima & Zacca 2014, Beirão et al. 2017, Lourenço et al. 2019). A subfamília Biblidinae e as tribos Satyrini e Brassolini foram as únicas que tiveram os picos

de abundância no habitat de dossel diferindo de seus picos no sub-bosque, os dois primeiros grupos representaram mais de 70% da comunidade total. Aparentemente, como uma estratégia para manter sua predominância, os indivíduos poderiam migrar do sub-bosque para o dossel após o período de maior precipitação (maio e junho). A distribuição da maioria das subfamílias e tribos foi bimodal, consistente com estudos anteriores (Beirão et al. 2017, Carreira 2021, Freire Jr. et al. 2023). A partição de nicho temporal foi evidenciada por não haver sobreposição da maioria dos picos de abundância entre as subfamílias. Os picos de ocorrência dos dois grupos mais abundantes da comunidade (Biblidinae e Satyrini) não coincidiram, assim como os picos de Charaxinae e Nymphalinae, e Brassolini e Morphini (Fig. 8), estas subfamílias parecem evitar a competição pelo habitat dentro da comunidade, com ciclos de vida e reprodução ocorrendo em diferentes períodos do ano.

A subfamília Satyrinae abriga muitas espécies com características distintas como tamanho, padrões de cores, dieta e tempo de vida, fatores que tem influência na distribuição temporal das espécies de borboletas (Gillespie et al. 2017), ao que se deve os picos de abundância espaçados das tribos (em condições ambientais diferentes) e distintos entre os estratos. As demais subfamílias abrigam espécies com características mais semelhantes entre si, o que pode contribuir para a distribuição temporal mais agregada entre suas espécies. A subfamília Biblidinae, no entanto, não teve distribuição agregada. A espécie *Biblis hyperia nectanabis* e oito espécies do gênero *hamadryas* foram as mais abundantes da subfamília Biblidinae, e são consideradas generalistas de dieta e habitat (Orlandin et al. 2020, Santos et al. 2023). Fatores como o comportamento de posar de cabeça para baixo, padrões de cores que permitem se camuflarem nos caules das árvores (estratégias para evitar predadores) e o tamanho médio corpóreo que, facilita o voo (Orlandin et al. 2020), podem favorecer a sobrevivência dos indivíduos a longo prazo. Os fatores supracitados contribuem para a ampla distribuição temporal da subfamília Biblidinae.

Em geral, as variáveis climáticas (e.g., umidade, precipitação e temperatura) relacionam-se positivamente com a diversidade de borboletas na maioria dos estudos, na Mata Atlântica, no Cerrado e em FTSs (Nobre et al. 2012, Beirão et al. 2017, Martinez-Adriano et al. 2018, Lourenço et al. 2019, Santos et al. 2023). Nossos resultados, entretanto, em parte divergiram do esperado, a precipitação e a umidade tiveram efeito negativo sobre a abundância de borboletas, e apenas a temperatura teve efeito positivo sob a riqueza. A maior riqueza ocorreu de dezembro a fevereiro (período mais quente). A variável temperatura, é conhecida por ser uma aceleradora do metabolismo de insetos, das taxas de desenvolvimento e da atividade reprodutivas (Wolda 1988). Este fator poderia explicar a relação positiva entre a

temperatura e a riqueza de borboletas. A maior abundância de borboletas ocorreu em setembro (mês mais seco), dois meses após os maiores registros de pico de precipitação (maio e junho). A elevada precipitação na primeira metade da estação chuvosa está associada positivamente com o surgimento de folhas novas e nutritivas (Pezzini et al. 2014), e o aumento da abundância de estágios imaturos (lagartas) que são herbívoros folívoros (Morais et al. 1999, Silva et al. 2012, Novais et al. 2019). Na transição chuva-seca, após estes insetos completarem a metamorfose, nós registramos um pico na abundância de borboletas, para ambos os estratos verticais. Desta forma, o pico de abundância de adultos parece estar ajustado a dois meses após o pico de precipitação da estação chuvosa.

A FTSs estudada é situada entre vales que abriga cursos d'água perenes (Figs. 1 e 2), o que pode explicar a cobertura do dossel ter apresentado pouca modificação ao longo dos meses, variável que não afetou a comunidade de borboletas. Na área amostrada foram encontradas muitas plantas sempre-verdes no sub-bosque e no dossel, o que pode ter refletido na baixa variação da cobertura do dossel. Da mesma forma, também existiu pouca variação da luminosidade ao longo dos meses. Nossos resultados diferem de outros estudos em que a luminosidade foi um fator negativo junto à elevada perda de cobertura do dossel (Beirão et al. 2017, Lourenço et al. 2020). A influência da disponibilidade de recursos não foi significativa neste estudo, a maioria das espécies registradas tem dieta generalista na fase adulta (Orlandin et al. 2020, Santos et al. 2023). Desta forma, assim como em outros estudos no Cerrado (Brito et al. 2021, Freire Jr. et al. 2021), a fenologia das plantas respondeu pouco à sazonalidade climática e não influenciou a ocorrência das borboletas ao longo do tempo.

Nas FTSs as plantas zoocóricas, que possuem frutos carnosos, compõem apenas 4% a 13% das espécies (Pezzini et al. 2014), ao contrário do encontrado nas florestas tropicais úmidas (Freitas et al. 2013, Oliveira et al. 2018). Essas espécies frutificam apenas durante um curto período da estação chuvosa, com significativa relação com a precipitação (Pezzini et al. 2014). Portanto, o pico de abundância das borboletas frugívoras não coincidiu com o pico de frutificação na FTS estudada. Apesar do nome popular da família Nymphalidae remeter à alimentação de frutos em decomposição, a dieta de muitas das espécies inclui o consumo de seiva de árvores, exsudato de plantas, minérios, fezes e animais em decomposição (Orlandin et al. 2020, Santos et al. 2023). A maioria das espécies encontradas na área, são espécies generalistas, buscam outros recursos substituindo os frutos de ocorrência sazonal (Spaniol et al. 2019). Estudos indicam ainda que apenas subfamílias ou algumas espécies, de maior tamanho corpóreo e com curto ciclo de vida, evoluíram com dietas mais restritas, tendo espécies específicas de plantas das quais se alimentam, como lagarta e na fase adulta (Freire

Jr. et al. 2023). Em nosso estudo, apenas cinco espécies consideradas grandes e com dieta especialista foram registradas: *Archaeoprepona demophon demophon*, *Archaeoprepona demophon thalipius*, *Caligo illioneus Eryphanis reevesii* e *Morpho helenor*.

Conclusão

Para o nosso conhecimento, este é o primeiro estudo que realizou amostragem temporal de médio-longo prazo e comparou a estratificação vertical em FTS brasileira. A diversidade de borboletas frugívoras encontrada por nós foi maior que a registrada em outros estudos realizados em FTSs. Existiu partição do nicho vertical, a composição de espécies entre sub-bosque e dossel diferiu, com maior abundância no sub-bosque. Houve uma modificação da riqueza, da abundância e na distribuição das subfamílias de borboletas frugívoras ao longo do tempo. A maior riqueza ocorreu de dezembro a janeiro, associada positivamente com a elevação da temperatura. O pico de abundância ocorreu em setembro, mês mais seco. A partição de nicho temporal também foi evidenciada por não haver sobreposição na maioria dos picos de abundância entre as subfamílias, devido a estratégias comportamentais e alimentares diferentes. A alta diversidade e as diferenças na estrutura da comunidade nas escalas temporal e espacial, realçam a importância de considerar a estratificação vertical nos levantamentos para conservação. O conhecimento sobre a fauna local de insetos bioindicadores pode apoiar planos para a preservação da diversidade do complexo de Serras da Jacobina, região prioritária para conservação e com poucas áreas incluídas em unidades de conservação. Este estudo também pode contribuir para elaboração e divulgação de um guia de espécies, que além de contribuir com o acesso ao conhecimento sobre os organismos para pesquisadores, taxonomistas, e admiradores, pode facilitar a identificação de espécies em estudos futuros e contribuir com a divulgação da ciência para a sociedade.

Conflitos de interesse

Os autores declaram não ter conflitos de interesse.

Declaração de financiamento

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Agradecimentos

Ao professor Dr. Jhonathan de Oliveira Silva pela orientação; aos colegas de pesquisa do Laboratório de Ecologia Básica e Aplicada da Universidade Federal do Vale do São Francisco: Uriel, Gabriela, Allana, Rafael, Fabiana; a Dr. Marina do Vale Beirão pelo auxílio na identificação taxonômica das espécies e à CAPES pela concessão da bolsa de mestrado acadêmico (código de financiamento - 001).

Referências

- Ab' Sáber NA (2003) Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial
- Araujo PF, Freitas AVL, Gonçalves GADS, Ribeiro, DB (2021) Vertical stratification on a small scale: the distribution of fruit-feeding butterflies in a semi-deciduous Atlantic Forest in Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 56 (1):10-39 doi: 10.1080/01650521.2020.1728033
- Banda-R K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado DE, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez GM et al. (2016) Plant diversity 55 patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. 353:1383–1387. doi: 10.1126/science.aaf5080
- Barlow J, Overall WL, Araujo IS, Gardner TA, Peres CA (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, Barrios H, Segar S, Srygley RB, Aiello A, Warrens AD, et al. (2015) The butterflies of Barro Colorado Island, Panama: Local extinction since the 1930s. *PLoS ONE* 10 (8): 1–22.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, et al. (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 338: 1481–1484. doi: 10.1126/1226727
- Beirão MV, Neves FS, Penz CM, Devries PJ, Fernandes GW (2017) Alta diversidade beta de borboletas entre cerrado brasileiro e zonas de transição cerrado-caatinga. *J Conservação de Insetos*. 21:1–12. doi: 10.1007/s10841-017-0024-x
- Bianchi S, Cahalan C, Hale S, Gibbons JM (2017) Rapid assessment of forest canopy and light regime using smartphone hemispherical photography. *Ecol Evol*. 7:10556–10566. <https://doi.org/10.1002/ece3.3567>
- Bishop TR, Robertson MP, Gibb H, Van Rensburg BJ, Braschler B, Chown SL, Foord SF, Munyai TC, Okey I, Tshivhandekano PG, Werenkraut P, Parr CL (2016) Ant assemblages have darker and larger members in cold environments. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/geb.12516
- Brito MRM, Lion MB, Oliveira IF, Cardoso MZ (2021) Butterflies on the dry edge of the Atlantic Forest: water availability determines community structure at the Northern limit of Atlantic Forest. *Insect Conservation and Diversity*. 14:476-491 <https://doi.org/10.1111/icad.12474>
- Carreira JYO (2021) Dinâmica temporal de borboletas tropicais. Ph.D. Dissertation, University of Campinas, Campinas, São Paulo
- Checa MF, Rodriguez J, Willmott KR, Liger B (2014) Microclimate Variability Significantly Affects the Composition, Abundance and Phenology of Butterfly Communities in Highly Threatened Neotropical Dry Forest. *Florida Entomol*. 97:1-13. <https://doi.org/10.1653/024.097.0101>
- Checa MF, Donoso D, Levy E, Mena S, Rodriguez J, Willmott K (2019) Assembly Mechanisms of Neotropical Butterfly Communities Along an Environmental Gradient. *BioRxiv*, p.29. <https://doi.org/10.1101/632067>
- Devries PJ (1987) Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae, In *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History*. Princeton University Press, New Jersey, p.327

- Devries PJ, Walla TR, Greeney HF (1999) Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of Linnean Society*. 68:333–353
- Devries PJ, Walla TR (2001) Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of Linnean Society*. 74:1–15
- Devries PJ, Alexander LG, Chacon IA, Fordyce JA (2012) Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*. 81:472–482. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01922.x>
- Dexter KG, Pennington RT, Oliveira-Filho AT, Bueno ML, De Miranda PLS, Neves DM (2018) Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. *Front. Ecol. Evol.* 6:1-7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104>
- Díaz GM, Lencinas JD (2015) Enhanced Gap Fraction Extraction from Hemispherical Photography. *IEEE Geosci Remote Sens Lett Enhanc* 12:1785–1789 <https://doi.org/https://doi.org/10.1109/LGRS.2015.2425931>
- Espírito-Santo MMd, Rocha AM, Leite ME, Silva JO, Silva LAP and Sanchez-Azofeifa GA (2020) Biophysical and Socioeconomic Factors Associated to Deforestation and Forest Recovery in Brazilian Tropical Dry Forests. *Front. For. Glob. Change* 3:569184. doi: 10.3389/ffgc.2020.569184
- Fernandes GW (2016) *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, p.574. ISBN: 978-3-319-29808-5
- Fournier LA (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24:4
- Freire Jr GN, Nascimento AR, Malinov IK, Diniz IR (2015) Temporal Occurrence of Two Morpho Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): Influence of Weather and Food Resources. *Environmental Entomology*. 43 (2):274-282. doi: 10.1603/EN12352.
- Freire Jr GB, Salcido D, Oliveira HFM, Ribeiro DB, Provete DB, Silva T, Dias JP, Rodrigues HP, Santos JP, Diniz IR (2023) Body size and its correlates in fruit-feeding butterflies in a seasonal environment. *Journal of Insect Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10841-023-00481-z>
- Freitas TG, Souza CS, Aoki C, Arakaki LMM, Stefanello TH, Sartori ÂLB, Sigrist MR (2013) Flora of Brazilian humid Chaco: composition and reproductive phenology. *Check List*. 9 (5): 973–979. <https://doi.org/10.15560/9.5.973>
- Fischer K and Kirste M (2017) Temperature and humidity acclimation increase desiccation resistance in the butterfly *Bicyclus anyanana*. *Entomol Exper Appl*. 166:289–297. <https://doi.org/10.1111/eea.12662>
- Gillespie MAK, Birkemoe T, Sverdrup-Thygeson A (2017) Interactions between body size, abundance, seasonality and phenology in forest beetles. *Ecol Evol*. 7:1091–1100. <https://doi.org/10.1002/ece3.2732>
- Hamer KC, Hill JK, Mustaffa N, Benedick S, Sherratt TN, Chey VK, Maryati M (2005) Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forest: opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of Tropical Ecology*. 21:417–425. doi: 10.1017/S0266467405002361
- Iserhard CA, Brown Jr, KS, Freitas AVL (2013) Maximized sampling of butterflies to detect temporal changes in tropical communities. *J Insect Conserv*, 17:615–622.

<https://doi.org/10.1007/s10841-013-9546-z>

- Kerpel SM, Zacca T, Nobre CEB, Ferreira-Júnior A, Araújo MX, Fonseca A (2014) Capítulo 19: Borboletas do Semiárido: conhecimento atual e contribuições do PPBio. *In: Bravo F and Calor A (eds) Artrópodes do Semiárido: Biodiversidade e Conservação*, Printmídia, p. 298. ISBN: 978-85-62465-16-1
- Leal CRO, Silva JO, Sousa-Souto L, NEVES FS (2016) Vegetation structure determines insect herbivore diversity in seasonally dry tropical forests. *Journal of Insect Conservation*, 20: 979-988. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9930-6>
- Lima JNR, Zacca T (2014) Lista de Espécies de Borboletas (Lepidoptera: Hesperioidea e Papilionoidea) de uma Área de Semiárido na Região Nordeste do Brasil. *EntomoBrasilis*, 7 (1): 33-40. <https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v7i1.351>
- Lourenço GM, Luna P, Guevara R, Dáttilo W, Freitas AVL, Ribeiro SP (2020) Temporal shifts in butterfly diversity: responses to natural and anthropic forest transitions. *Journal of Insect Conservation*, 24 (2):353–363. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00207-0>
- Lourenço GM, Soares GR, Santos TP, Dáttilo W, Freitas AVL, Ribeiro SP (2019) Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges. *PLoS ONE* 14 (3): e0213008 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213008>
- Mac Arthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- Martinez-Adriano CA, Diaz-Castelazo C, Aguirre-Jaimes A (2018) Flower-mediated plant-butterfly interactions in an heterogeneous tropical coastal ecosystem. *Peer-J*. 6: e5493. <https://doi.org/10.7717/peerj.5493>
- Mittelbach G (2012) *Community Ecology*. Sinauer Associates, MA, US
- Morais HC, Diniz IRY, Silva DMS (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Rev. biol. Trop.* 47 (4): 1025-1033, ISSN: 0034-7744
- Morellato LPC, Alberti L, Hudson IL (2010) Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a Case Studies Approach. *In: Hudson I and Keatley M (eds) Phenological Research*, Springer, Dordrecht https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 46 (1): 14–24. <https://doi.org/10.1111/btp.12068>
- Neves FS, Silva PG, Solar R, Nunes CA, Beirão MV, Brant H, Castro FS, Dáttilo W, Guevara R, Fernandes GW (2020) Habitat generalists drive nestedness in a tropical mountaintop insect metacommunity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133 (2):577–586. doi: 10.1093
- Nobre CEB, Iannuzzi L, Schlindwein C (2012) Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidopteras, Nymphalidae) in a Brazilian semiarid área. *International Scholarly Research Network-Zoology*, p.1-8. <https://doi.org/10.5402/2012/268159>
- Novais S, Macedo-Reis LE, Cristobal-Peréz EJ, Sánchez-Montoya G, Janda M, Neves F, Quesada M (2018) Positive effects of the catastrophic Hurricane Patricia on insect communities. *Scientific reports* 8(1):15-42. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33210-7>
- Novais SMA, Monteiro GF, Macedo-Reis LE, Leal CRO, Neves FS (2019) Changes in the insect herbivore fauna after the first rains in a tropical dry forest. *Oecologia Australis* (23): 381-387. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2302.16>

- Orlandin E, Piovesan M, Carneiro E (2020) Borboletas do Meio-Oeste de Santa Catarina: História Natural e Guia de Identificação. Edição Independente, Joaçaba. ISBN: 978-65-00-01753-3
- Oliveira LM, Sousa RM, Correa NER, Santos AF, Giongo M (2018) Florística e síndromes de dispersão de um fragmento de Cerrado ao sul do estado do Tocantins. *Scientia Agraria Paranaensis*, p. 104-111. ISBN: 1983-1471
- Palo-Jr H (2017) Borboletas do Brasil. Editora Vento Verde, São Paulo. ISBN: 10-978-85-64060-10-4
- Pennington RT, Lehmann CER, Rowland LM (2018) Tropical savanas and dry forests. *Current biology* 28:527–548. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pereira GCN, Coelho MS, Beirão MV, Braga RF, Fernandes GW, (2017) Diversity of fruit-feeding butterflies in a mountaintop archipelago of rainforest. *PLoS ONE*. 12 (6):1–20. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180007>
- Pessoa MS, Hambuckers A, Benchimol M, Rocha-Santos L, Bomfim JA, Deborah Faria, Cazetta E (2017) Deforestation drives functional diversity and fruit quality changes in a tropical tree assemblage. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 28:78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.09.001>
- Pinheiro CE, Diniz IR, Bandeira MPS (2002) Seasonal pattern of insect abundance in Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*. 27:132–136. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x>
- Portillo-Quintero Ca, Sánchez-Azofeifa Ga (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol Conserv*. 143: 144-155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- Ribeiro DB, Batista R, Prado PI, Brown Jr KS, Freitas AV (2012). The importance of small scales to the fruit-feeding butterfly assemblages in fragmented landscape. *Biodiversity Conservation*. 21: 811–827. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0222-x>
- Rodrigues PMS, Schaefer CE, Silva JO, Ferreira-Junior WG, Santos RM, Neri AV (2018) The influence of soil on vegetation structure and plant diversity in different tropical savannic and forest habitats. *Journal of Plant*. 11: 226-236. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw135>
- Sanchez-Bayo F, Wyckhuysb KAG (2019) Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Santos JP, Iserhard CA, Carreira JYO, Freitas AVL (2017) Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: temporal species turnover is lower in the canopy. *J. Tropical Ecology* 33: 345–355. doi: 10.1017/S0266467417000323
- Santos LN, Kerpel SM, Medeiros, AD, Brito MRM (2023) Borboletas do Nordeste: as borboletas em áreas protegidas de florestas nordestinas. EDUFMG, Campina Grande. ISBN: 978-65-86302-95-7
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interact*, 6:45–57. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9160-5>
- Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (2017a) Caatinga the largest tropical dry forest region in

South America. Springer International Publishing, Cham, p. 482. ISBN 978-3-319-68339-3

Silva JO, Leal CRO, Espírito-Santo MM, et al. (2017b) Seasonal and diel variations in the activity of canopy insect herbivores differ between deciduous and evergreen plant species in a tropical dry forest. *J. Insect Conserv* 21, 667–676.

<https://doi.org/10.1007/s10841-017-0009-9>

Silva JO, Espírito-Santo MM, Santos J, Rodrigues PMS (2020) Does leaf flushing in the dry season affect leaf traits and herbivory in a tropical dry forest? *The Science of Nature* 107:51. <https://doi.org/10.1007/s00114-020-01711-z>

Spaniol RL, Duarte LS, Mendonça-Jr MS, Iserhard CA (2019) Combining functional traits and phylogeny to disentangling Amazonian butterfly assemblages on anthropogenic gradients. *Ecosphere*. 10 (8):28-37 <https://doi.org/10.1002/ecs2.2837>

Turner MG (2005) Landscape ecology: what is the state of the science. *Annual Review Ecology Evolution Systematics*. 36:319–344.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614>

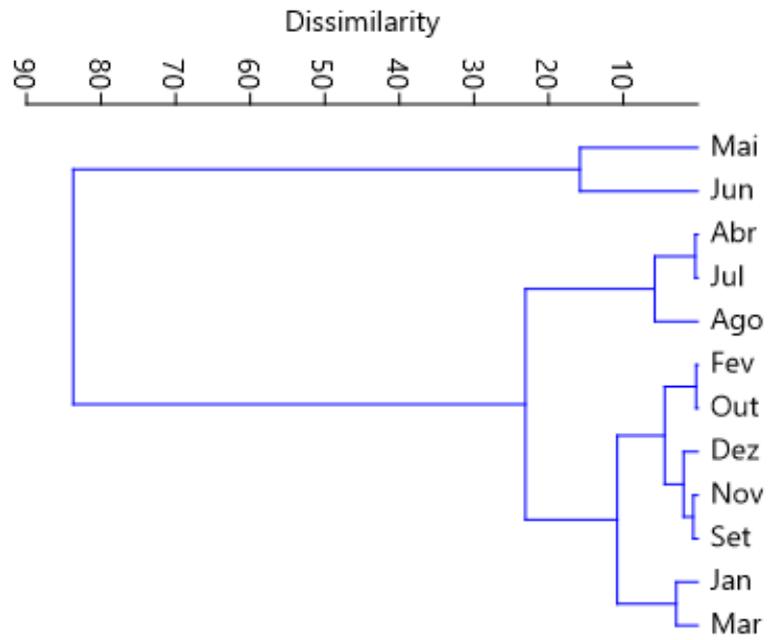
Zacca T, Bravo F (2012) Borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) da porção norte da chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Biota Neotrop* 12:117–126

<https://doi.org/10.1590/S1676-06032012000200012>

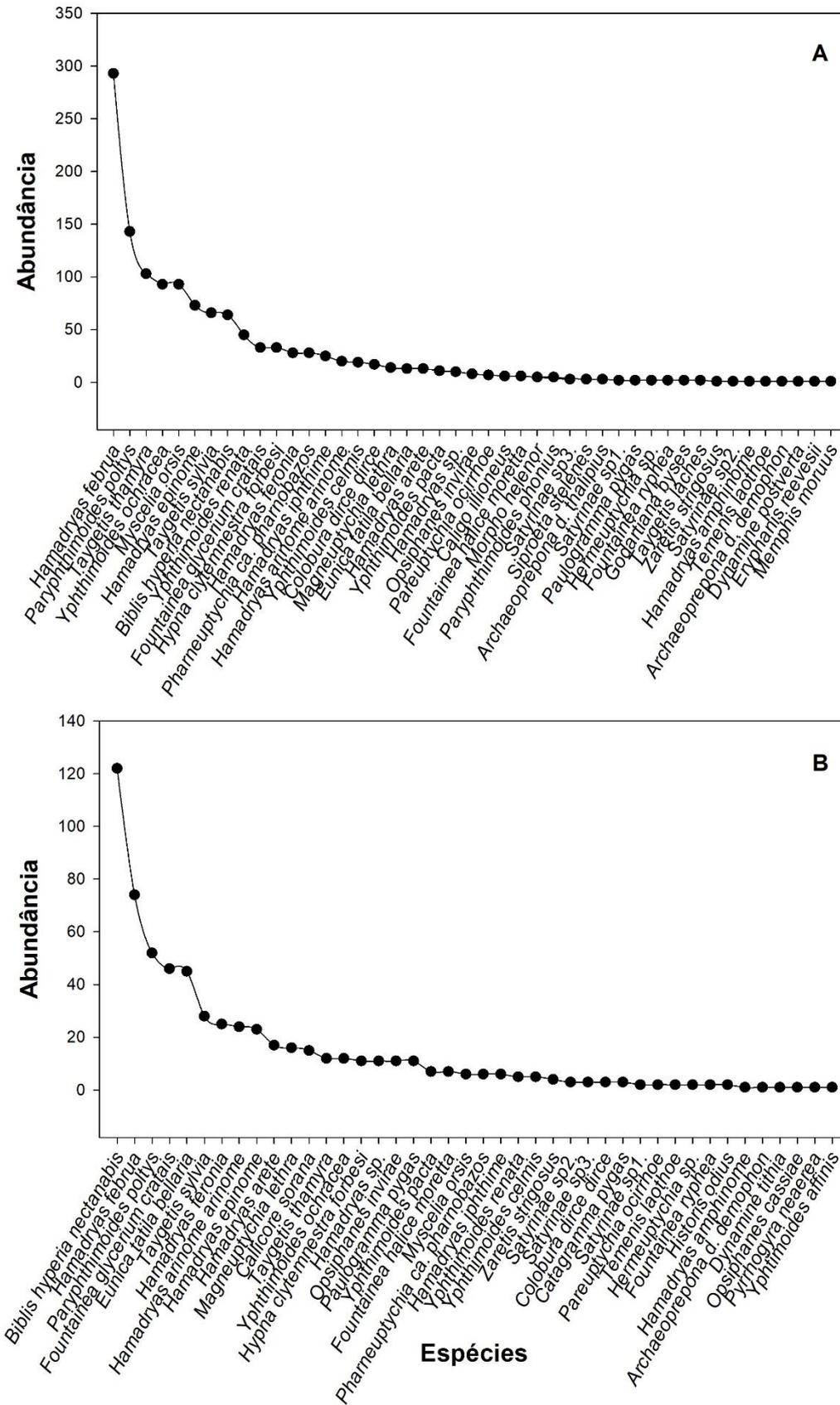
Anexo 1: Tabela de descrição do Percentual de Intensidade de Fournier.

Escala de Fournier	
Categorias	Descrição
0	Ausência de fenofase
1	Presença de fenofase com magnitude de 1% a 25%
2	Presença de fenofase com magnitude de 26% a 50%
3	Presença de fenofase com magnitude de 51% a 75%
4	Presença de fenofase com magnitude de 76% a 100%

Anexo 2: Dendrograma de agrupamento dos meses secos e chuvosos da região de coleta dos dados.



Anexo 3: Rank de abundância demonstrando a variação na composição de espécies das comunidades do sub-bosque (A) e do dossel (B).



Anexo 4: Proporção da abundância de subfamílias / tribos de Nymphalidae na comunidade e por habitats (sub-bosque e dossel) ao longo de um ano, na Serra da Bananeira, Bahia, Brasil.

