



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Augusto dos Santos Oliveira Júnior

Redes de interações entre plantas e borboletas visitantes florais em gradiente altitudinal

Orientador: Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Co-orientador: Gilberto Marcos de Mendonça Santos

Feira de Santana – BA

2013

Augusto dos Santos Oliveira Júnior

Redes de interações entre plantas e borboletas visitantes florais em gradiente altitudinal

Dissertação apresentada, para obtenção do título de Mestre em Zoologia, ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana.

Área de Concentração: Interação inseto-planta

Orientador: Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Co-orientador: Gilberto Marcos de Mendonça Santos

FEIRA DE SANTANA – BAHIA

2013

Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

O47r Oliveira Júnior, Augusto dos Santos
Rede de interações entre plantas e borboletas visitantes florais em gradiente altitudinal / Augusto dos Santos Oliveira Júnior. – Feira de Santana - Bahia, 2013. 43 f. : il.

Orientador: Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Co-orientador: Gilberto Marcos de Mendonça Santos

Dissertação (Mestrado em Zoologia)– Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, 2013.

1. Borboletas - Redes de interações – Plantas. 2. Borboletas visitantes florais – Alta altitude – Chapada Diamantina. I. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso. II. Santos, Gilberto Marcos de Mendonça. III. Universidade Estadual de Feira de Santana. IV. Departamento de Ciências Biológicas. V. Título.

CDU: 595.78

AUGUSTO DOS SANTOS OLIVEIRA JÚNIOR

Redes de interações entre plantas e borboletas visitantes florais em gradiente altitudinal

Feira de Santana - BA, 04/02/2013

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Presidente da Banca e Orientador
Departamento de Ciências Biológicas
UEFS – Feira de Santana

Prof. Dr. Willian Moura Aguiar
Membro da Banca
Programa de Pós-Graduação em Modelagem em Ciências da Terra e do Ambiente
UEFS – Feira de Santana

Dr^a Maise Silva Santana dos Santos
Membro da Banca
Programa de Pós-Graduação da Faculdade de Tecnologia e Ciências (FTC), Mestrado Profissional em Tecnologias Aplicáveis à Bioenergia

FEIRA DE SANTANA – BAHIA

2013

Dedico esta dissertação aos meus pais que sempre estiveram ao meu lado me apoiando em todos os momentos de minha vida.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer a Deus por me conceder as oportunidades que surgiram ao longo de minha vida.

A redação de uma dissertação envolve muitos sentimentos e apesar de ser uma atividade individual, a sua elaboração consiste no envolvimento de muitas outras pessoas. Desta forma, agradeço a todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente nesta jornada. Isso inclui os técnicos do laboratório, os secretários do programa de pós-graduação, aos professores, ao programa de pós-graduação (PPGZOO) pelo apoio financeiro, ao PELD pelo auxílio financeiro e a CAPES pela bolsa concedida.

Ao professor Paulo Enrique pela orientação. Pela sua paciência, conversas, os valiosos ensinamentos no pequeno quadro do laboratório e por ter me apoiado em todos os momentos difíceis.

Ao professor Gilberto M. de M. Santos pelo auxílio à orientação, pelos ensinamentos e oportunidades.

Ao professor Eddy José pelos conselhos, bate-papos e incentivos.

Ao pessoal do LABIO que fornecem toda a assistência quando necessário.

À Janete Jane, Edinei e Cleverson (pessoal do laboratório) pela ajuda nas viagens em campo e pelo auxílio quanto às documentações e equipamentos que eram necessários para a realização dos trabalhos.

À Gabriela Almeida por estar sempre disponível para realizar a identificação das plantas.

À Thamara Zacca por disponibilizar o seu tempo para identificar as borboletas.

Aos meus colegas que me apoiaram nos trabalhos em campo, Danielle Mendes, Mônica Abreu, Gilvana Barreto, Eliomar Menezes, Emerson Mota, Cláudia Oliveira, Shantala Lua, José Jonathas, Cássia Alves, Talles, Diego.

Aos amigos que compuseram a república “Mangueira FM” Wagner Silva, Mônica Abreu, Natália Barroso, Luiz Duarte e Danielle Lima, pelos aprendizados, conversas, carinho, apoio e principalmente pelas resenhas que geraram muitas risadas e grandes histórias. A “meio moradora” Joice que tantas vezes fez correr para o banheiro para fazer “xixi” com minhas brincadeiras.

Aos amigos das resenhas Danielle, Mônica, Wagner, Natália, Luiz, Gilvana (Gil), Mazinho, Leonardo, Janete Jane, Cláudia, Silvia, Shantala, Sofia, Laila e Vaniclézia.

Às minhas amigas Telma e Sheila pelos incentivos e torcida desde o início da minha carreira acadêmica (vestibular em Jequié – BA).

À minha querida Cláudia Barreto por aturar todos os anos que fiquei fora estudando, pela paciência, companheirismo, alegria, puxões de orelha, orações e por estar sempre ao meu lado dispondo o seu grande e valioso amor.

Às minhas irmãs Elinete, Elinéia, Elizete, Elizângela e Eliane, que sempre me incentivaram, me apoiaram e torceram pela minha vitória.

Aos meus pais, Augusto e Elizabete, que com seu amor incondicional acreditaram no meu sonho e me apoiaram. Obrigado pelos sacrifícios, pela paciência, por me ensinarem o que é certo ou errado. Obrigado meu pai por insistir em ter um “FILHO” e pelo apoio financeiro nos momentos de aperto. Obrigado minha mãe pela paciência, por ser esse exemplo de pessoa de garra, força de vontade e muita humildade.

Enfim,

agradeço.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	09
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	11
LISTA DE FIGURAS.....	13
LISTA DE TABELAS.....	15
RESUMO.....	16
ABSTRACT.....	17
INTRODUÇÃO.....	19
MATERIAL E MÉTODOS.....	22
Área de estudo.....	22
Método de amostragem no nível local.....	23
Método de amostragem no nível global.....	24
Análise dos dados.....	25
RESULTADOS.....	26
DISCUSSÃO.....	34
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	36

INTRODUÇÃO GERAL

Animais e plantas possuem uma relação muito forte e antiga, e com o passar do tempo, várias foram as estratégias adotadas por ambas as partes para um melhor aproveitamento dessa relação. As plantas produzem flores atrativas e estas são visitadas por inúmeros tipos de insetos (KEVAN & BAKER 1983). Muitos dos insetos que visitam as flores são considerados vetores de pólen (DUPONT *et al.* 2003). Contudo, para que haja a polinização, a planta tem que fornecer atrativos para os insetos que são utilizados como fonte de alimento e assim, os insetos fazem a transferência necessária de pólen entre as flores que possuem compatibilidade genotípica (ARROYO *et al.* 1985). Além disso, utilizando-se da co-evolução com a anatomia dos polinizadores, preferências, comportamento e a capacidade de aprendizagem, as plantas conseguiram fazer com que as visitas e polinizações fossem mais eficientes (KEVAN & BAKER 1983). Os insetos que realizam o processo de polinização são considerados polinizadores efetivos (MOTEN 1986). Outros insetos podem visitar as flores das plantas, contudo, não realizam o transporte do pólen correto, a quantidade necessária ou não o transportam, desta forma, esses insetos realizam apenas o procedimento de visitação (MOTEN 1986).

Essa interação entre plantas e animais pode fornecer algumas informações ecológicas e uma dessas é a forma estrutural como ela está organizada. Com isso, duas tarefas essenciais para o conhecimento e entendimento da estrutura de uma comunidade, estão sendo focadas pela comunidade ecológica, a capacidade de desenvolver procedimentos apropriados que detectem como um grupo de espécies está padronizado e a identificação de quais processos estão gerando determinados padrões dentro das comunidades (LEWINSOHN *et al.* 2006). A teoria geral de comunidades prediz que a organização das comunidades biológicas, composição e estrutura, responde tanto ao meio e suas características abióticas quanto às interações realizadas entre as populações sintópicas (PIANKA 1980).

A riqueza e a abundância de cada espécie componente figuram entre as principais métricas utilizadas para descrever a estrutura de comunidades (VÁZQUEZ *et al.* 2009). Tradicionalmente, diferentes métodos são utilizados para detectar padrões estruturais em

comunidades baseadas na interação animal-planta, notadamente abordagens baseadas em redes complexas, matrizes e ordenações (LEWINSOHN *et al.* 2006).

As interações entre animais e plantas formam sistemas complexos não aleatórios (JORDANO 1987), passíveis de serem descritos com o auxílio da teoria de redes (BASCOMPTE & JORDANO 2007). Na abordagem de redes, as espécies em uma comunidade mutualista são representadas como vértices e as interações entre elas são representadas como arestas (NEWMAN 2006; BASCOMPTE & JORDANO 2007) e o sistema como um todo é representado como um grafo (BASCOMPTE & JORDANO 2007). Uma vantagem muito importante da abordagem de redes é permitir operacionalizar de forma quantitativa conceitos ecológicos. O uso de redes complexas permite uma representação do perfil de uma comunidade baseada nas interações existentes entre as espécies (BASCOMPTE *et al.* 2003). Tal abordagem permite a determinação de propriedades emergentes de estruturação como o aninhamento (ATMAR & PETERSON 1993; BASCOMPTE *et al.* 2003) e a modularidade (OLESEN *et al.* 2007). O estudo das propriedades emergentes nos ajuda a entender não somente o funcionamento desses sistemas complexos, como também sua fragilidade e manutenção (SCHEFFER 2009).

Regiões como a Chapada Diamantina reservam uma diversidade de organismos muito variada e específica. A chapada diamantina é uma região que está localizada dentro do bioma caatinga e é definida por conta do seu relevo, altitude e tipo de solo (JUNCÁ *et al.* 2005). Nessa região são encontradas várias fisionomias de vegetação formando um verdadeiro mosaico, como a caatinga, cerrado, campos rupestres e florestas (JUNCÁ *et al.* 2005). Os campos rupestres é o tipo de vegetação característica para os níveis mais altos dos morros, sendo encontrada a partir de altitudes acima de 900 m. ao nível do mar (QUEIROZ *et al.* 1996; JUNCÁ *et al.* 2005). Sua vegetação com fisionomia herbáceo-arbustiva (JUNCÁ *et al.* 2005) é composta por vários táxons endêmicos e também possui uma composição florística altamente variada quando diferentes áreas são relacionadas (QUEIROZ *et al.* 1996).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARROYO, M. T. K., ARMESTO, J. J. & PRIMACK, R. B. **Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities.** *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 149, 187 – 203 (1985).

ATMAR, W. & PETERSON, B. D. **The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat.** *Oecologia*. Vol. 96, 373 – 382 (1993).

BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J. & OLESEN, J. M. **The nested assembly of plant–animal mutualistic networks.** *PNAS*. Vol. 100, n. 16, 9383 – 9387 (2003).

BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. **Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity.** *The Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 38, 567 – 593 (2007).

DUPONT, Y. L., HANSEN, D. M. & OLESEN, J. M. **Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands.** *Ecography*. Vol. 26, 301 – 310 (2003).

JORDANO, P. **Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal-connectance, dependence asymmetries, and coevolution.** *The American Naturalist*. Vol. 129, n. 5, 657 – 677 (1987).

JUNCÁ, F. A., FUNCH, L. & ROCHA, W. **Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina.** Brasília: Ministério do Meio Ambiente. Série Biodiversidade. Vol. 13. 411p. (2005).

KEVAN, P. G. & BEKER, H. G. **Insects as flower visitors and pollinators.** *Annual Reviews*. Vol. 28, 407 – 453 (1983).

LEWINSOHN, T. W., LOYOLA, R. D. & PRADO, P. I. **Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas.** *Oecologia Brasiliensis*. Vol. 10, n. 1, 90 – 104 (2006).

MOTTEN, A. F. **Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest.** *Ecological Monographs*. Vol. 56, n. 1, 21 – 42 (1986).

NEWMAN, M. E. J. **Modularity and community structure in networks.** *PNAS*. Vol. 103, n. 23, 8577 – 8582 (2006).

OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L. & JORDANO, P. **The modularity of pollination networks.** *PNAS*. Vol. 104, n. 50. 19891 – 19896 (2007).

QUEIROZ, L. P. de; SENA, T. S. N. & COSTA, M. J. S. L. **Flora vascular da serra da Jibóia, Santa Terezinha – Bahia. I: o campo rupestre.** *Sitientibus*. N. 15, 27 – 40 (1996).

PIANKA, E. R. **Guild structure in desert lizards.** *Oikos*. Vol. 35, 194 – 201 (1980).

SCHEFFER, M. **Critical transitions in nature and society.** Princeton: Princeton University Press. 400 p. (2009).

VÁZQUEZ, D. P., BLÜTHGEN, N., CAGNOLO, L. & CHACOFF, N. P. **Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review.** *Annals of Botany*. Vol. 103, 1445 – 1457 (2009).

WALTER, G. H. **What is resource partitioning?** *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 150, 137 – 143 (1991).

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Parque Nacional da Chapada Diamantina – PNCD e localização do Vale do Capão, Palmeiras – BA _____ 23.

Figura 2: Gráfico da abundância relativa dos lepidópteros coletados no morro do Candombá na altitude de 1000 m _____ 26.

Figura 3: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1000 m _____ 27.

Figura 4: Gráfico da abundância relativa dos lepidópteros coletados no morro do Candombá na altitude de 1300 m _____ 27.

Figura 5: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1300 m _____ 27.

Figura 6: Gráfico da abundância relativa dos lepidópteros coletados no morro da Cachoeira da Fumaça na altitude de 1000 m _____ 28.

Figura 7: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro da Cachoeira da fumaça na altitude de 1000 m _____ 28.

Figura 8: Gráfico da abundância relativa dos lepidópteros coletados no morro da Cachoeira da Fumaça na altitude de 1300 m _____ 29.

Figura 9: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro da Cachoeira da Fumaça na altitude de 1300 m _____ 29.

Figura 10: Estrutura das redes de lepidópteros visitantes florais no Morro do Candombá (altitude de 1000 m – A; altitude de 1300 m – B) e no Morro da Cachoeira da Fumaça (altitude de 1000 m – C; altitude de 1300 m – D). As siglas do lado esquerdo representam as espécies de lepidópteros e do lado direito representam as espécies de plantas. Os retângulos pretos são referentes às espécies de lepidópteros e plantas e sua espessura é referente ao número de registros da espécie. As linhas cinza são referentes às interações entre as espécies e a espessura de cada ligação é referente ao número de interações entre os indivíduos. As siglas e os nomes dos respectivos representantes para os lepidópteros são: Ag_va_ma - *Agraulis vanillae maculosa*; An_cl - *Anteos clorinde*; Ar_bi - *Arawacus binangula*; Ar_mi - *Aricoris middletoni*; Ar_sp - *Aricoris* sp.; At_sp - *Atlides* sp.; Ba_ba - *Badecla badaca*; Co_am - *Codatractus aminias*; Co_ha_ha - *Cogia hassan Hassan*; Co_sp - *Copaeodes* sp.; Em_sp - *Emese* sp.; Eu_he_he - *Euptoieta hegesia hegesia*; Eu_el_fl - *Eurema elathea flavescens*; Ge_sp - *Gesta* sp.; He_ha - *Hemiargus hanno*; He_th_br - *Heraclides thoas brasiliensis*; He1 - Hesperiiidae 1; He2 - Hesperiiidae 2; He3 - Hesperiiidae 3; He4 - Hesperiiidae 4; He5 - Hesperiiidae 5; He6 - Hesperiiidae 6; Ju_ev_ev - *Junonia evarete evarete*; Le_ca - *Leptotes cassius*; Le_ca_ca - *Leptotes cassius cassius*; Li_ca - *Libytheana carinenta*; Ly1 - Lycaenidae 1; Ly_te_te - *Lyropteryx terpsichore terpsichore*;

Ma1 - mariposa 1; Ma2 - mariposa 2; Ni_sc - *Nicolaea schausa*; Ni_sp - *Nicolaea* sp.; Pa_lu_lu - *Panoquina lucas lucas*; Pa_sp - *Panoquina* sp.; Ph_in - *Pharneuptychia innocentia*; Ph_se_ma - *Phoebis sennae marcellina*; Po_po - *Pompeius pompeius*; Py_ni_te - *Pyrisitia nise tenella*; Rh_sp - *Rhamma* sp.; Sa1 - Satyrinae 1; St_bu_bu - *Strymon bubastus bubastus*; St_cr - *Strymon crambusa*; St_mu - *Strymon mulucha*; St_ru - *Strymon rufofusca*; Sy_sp - *Symmachia* sp.; Th_tr - *Theritas triquetra*; Va_br - *Vanessa braziliensis*; Va_my - *Vanessa myrinna*; Vi_an - *Vidius Anna*; Wa_pr - *Wallengrenia premnas*; Yp_ma - *Ypthimoides manasses*. As siglas e os nomes das respectivas plantas são: Ag_em - *Agrianthus empetrifolius*; As_fo - *Aspilia foliosa*; As1 - Asteraceae 1; As2 - Asteraceae 2; As3 - Asteraceae 3; As4 - Asteraceae 4; Ba_re - *Baccharis retusa*; By_sp - *Byrsonima* sp.; Ca_as - *Calliandra asplenioides*; Ca_fu - *Calliandra fuscipila*; Ca_hi - *Calliandra hirsuticaules*; Ca_sp - *Calyptanthes* sp.; De_sp - *Declieuxia* sp.; Mi_no - *Microlicia* cf. *nobliakii*; Ch_dí_gr - *Chamaecrista disvauxii* var. *gramínea*; Cl_sp - *Clidemia* sp.; Co_br - *Coccoloba brasiliensis*; Cr_be - *Croton betulaster*; Cr_ti - *Croton timandroides*; Cr_ve - *Croton velutinus*; Cu_sp2 - *Cuphea* sp. 2; Cu_sp3 - *Cuphea* sp. 3; Cu_sp1 - *Cuphea* sp. 1; Ec_in - *Echinolaena inflexa*; Er_ca - *Eremanthus capitatus*; Ga_sp - *Gaylussacia* sp.; Ma_ta - *Marcetia* cf. *taxifolia*; Ma_ha - *Marcetia harleyi*; Me1 - Melastomataceae 1; Me2 - Melastomataceae 2; Mi_no - *Microlicia* cf. *noblickii*; Mi_co - *Mimosa cordistipula*; Pa_pu - *Paepalanthus* cf. *pulchellus*; Pa_sp - *Palicaurea* sp.; Ph_kl - *Phyllanthus klotzchvanus*; Ri_sp - *Richterago* sp.; Si_im - *Siphio camphilus imbricatus*; Sm_sp - *Smilax* sp.; St_ra - *Stachytarphita radlkoferiana*; Verb - Verbanaceae; Wa_sp. - *Waltheria* sp.

31.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Regressões lineares múltiplas entre modularidade, aninhamento e especialização (variáveis resposta) e altitude e latitude de redes de interação entre plantas e borboletas visitantes florais para redes coletadas ao longo do globo. _____ 33

Tabela 2: Características das 15 redes analisadas ao longo do globo e das quatro redes do presente estudo. A letra "A" representa a quantidade de espécies de lepidópteros; a letra "P" representa a espécies de plantas e "I" representa o número de interações na rede. ____ 34

RESUMO

A abordagem do estudo de redes complexas utilizada para as redes de interações permite a identificação de propriedades emergentes tais como o aninhamento, modularidade e especialização. Nesse sentido, propomos a hipótese de que redes de interações entre borboletas visitantes florais e plantas em altas altitudes serão caracterizadas por poucas espécies, com baixa seletividade alimentar. Nossas expectativas são de que, ao longo de uma montanha (nível local), tais redes serão 1) menos modulares; 2) menos aninhadas e 3) compostas por espécies generalistas na região do topo, quando comparadas com redes localizadas nas regiões mais basais. Esperamos encontrar esse mesmo padrão ao avaliar redes descritas em diferentes altitudes ao longo do globo (nível global). Realizamos o estudo utilizando dois níveis organizacionais: local e global. O nível local envolveu dois morros situados na Chapada Diamantina e para cada morro, duas altitudes. O nível global envolveu redes de interações em várias partes do mundo com altitudes diferentes. Para cada rede avaliamos a associação entre altitude, modularidade, aninhamento e especialização. Nenhuma das três métricas de rede revelou mudança consistente em relação às duas altitudes dos morros ou mesmo para a avaliação global. Desta forma, a estrutura de redes de interação entre borboletas visitantes florais e plantas não responde a variações de altitude, o que nos resta entender quais os fatores que podem ser determinantes para essa interação.

Palavras-chave: Interação inseto-planta; Borboletas; Altitude; Chapada Diamantina.

ABSTRACT

The approach to the study of complex networks used for networks of interactions allows the identification of emergent properties such as nestedness, modularity and specialization. Consequently, we hypothesize that mutualistic networks between plants and butterflies visiting flowers in higher altitudes are characterized by few species, with low feeding selectivity. We developed the study using two organizational levels: local and global. The local level comprised mutualistic networks in two hills located in the Chapada Diamantina. The global level comprised mutualistic networks in different regions of the globe. For each network, we evaluated the relationship between altitude, modularity, nestedness and specialization. No network metric showed a consistent change associated with altitudinal variation, not in the local and global levels. Thus, the structure of interaction networks between butterflies visiting the flowers and plants does not respond to changes in altitude, what we are left to understand what factors may be determinants for this interaction.

Key words: Insect-plant interactions; Butterflies; Altitude; Chapada Diamantina.



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Augusto dos Santos Oliveira Júnior

Redes de interações entre plantas e borboletas visitantes florais em gradiente altitudinal

Feira de Santana – BA

2013

INTRODUÇÃO

Os meios pelos quais diferentes espécies interagem entre si e com o ambiente podem determinar a forma como as comunidades são organizadas (PIANKA 1973; RICKLEFS 2003). No que diz respeito a essa organização, três características são comumente usadas para inferir sobre quais processos são responsáveis por ela: a riqueza de espécies, a abundância relativa de cada uma e a composição de espécies (VÁZQUEZ *et al.* 2009). A riqueza de espécies é a quantidade de espécies observadas ou estimadas dentro de uma área (GASTON 2000). Em geral, quanto maior o número de espécies, maior o número de interações entre elas (VÁZQUEZ *et al.* 2009). A abundância relativa permite avaliar diferenças de abundância entre as espécies e inferir quais podem ser dominantes em uma determinada comunidade (MORIN 1999). Por fim, a composição de espécies representa a identidade de cada espécie em uma comunidade e permite avaliar interações entre espécies em particular, como padrões de co-ocorrência ou de exclusão (RAMIREZ 2004).

Apesar de permitir a inferência de alguns processos estruturadores das comunidades, o uso de métricas como riqueza, abundância relativa e composição não possibilita avaliar padrões de interações entre pares de espécies na comunidade em geral (MORIN 1999). Em particular, dentro de uma comunidade, diferentes papéis funcionais podem ser atribuídos às espécies (GUIMERÀ & AMARAL 2005), isso pode determinar a importância de cada espécie dentro da comunidade. Para permitir a avaliação dessas informações de forma mais detalhada, tem se utilizado análises baseadas na teoria de redes complexas (BASCOMPTE *et al.* 2003; BASCOMPTE 2007). O uso de redes complexas permite uma representação do perfil de uma comunidade baseada nas interações existentes entre as espécies (BASCOMPTE *et al.* 2003). Tal abordagem possibilita a determinação de propriedades emergentes das redes de interação como o aninhamento (ATMAR & PETERSON 1993; BASCOMPTE *et al.* 2003), modularidade (OLESEN *et al.* 2007) e a especialização. O aninhamento em uma comunidade ocorre quando espécies de um grupo (ex.: polinizadores ou plantas) com poucas interações (especialistas) interagem preferencialmente com espécies de outro grupo (ex.: plantas ou polinizadores) que apresentam um grande conjunto de interações (generalistas) (BASCOMPTE *et al.* 2003; LEWINSOHN *et al.* 2006; BASCOMPTE 2010; FORTUNA *et al.* 2010). A modularidade, por sua vez, ocorre quando o número de ligações em um conjunto de espécies (chamado de módulos - FORTUNA *et al.* 2010 ou compartimentos - DICKS *et al.* 2002; KRAUSE *et*

al. 2003; BASCOMPTE 2010) é mais denso quando comparado com o número de ligações que elas possuem com outros conjuntos de espécies em uma rede (LEWINSOHN *et al.* 2006; OLESEN *et al.* 2007; BASCOMPTE 2010; MELLO *et al.* 2011). Por fim a especialização é definida a partir da quantidade de espécies que estão envolvidas em uma interação (OLLERTON & CRANMER 2002). Este padrão de interação entre espécies tem sido descrito não só para redes de visitantes florais e plantas, mas também para outros tipos de interações (STANG *et al.* 2007). Por exemplo, uma flor ao ser visitada por poucas espécies de visitantes florais é dita como especialista ou quando um predador que preda poucas presas em uma comunidade (BLÜETHGEN *et al.* 2007).

O padrão de interação entre as espécies em uma rede pode ser afetado por diferentes fatores abióticos como, velocidade do vento, intensidade de luz, temperatura e período do dia e sazonalidade (KEVAN & BAKER 1983; TOTLAND 1994). No entanto, fatores bióticos também podem afetar a estruturação das redes de interações. A riqueza de espécies de uma comunidade parece determinar o grau de aninhamento, já que comunidades com maior número de espécies tendem a ser mais aninhadas (BASCOMPTE *et al.* 2003). Em relação à modularidade, quanto maior a riqueza de espécies, maior o número de espécies periféricas nos módulos, isso os torna mais resistentes contra as perdas aleatórias de espécies, gerando menos consequências para a comunidade (MELLO *et al.* 2011). A especialização também pode ser afetada pela riqueza de uma comunidade. Em redes de polinização, por exemplo, maiores níveis de diversidade de plantas e polinizadores estão associadas a maior especialização (OLLERTON & CRANMER 2002; RAMIREZ 2004).

Uma vez que as propriedades das redes de interações possuem associações com padrões de diversidade, é esperado que elas apresentem variações associadas a padrões latitudinais. Os habitats tropicais, por exemplo, por possuírem um maior número de espécies (BASTOLLA *et al.* 2009), tendem a apresentar redes com maior aninhamento e mais conectadas (BASTOLLA *et al.* 2009). Essa maior representação do número de espécies nos trópicos pode reduzir as consequências dentro de uma comunidade em relação à perda de uma ou outra espécie (ALBERT *et al.* 2000), quando esta comunidade apresenta uma estrutura modular. Da mesma forma, nos trópicos as interações tendem a ser mais especializadas que nas regiões temperadas devido a maior diversidade de espécies tropicais (OLLERTON & CRANMER 2002).

Se as redes de interações apresentam mudanças latitudinais causadas por variações na diversidade, então, esse padrão também deveria ser observado em gradiente de altitude. Isso deveria ocorrer, porque supostamente os fatores que afetam a riqueza de espécies no gradiente latitudinal são os mesmos que atuam no gradiente altitudinal (RAHBEEK 1997; GRYTNES & VETAAS 2002). Uma vez que regiões com maior altitude tendem a ter menos espécies (STEVENS 1992) para redes de interação entre plantas e visitantes florais, a menor riqueza de espécies de plantas em regiões de maior altitude deveria favorecer espécies de visitantes florais que usem uma alta variedade de recursos, pois cada recurso em particular, deveria ser menos escasso. Esse padrão aumentaria o número de interações entre espécies, gerando redes de interações com menor modularidade, menor especialização e menor aninhamento.

As interações entre visitantes florais e as plantas, que em geral são uma interação mutualística facultativa (MELLO 2010), representam redes ecológicas complexas (OLESEN *et al.* 2007). Em particular, redes de interações entre plantas e borboletas são extremamente comuns (FONSECA *et al.* 2006). Uma vez que a ocorrência de borboletas pode ser fortemente afetada por características ambientais (ALCOCK & O'NEILL 1987; JONES *et al.* 1987; BERGMAN 2001; DENNIS 2004; DENNIS & SPARKS 2005), a estrutura de uma rede de interação entre borboletas e plantas pode mudar de acordo com a altitude. Locais de maior altitude em geral possuem condições mais adversas para as plantas e borboletas, como maior intensidade de ventos, temperaturas extremas e alta irradiação solar (DUPONT *et al.* 2003). Tais variações restringem o período de floração, bem como diminuem a riqueza de espécies de lepidópteros e plantas (SANCHEZ-RODRIGUES & BAZ 1995). Conseqüentemente, borboletas presentes em locais de maior altitude devem ser menos seletivas na escolha de plantas para serem capazes de se manter ao longo do tempo. Com isso, nossa justificativa é desvincular efeitos causais associados à altitude. Nesse sentido, propomos a hipótese de que redes de interações entre borboletas visitantes florais e plantas em altas altitudes serão caracterizadas por poucas espécies, sendo que espécies de borboletas serão pouco seletivas quanto ao recurso floral visitado. Nossas expectativas são de que, ao longo de uma montanha (nível local), tais redes serão 1) menos modulares; 2) menos aninhadas e 3) compostas por espécies generalistas na região do topo, quando comparadas com redes localizadas nas regiões mais basais.

Esperamos encontrar esse mesmo padrão ao avaliar redes descritas em diferentes altitudes ao longo do globo (nível global).

MATERIAL E MÉTODOS

Para realização deste trabalho, nós selecionamos dois níveis espaciais de análise. No nível local, avaliamos as redes de interação em duas altitudes diferentes ao longo de dois morros na Chapada Diamantina. No nível global, nós coletamos informações sobre redes de interações entre plantas e borboletas localizadas em várias partes do mundo com diferentes altitudes.

Área de estudo (nível local)

Conduzimos o estudo em uma porção da Serra do Espinhaço conhecida como Chapada Diamantina, Bahia, Brasil (figura 1). A chapada é um complexo montanhoso com muitos morros que apresentam altitudes superiores a 1000 m acima do nível do mar. Ela está localizada entre os paralelos 10° 43' S e 14° 20' S e os meridianos 40° 40' O e 43° 00' O. Nos morros de maior altitude ocorrem as paisagens de campos rupestres, cuja vegetação possui um estrato de ervas, sub-arbustos e arbustos. O entorno do campo rupestre é fortemente influenciado pela altitude e pelas características edafoclimáticas locais. Como consequência, no entorno podem ocorrer vegetação típica de caatinga, cerrados e florestas estacionais, compondo um mosaico de fitofisionomias (HARLEY 1995; GIULIETTI *et al.*, 1996). Segundo a classificação de Köppen o clima na região é maior elevação tropical (Cwa), caracterizado por verões frescos e uma estação seca.

Dentro da região do Parque Nacional da Chapada Diamantina, nós escolhemos dois morros para a realização do estudo. O morro da Cachoeira da Fumaça (12° 36' 21,1" S e 41° 28' 59,4" O) e o morro do Candombá (12° 37' 46,5" S e 41° 30' 17,5" O). Ambos encontram-se localizados no Vale do Capão, distrito de Palmeiras – BA (figura 1) e estão distantes um do outro por 3.535 Km.

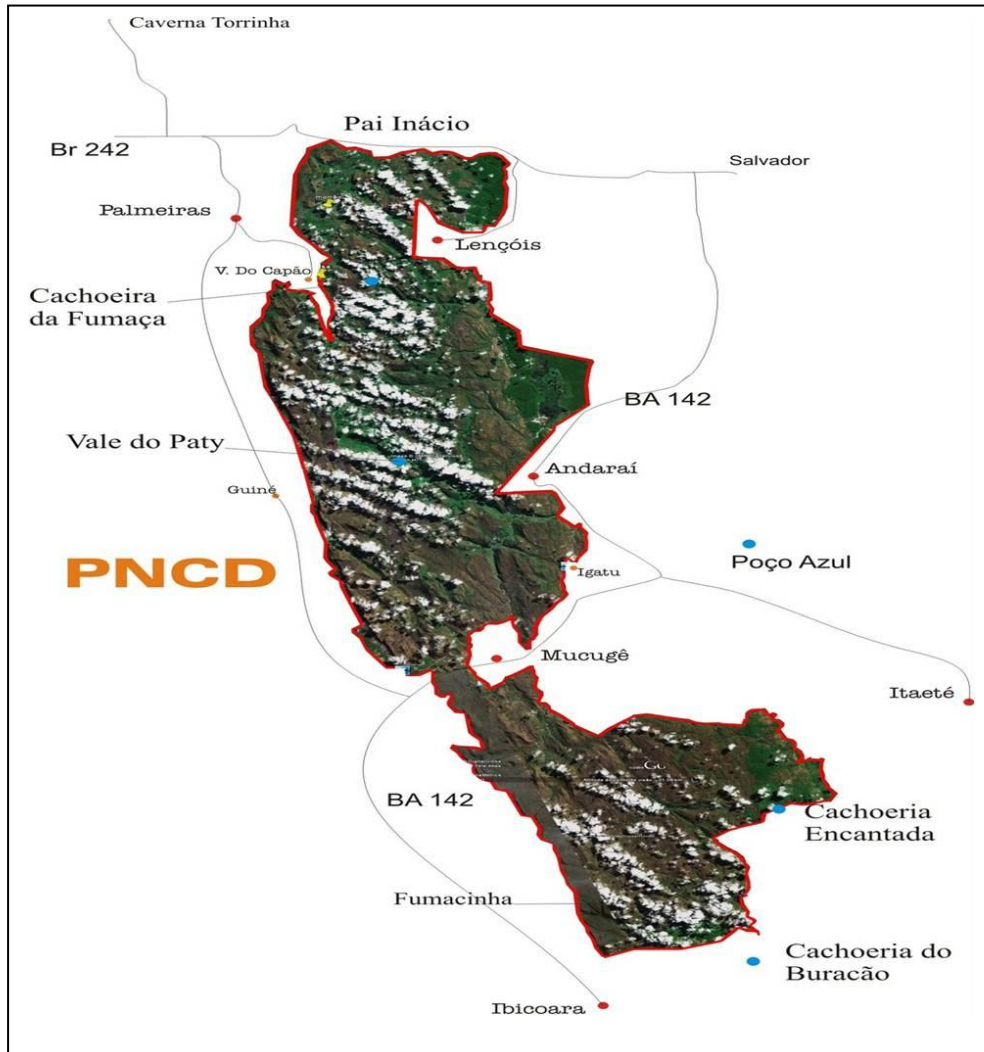


Figura 1: Parque Nacional da Chapada Diamantina – PNCD e localização do Vale do Capão, Palmeiras – BA.

Método de amostragem no nível local

Em cada morro analisamos quatro parcelas diferentes (50 x 25 m cada): duas na parte intermediária (a uma altura de 1000 m em relação ao nível do mar) e duas no topo (a uma altura de 1300 m). Definimos essas duas altitudes pelo fato da base dos morros começarem com uma altitude de 800 m anm e também porque supostamente a altura intermediária apresenta a maior riqueza de espécies, pois combina espécies típicas das regiões mais baixas e espécies típicas dos topos de morro, enquanto as cotas mais altas deveriam apresentar as menores riquezas (STEVENS 1992; SANDERS 2002).

Realizamos sete viagens a campo no período de 15 de dezembro de 2011 a 02 de outubro de 2012. Em cada parcela havia uma pessoa responsável pelas observações e coletas e desempenhamos esses dois procedimentos entre 08:00 h e 16:00 h. Para cada observação estipulamos um período de 10 min (totalizando 108 h de observações). Durante esse intervalo de tempo, observamos várias plantas com flores simultaneamente. Passados os 10 min mudávamos de localização dentro da parcela para cobrir outra parte da mesma. Durante a observação, coletamos as borboletas que pousaram nas flores das plantas. Depois de capturadas com rede entomológica, as depositávamos em envelopes entomológicos para posterior identificação das espécies. Realizamos as observações das plantas e possíveis coletas dos lepidópteros mesmo em períodos nublados ou chuvosos. Durante o período em que permanecíamos em campo, anotamos a temperatura em intervalos de uma hora, bem como se o tempo estava ensolarado, pouco nublado, nublado ou com chuva. Depositamos os lepidópteros e o material botânico na coleção Entomológica Prof. Johann Becker do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZFS) e no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS), respectivamente.

Método de amostragem no nível global

Nós utilizamos outras 15 redes de visitação entre lepidópteros e plantas para analisar a estrutura da rede de algumas comunidades localizadas em várias partes do mundo. Procuramos artigos que continham interações entre lepidópteros e plantas, que fossem em diferentes localidades e principalmente em diferentes altitudes. A base de dados utilizada foi encontrada disponível no site <http://www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/index.html>. Dentro deste site, encontramos e selecionamos informações sobre redes de artigos publicados considerando apenas as interações que envolviam lepidópteros e plantas com flores. Para cada rede registramos a altitude onde o estudo foi realizado. Quando os valores de altitude não eram fornecidos nos artigos, procuramos informações sobre a altitude em artigos de revisão que os citavam ou buscamos o valor da altitude do local de estudo diretamente na internet. Também registramos a latitude das 15 redes de interações dos artigos onde cada estudo foi desenvolvido.

Análise dos dados

Primeiramente confeccionamos uma matriz de adjacência para cada parcela (JORDANO *et al.* 2003) contendo dados de presença/ausência para a visitação de cada espécie de borboleta em cada espécie de planta. A partir destas matrizes, calculamos valores para a modularidade, aninhamento e especialização.

Para avaliar a chance dos valores de modularidade obtidos em cada parcela serem gerados apelo acaso, realizamos 999 aleatorizações de cada matriz de interação no programa R (R Development core Team 2008), contando que a matriz original torna-se a milésima. Para calcular o índice de modularidade, usamos o programa Netcarto (GUIMERÁ & AMARAL 2005a; GUIMERÁ & AMARAL 2005b). No entanto, esse programa foi originalmente criado para trabalhar com redes unipartidas. Como nossa rede de interação é bipartida, usamos o Netcarto Combo (FLÁVIA MARQUITTI 2010), que é uma modificação do programa Netcarto, e que permite rodar os dados de uma matriz bipartida.

Calculamos o aninhamento usando a métrica NODF fornecida no programa ANINHADO (GUIMARÃES & GUIMARÃES 2006; ALMEIDA-NETO *et al.* 2008). Para avaliar a chance dos valores de NODF de cada rede serem gerados pelo acaso, realizamos 999 aleatorizações das matrizes referentes a cada rede e comparamos o valor de NODF real com a distribuição nula dos valores de NODF gerados pelas aleatorizações. Para as aleatorizações mantivemos constante o número total de interações entre as espécies. Para a especialização, os cálculos da rede de cada área foram gerados no programa Dieta (ARAÚJO *et al.*, 2008).

Para as redes obtidas na escala global também calculamos os índices de modularidade, aninhamento e especialização. Em seguida, realizamos regressões lineares múltiplas entre o índice de modularidade, aninhamento e especialização (variáveis resposta), a latitude e a altitude (variáveis explicativas). Realizamos essas análises no programa R (R Development core Team 2008).

RESULTADOS

Das 51 espécies de lepidópteros coletados em ambos morros (as espécies que se repetiram na mesma altitude foram contadas como uma), observamos 29 apenas na altitude de 1000 m anm, 15 na altitude de 1300 m anm e sete espécies coletamos em ambas as altitudes amostradas. Das 40 espécies vegetais (mesmo procedimento feito para os lepidópteros), 23 foram coletadas apenas a 1000 m anm, 14 a 1300 m anm e três espécies registramos em ambas as altitudes amostradas (Figura 2).

O número total de lepidópteros no morro do Candombá foi 94 indivíduos. Deste total, 62 ocorreram na altitude de 1000 m e 32 na altitude de 1300 m. O morro apresentou um total de 41 espécies de borboletas. Na altitude de 1000 m, capturamos 29 espécies de lepidópteros em 18 espécies de plantas com flores. Registramos 62 interações entre plantas com flores e borboletas. A borboleta mais frequente foi *Badecla badaca* (Lycaenidae) com 16 visitas (figura 2). A planta mais visitada foi *Agrianthus empetrifolius* (Asteraceae), recebendo 19 visitas (figura 3). Na altitude de 1300 m capturamos 12 espécies de borboletas em 10 espécies de plantas com flores e o número de interações foi de 32. A borboleta e a planta com maior representação foram as espécies *Strymon bubastus bubastus* (Lycaenidae) e *Waltheria* sp. (Malvaceae), com seis e dez interações (figuras 4 e 5, respectivamente), respectivamente.

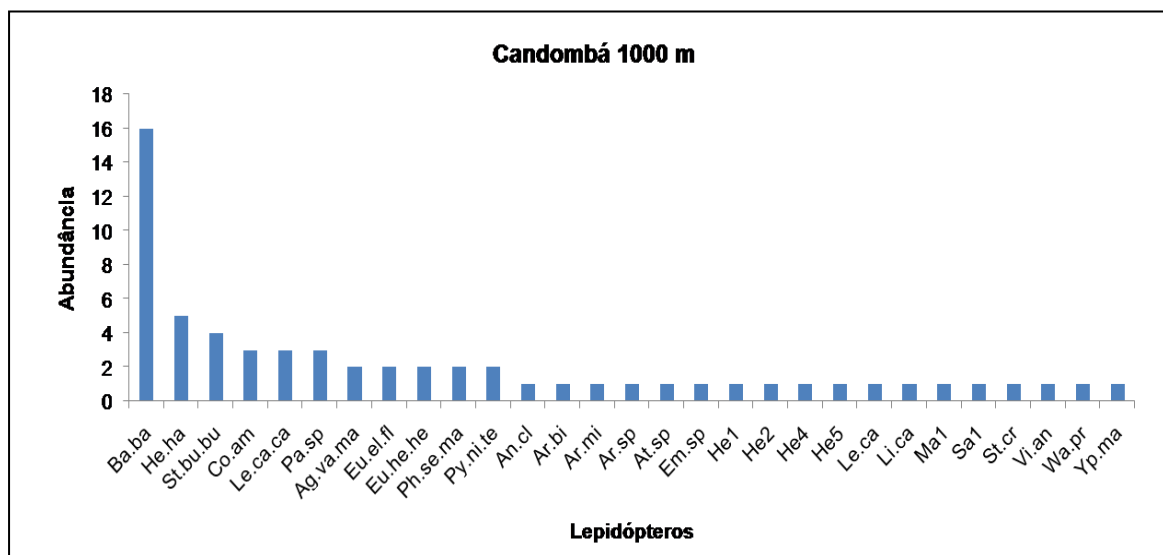


Figura 2: Gráfico da abundância relativa dos lepidópteros coletados no morro do Candombá na altitude de 1000 m.

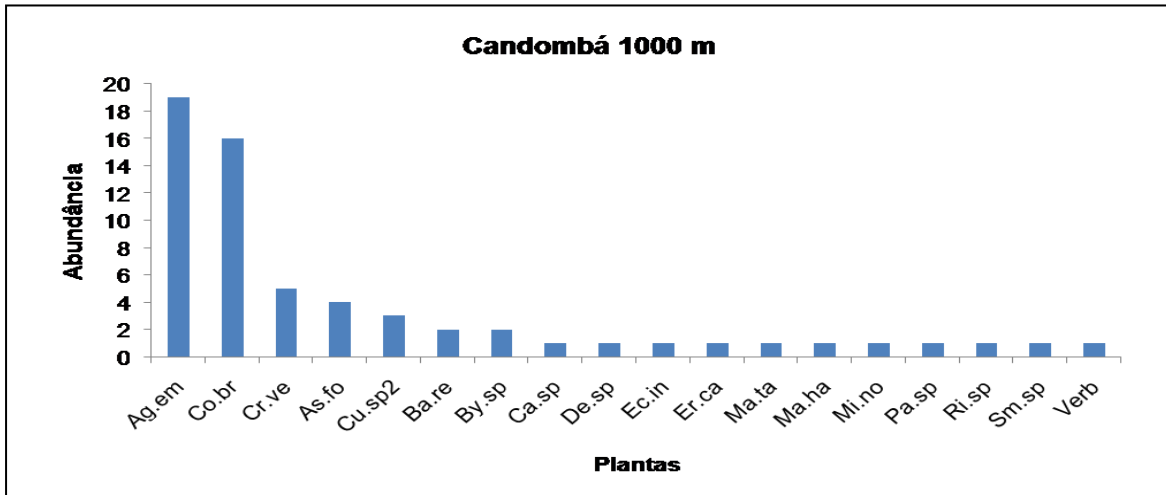


Figura 3: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1000 m.

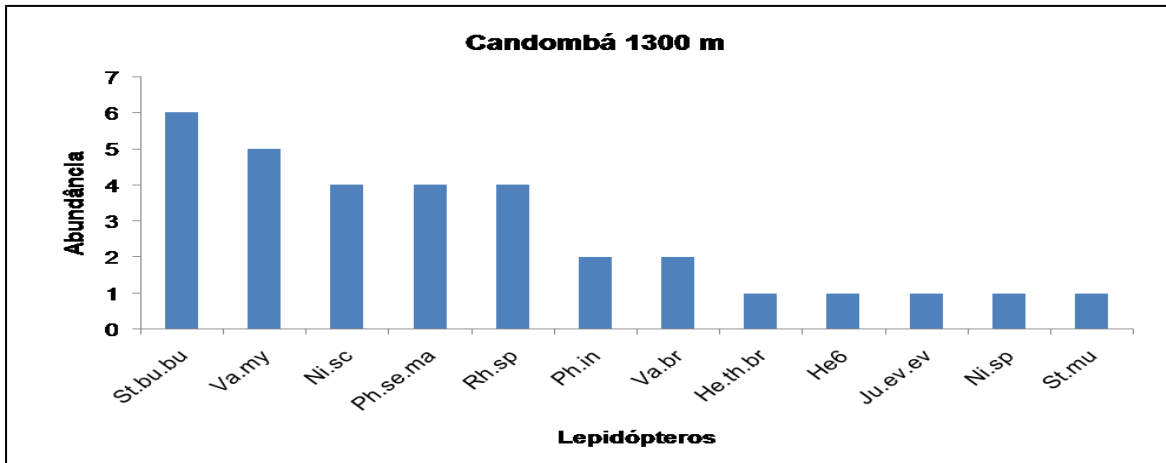


Figura 4: Gráfico da abundância relativa dos lepidópteros coletados no morro do Candombá na altitude de 1300 m.

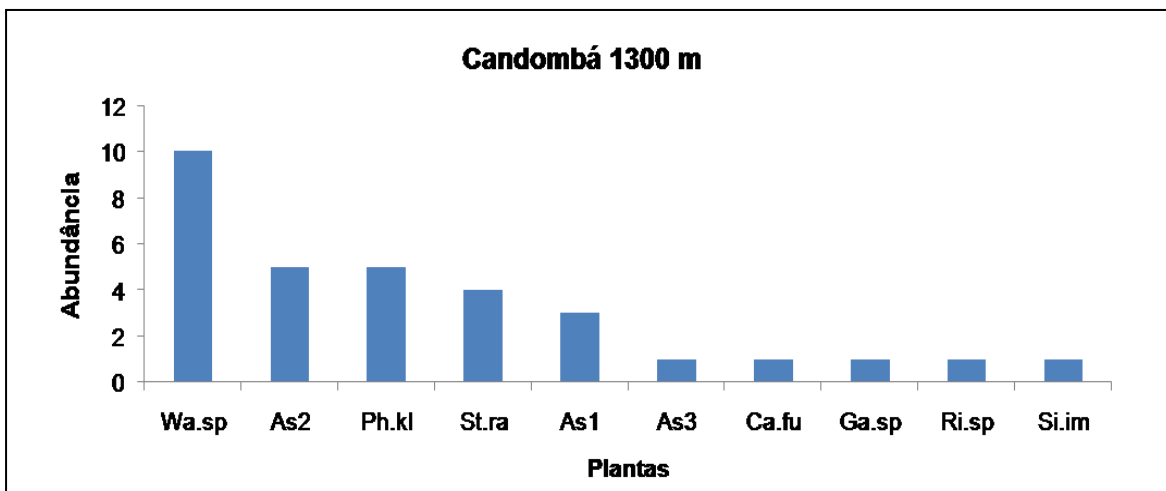


Figura 5: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1300 m.

No morro da Cachoeira da Fumaça capturamos 42 indivíduos de lepidópteros, sendo 23 na altitude de 1000 m e 19 a 1300 m. Na altitude de 1000 m, registramos 23 interações entre 12 espécies de borboletas e 13 espécies de plantas com flores. A borboleta *Pharneuptychia innocentia* (Nymphalidae) apresentou nove visitas (figura 6), enquanto a planta *Aspilia foliosa* (Asteraceae) foi a que recebeu o maior número de visitas, sendo cinco no total (figura 7). Na altitude de 1300 m, registramos 13 espécies de lepidópteros visitando um total de oito espécies de plantas, gerando 19 interações. A borboleta *Strymon bubastus bubastus* foi a que apresentou o maior número de interações, cinco no total (figura 8) e a planta mais visitada foi *Croton timandroides* (Euphorbiaceae) com seis interações (figura 9).

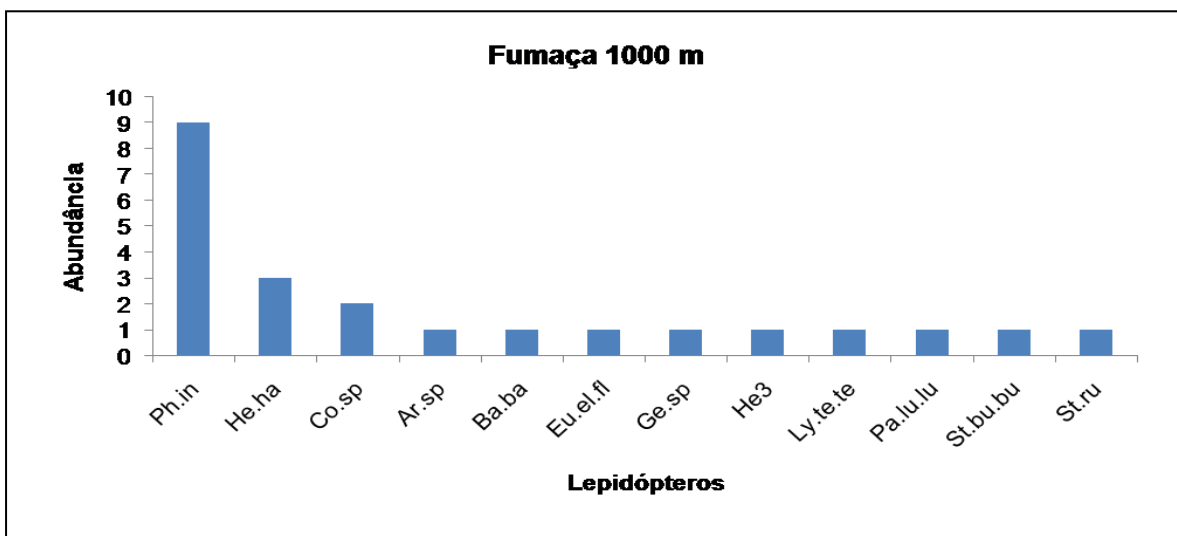


Figura 6: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1300 m.

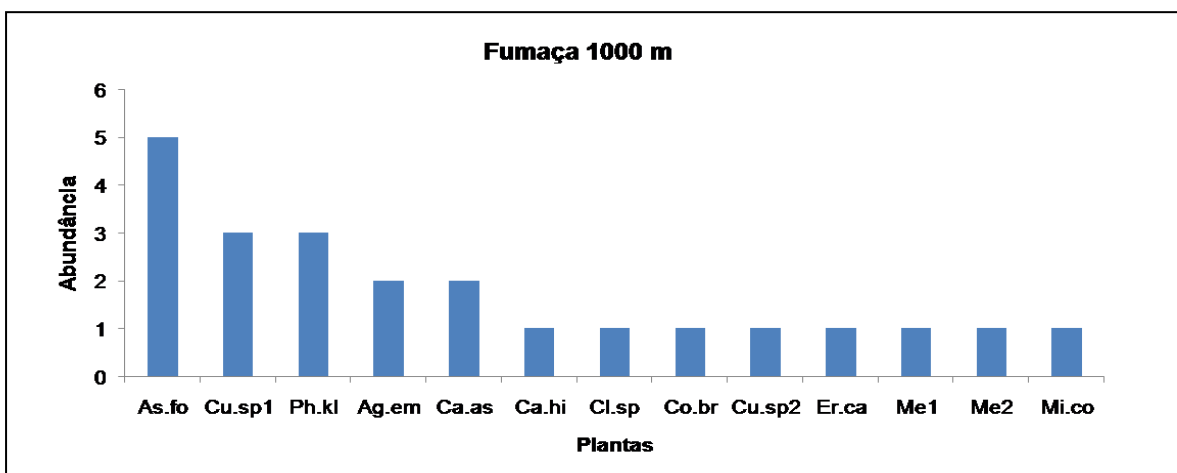


Figura 7: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1300 m.

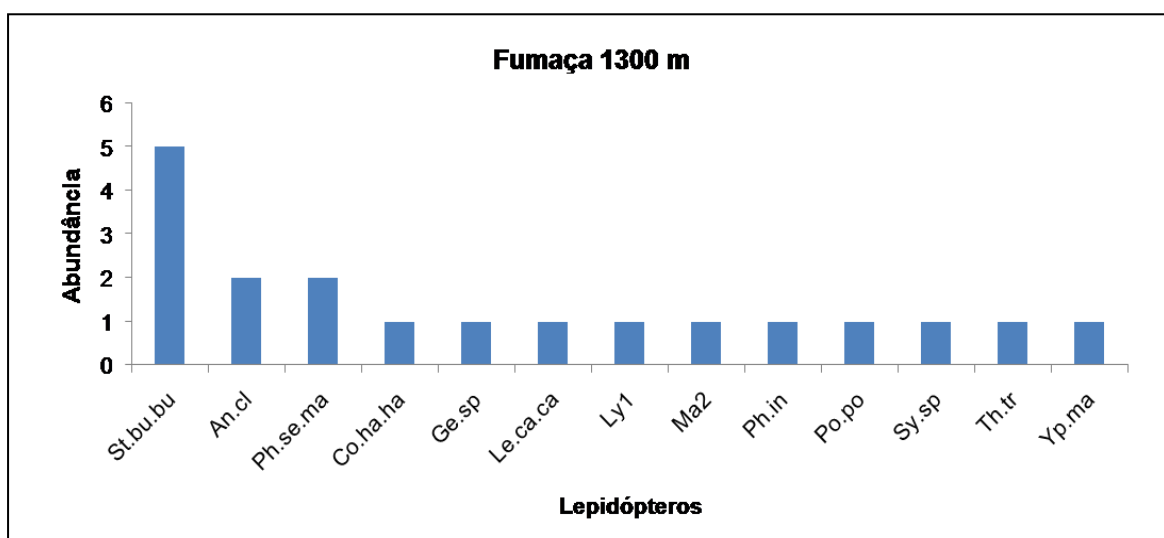


Figura 8: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1300 m.

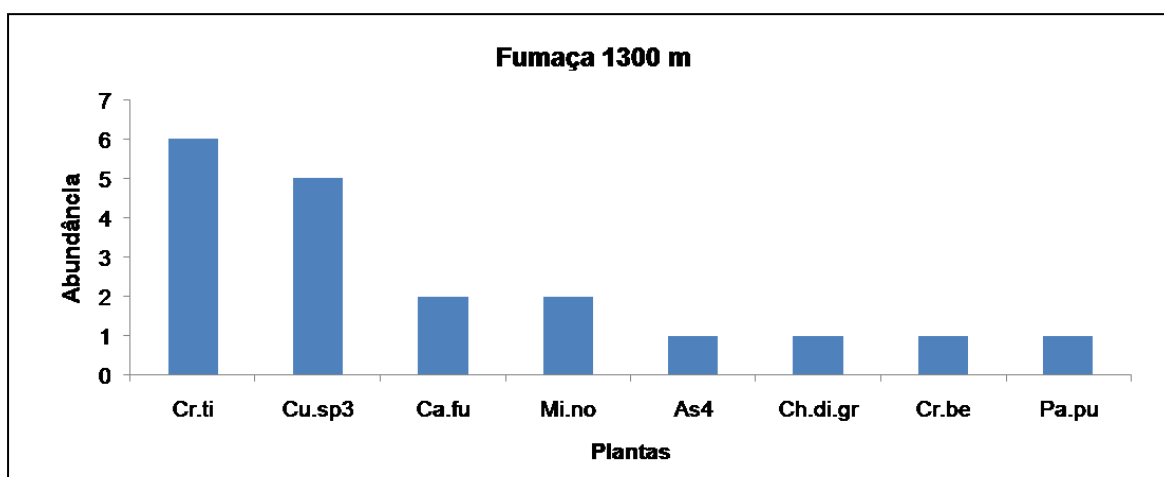


Figura 9: Gráfico da abundância relativa das plantas coletadas no morro do Candombá na altitude de 1300 m.

As redes para o cálculo da modularidade mostraram que apenas a altitude de 1300 m no morro da Cachoeira da Fumaça apresentou estrutura modular ($M=0,773$; $p<0,001$: figura 10). Esse tipo de estrutura não ocorreu nas outras parcelas (Cachoeira da fumaça com 1000 m - $M=0,661$; $p=0,08$; Morro do Candombá com 1000 m - $M=0,611$; $p=0,06$; Morro do Candombá com 1300 m - $M=0,710$; $p=0,09$). Nenhuma das redes apresentou estrutura aninhada diferente do esperado pelo acaso. Para a altitude de 1300 m o valor de NODF foi 16,82 ($p=0,63$) no morro do Candombá e 4,25 ($p=0,97$) no Morro da Cachoeira da Fumaça. Para a altitude de 1000 m, os valores de NODF foram 10,42 ($p=0,44$) e 12,73 ($p=0,69$) para o morro do Candombá e morro da Cachoeira da Fumaça, respectivamente. Quanto a especialização, o morro do Candombá apresentou o valor $E=0,868$ ($p=0,42$) para a altitude de 1000 m e $E=0,859$ ($p=0,50$) para a altitude de 1300 m. O morro da Cachoeira

da Fumaça apresentou o valor de especialização de $E=0,955$ ($p=0,044$) para a altitude de 1000 m e $E=0,910$ ($p<0,001$) para a altitude de 1300 m.

Os resultados dos índices de modularidade, aninhamento e especialização, além dos valores das altitudes e latitudes e outros fatores para as 15 redes do nível global e das quatro redes do estudo estão na tabela 1.

Os resultados das regressões múltiplas para as 15 redes do nível global (tabela 2) mostraram que as variáveis explicativas (altitude e latitude) não influenciaram as variáveis respostas (modularidade, aninhamento e especialização).

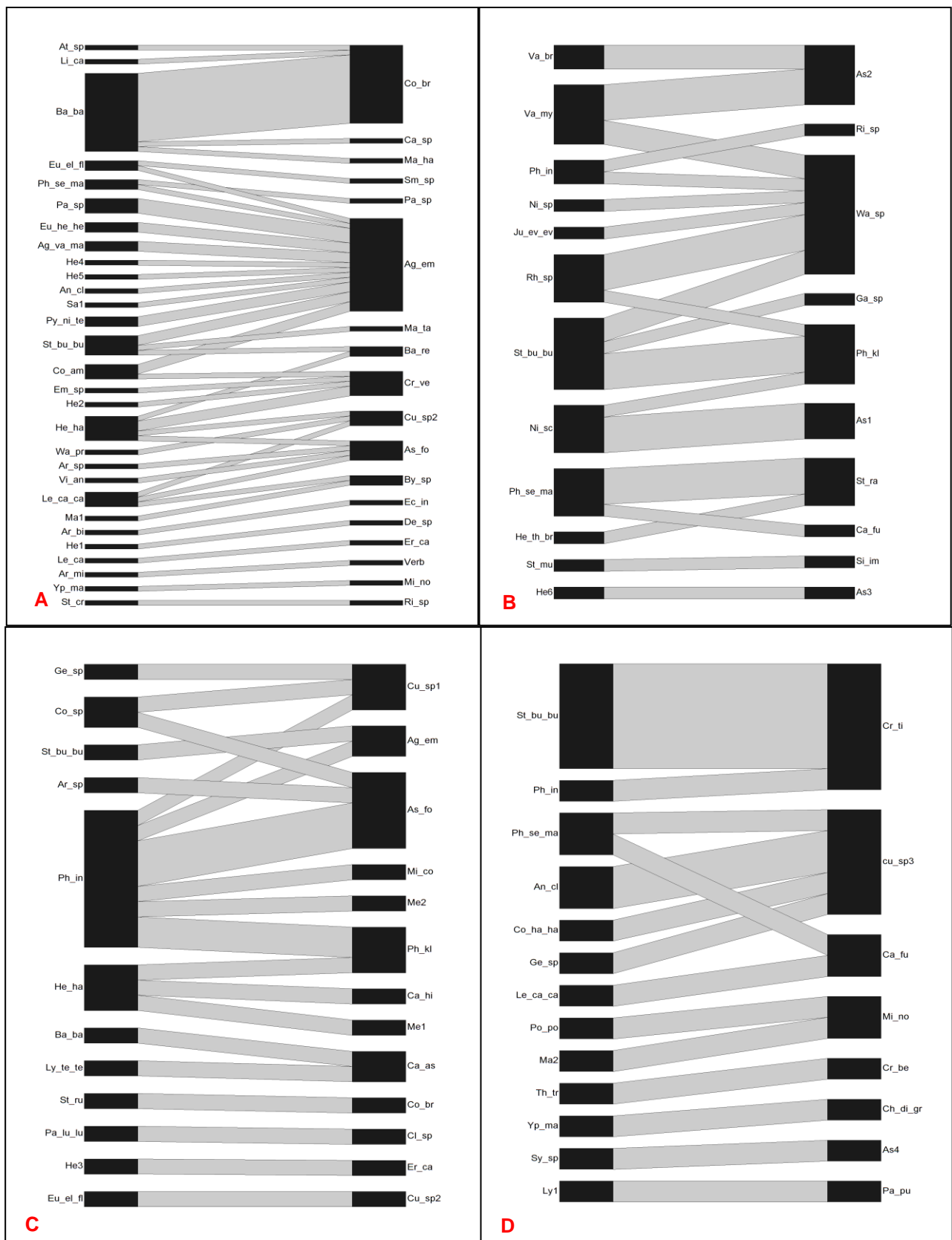


Figura 10: Estrutura das redes de lepidópteros visitantes florais no Morro do Candombá (altitude de 1000 m – A; altitude de 1300 m – B) e no Morro da Cachoeira da Fumaça (altitude de 1000 m – C; altitude de 1300 m – D). As siglas do lado esquerdo representam as espécies de lepidópteros e do lado direito representam as espécies de plantas. Os retângulos pretos são referentes às espécies de

lepidópteros e plantas e sua espessura é referente ao número de registros da espécie. As linhas cinza são referentes às interações entre as espécies e a espessura de cada ligação é referente ao número de interações entre os indivíduos. As siglas e os nomes dos respectivos representantes para os lepidópteros são: Ag_va_ma - *Agraulis vanillae maculosa*; An_cl - *Anteos clorinde*; Ar_bi - *Arawacus binangula*; Ar_mi - *Aricoris middletoni*; Ar_sp - *Aricoris* sp.; At_sp - *Atlides* sp.; Ba_ba - *Badecla badaca*; Co_am - *Codatractus aminias*; Co_ha_ha - *Cogia hassan Hassan*; Co_sp - *Copaeodes* sp.; Em_sp - *Emese* sp.; Eu_he_he - *Euptoieta hegesia hegesia*; Eu_el_fl - *Eurema elathea flavescens*; Ge_sp - *Gesta* sp.; He_ha - *Hemiargus hanno*; He_th_br - *Heraclides thoas brasiliensis*; He1 - Hesperiidae 1; He2 - Hesperiidae 2; He3 - Hesperiidae 3; He4 - Hesperiidae 4; He5 - Hesperiidae 5; He6 - Hesperiidae 6; Ju_ev_ev - *Junonia evarete evarete*; Le_ca - *Leptotes cassius*; Le_ca_ca - *Leptotes cassius cassius*; Li_ca - *Libytheana carinenta*; Ly1 - Lycaenidae 1; Ly_te_te - *Lyropteryx terpsichore terpsichore*; Ma1 - mariposa 1; Ma2 - mariposa 2; Ni_sc - *Nicolaea schausa*; Ni_sp - *Nicolaea* sp.; Pa_lu_lu - *Panoquina lucas lucas*; Pa_sp - *Panoquina* sp.; Ph_in - *Pharneuptychia innocentia*; Ph_se_ma - *Phoebis sennae marcellina*; Po_po - *Pompeius pompeius*; Py_ni_te - *Pyrisitia nise tenella*; Rh_sp - *Rhamma* sp.; Sa1 - Satyrinae 1; St_bu_bu - *Strymon bubastus bubastus*; St_cr - *Strymon crambusa*; St_mu - *Strymon mulucha*; St_ru - *Strymon rufofusca*; Sy_sp - *Symmachia* sp.; Th_tr - *Theritas triquetra*; Va_br - *Vanessa brasiliensis*; Va_my - *Vanessa myrina*; Vi_an - *Vidius Anna*; Wa_pr - *Wallengrenia premas*; Yp_ma - *Ypthimoides manasses*. As siglas e os nomes das respectivas plantas são: Ag_em - *Agrianthus empetrifolius*; As_fo - *Aspilia foliosa*; As1 - Asteraceae 1; As2 - Asteraceae 2; As3 - Asteraceae 3; As4 - Asteraceae 4; Ba_re - *Baccharis retusa*; By_sp - *Byrsonima* sp.; Ca_as - *Calliandra asplenoides*; Ca_fu - *Calliandra fuscipila*; Ca_hi - *Calliandra hirsuticaules*; Ca_sp - *Calyptranthes* sp.; De_sp - *Declieuxia* sp.; Mi_no - cf. *Microlicia noblickii*; Ch_di_gr - *Chamaecrista disvauxii* var. gramínea; Cl_sp - *Clidemia* sp.; Co_br - *Coccoloba brasiliensis*; Cr_be - *Croton betulaster*; Cr_ti - *Croton timandroides*; Cr_ve - *Croton velutinus*; Cu_sp2 - *Cuphea* sp. 2; Cu_sp3 - *Cuphea* sp. 3; Cu_sp1 - *Cuphea* sp. 1; Ec_in - *Echinolaena inflexa*; Er_ca - *Eremanthus capitatus*; Ga_sp - *Gaylussacia* sp.; Ma_ta - *Marcetia* cf. *taxifolia*; Ma_ha - *Marcetia harleyi*; Me1 - Melastomataceae 1; Me2 - Melastomataceae 2; Mi_no - *Microlicia* cf. *noblickii*; Mi_co - *Mimosa cordistipula*; Pa_pu - *Paepalanthus* cf. *pulchellus*; Pa_sp - *Palicaurea* sp.; Ph_kl - *Phyllanthus klotzchvanus*; Ri_sp - *Richterago* sp.; Si_im - *Siphio camphilus imbricatus*; Sm_sp - *Smilax* sp.; St_ra - *Stachytarphita radlkoferiana*; Verb - Verbanaceae; Wa_sp - *Waltheria* sp.

Tabela 1: Características das 15 redes analisadas ao longo do globo e das quatro redes do presente estudo. A letra "A" representa a quantidade de espécies de lepidópteros; a letra "P" representa a espécies de plantas e "I" representa o número de interações na rede.

Local	Altitude (metros)	Latitude (graus)	A	P	I	Modularidade	Aninhamento	Especialização	Fonte
Doñana Nat. Park, Spain	25	36° N	39	12	49	0,449	19,56	0,345	Herrera 1988
Black River Gorges National Park of Mauritius - Pétrin heathland plateau	700 - 800	20° S	17	32	81	0,391	43,17	0,896	Kaiser-Bunbury <i>et al.</i> , 2009
Black River Gorges National Park of Mauritius - Pétrin heathland plateau	700 - 800	20° S	30	38	105	0,494	27,68	0,918	Kaiser-Bunbury <i>et al.</i> , 2009
Hickling, Norfolk, UK	0 - 10	52° N	12	9	27	0,406	56,70	0,659	Dicks <i>et al.</i> , 2002
Hickling, Norfolk, UK	0 - 10	52° N	3	6	6	0,500	0,00	1,000	Dicks <i>et al.</i> , 2002
Bristol, England	± 59	51° N	7	9	16	0,537	12,28	0,865	Memmott 1999
Cordón del Cepo, Chile	2200 - 2600	33° S	11	20	35	0,549	20,22	0,934	Arroyo <i>et al.</i> , 1982
Cordón del Cepo, Chile	2700 - 3100	33° S	11	16	33	0,513	25,02	0,821	Arroyo <i>et al.</i> , 1982
Cordón del Cepo, Chile	3200 - 3600	33° S	8	12	22	0,447	46,53	0,715	Arroyo <i>et al.</i> , 1982
Brownfield, Illinois, USA	300	37° N	10	4	24	0,176	75,03	0,533	Schemske <i>et al.</i> , 1978
Arthur's Pass, New Zealand	900	43° S	5	7	9	0,562	16,13	0,933	Primack 1983
Cass, New Zealand	600 - 800	43° S	45	21	87	0,552	22,37	0,842	Primack 1983
Craigieburn, New Zealand	1600 - 1800	43° S	31	21	55	0,654	14,31	0,773	Primack 1983
Laguna Diamante, Mendoza, Argentina	3300	32° S	9	3	9	0,370	0,00	0,417	Medan <i>et al.</i> , 2002
Rio Blanco, Mendoza, Argentina	1900	32° S	3	4	6	0,278	33,33	0,778	Medan <i>et al.</i> , 2002
Morro do Candombá, Brasil	1000	12° S	29	18	41	0,710	10,42	0,868	este estudo
Morro do Candombá, Brasil	1300	12° S	12	10	19	0,611	16,82	0,859	este estudo
Morro da Cachoeira da Fumaça, Brasil	1000	12° S	12	13	20	0,661	12,73	0,955	este estudo
Morro da Cachoeira da Fumaça, Brasil	1300	12° S	13	8	14	0,773	4,25	0,910	este estudo

Tabela 2: Regressões lineares múltiplas entre modularidade, aninhamento e especialização (variáveis resposta) e altitude e latitude de redes de interação entre plantas e borboletas visitantes florais para redes coletadas ao longo do globo.

Variável resposta	Variável explicativa	Inclinação	r ² parcial	F	gl	p
Modularidade	Altitude	-1.430e-05	<0,001	0,0003	1,16	0,987
	Latitude	-4.248e-03	0,15	2,8516	1,16	0,111
Aninhamento (NODF)	Altitude	-0,001850	0,017	0,2853	1,16	0,601
	Latitude	0,185266	0,016	0,2681	1,16	0,612
Especialização	Altitude	-3,144e-05	0,014	0,2433	1,16	0,629
	Latitude	-3,312e-03	0,059	1,0239	1,16	0,327

DISCUSSÃO

A diferença na riqueza de espécies entre as altitudes no nível local demonstrou a tendência de diminuição apenas para o morro do Candombá, talvez isso possa ter acontecido por causa da queimada ocorrida no morro do Candombá durante a pesquisa. Além disso, apesar da diferença da altitude entre as duas cotas local ter sido de apenas 300 m, nós encontramos algumas espécies de borboletas e plantas exclusivamente em uma referida altitude, demonstrando que a sua presença em determinado local, de fato, pode estar associada à altitude do morro. No entanto, para ambos os morros a ausência de mudança na modularidade, aninhamento e especialização indica que as redes não são afetadas por variações de altitude. Da mesma forma, espécies que ocorrem exclusivamente nas cotas mais altas não parecem apresentar padrões de especialização diferentes das espécies que ocorrem nas altitudes intermediárias, indicando que a riqueza de espécies e a altitude não afetam a forma como elas interagem com as plantas. A falta de literatura adequada sobre o assunto acabou dificultando um pouco nosso entendimento, no entanto, isso acabou nos incentivando ainda mais.

Ao analisar as redes, tanto no nível local quanto global, pudemos notar que as redes não mostraram variação em suas estruturas, apresentando o mesmo tipo de padrão de

interação. Apesar de o nível global ter apresentado uma variação de altitude alta, o padrão estrutural das redes não variou em função dela, o que indica que é improvável que nossos resultados em nível local tenham sido afetados por causa da pequena diferença de altitude em que se encontravam as parcelas. Fatores como as condições ambientais podem afetar, por exemplo, a atividade do vôo, reduzindo o tempo ou o número de visitas (KEVAN & BAKER 1983). Talvez esses fatores sejam mais importantes para a manutenção da rede do que a própria riqueza de espécies. Com relação aos padrões de especialização, é possível que as espécies que ocorrem nos topos apresentem outras estratégias para evitar a falta de recursos. Em algumas espécies de borboletas quando o período não está favorável para a emergência dos adultos, as larvas entram em diapausa até o momento em que os recursos se tornem disponíveis (GARCIA-BARROS 2000). Talvez esta seja uma das estratégias adotadas pelas borboletas em topos de morros.

Um fato interessante que ocorreu na análise de uma das métricas (especialização) foi que o morro com a menor riqueza de espécies (morro da Cachoeira da Fumaça), teve um nível de especialização maior em comparação com o que teve maior riqueza de espécies. Se a especialização para a altitude seguisse o padrão previsto pela teoria em relação a latitude (OLLERTON & CRANMER 2002), o padrão oposto deveria ter sido observado. Eventualmente o padrão de especialização pode ser determinado mais pela filogenia do grupo (ocorrendo então em função da identidade das espécies) do que pela riqueza em si.

Se a estrutura de rede de interação entre borboletas visitantes florais e plantas não responde a variação de altitude, resta entender quais fatores podem ser determinantes para essa interação. Eventualmente, a presença de plantas que são utilizadas como hospedeiras para a fase larval das borboletas também pode ser um dos atributos para esse tipo de interação, pois há uma forte dependência de algumas espécies de borboletas com suas plantas hospedeiras (RITTER *et al.* 2011).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBERT, R., JEONG, H. & BARABÁSI, A.-L. **Error and attack tolerance of complex networks.** Nature, Vol. 406, 378 – 382 (2000).

ALCOCK, J. & O'NEILL, K. M. **Territory preferences and intensity of competition in the grey hairstreak *Strymon melinus* (Lepidoptera, Lycaenidae) and the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera, Pompilidae).** The American Midland naturalist. Vol. 118, n.1. 128 – 138 (1987).

ARAÚJO, M. S., GUIMARÃES JR., P. R., SVANBÄCK, R., PINHEIRO, A., GUIMARÃES, P., REIS, S. F. & BOLNICK, D. I. **Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual VS. population diets.** Ecology. Vol. 89, n. 7, 1981 – 1993 (2008).

ARROYO, M. T. K., PRIMACK, R. & ARMESTO, J. **Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. pollination mechanisms and altitudinal variation.** American Journal of Botany. Vol. 69, n. 1, 82 – 97 (1982).

ATMAR, W. & PETTERSON, B. D. **The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat.** Oecologia, Vol. 96, 373 – 382 (1993).

BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J. & OLESEN, J. M. **The nested assembly of plant–animal mutualistic networks.** PNAS. Vol. 100, n. 16, 9383 – 9387 (2003).

BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. **Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity.** *The Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 38, 567 – 593 (2007).

BASCOMPTE, J. **Networks in ecology.** *Basic and Applied Ecology*. Vol. 8, 485 – 490 (2007).

BASCOMPTE, J. **Structure and dynamics of ecological networks.** *Ecology*. Vol. 329, 765 – 766 (2010).

BASTOLLA, U., FORTUNA, M. A., PASCOAL-GARCÍA, A., FERREIRA, A., LUQUE, B. & BASCOMPTE, J. **The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity.** *Nature*. Vol. 458, 1018 – 1021 (2009).

BERGMAN, M., OLOFSSON, M. & WIKLUND, C. **Contest outcome in a territorial butterfly: the role of motivation.** *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, Vol. 277, n. 1696, 3027 – 33 (2001).

BLÜTHGEN, N., MENZEL, F., HOVESTADT, T. FIALA, B. & BLÜTHGEN, N. **Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks.** *Current Biology*. Vol. 17, 341 – 346 (2007).

BROWN JR., K. S. & FREITAS, A. V. L. **Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation.** *Biotropica*. Vol. 32, n. 4b, 934 – 956 (2000).

DENNIS, R. L. H., & SPARKS, T. H. **Landscape resources for the territorial Nymphalid butterfly *Inachis io*: microsite landform selection and behavioral responses to environmental conditions.** Journal of insect behavior. Vol. 18, n. 5, 725 – 742 (2005).

DENNIS, R. L. H. **Just how important are structural elements as habitat components? Indications from a declining lycaenid butterfly with priority conservation status.** Journal of insect conservation. Vol. 8, n. 1, 37 – 45 (2004).

DEVOTO, M., MEDAN, D. & MONTALDO, N. H. **Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient.** OIKOS. Vol. 109, 461 – 472 (2005).

DICKS, L. V., CORBET, S. A. & PYWELL, R. F. **Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs.** Journal of Animal Ecology. Vol. 71, 32 – 43 (2002).

DUPONT, Y. L., HANSEN, D. M. & OLESEN, J. M. **Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands.** Ecography. Vol. 26, 301 – 310 (2003).

FONSECA, N. G., KUMAGAI, A. F. & MIELKE, O. H. H. **Lepidópteros visitantes florais de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl (Verbenaceae) em remanescentes de mata Atlântica, Minas Gerais, Brasil.** Revista Brasileira de Entomologia. Vol. 50, n. 3, 399 – 405 (2006).

FORTUNA, M. A., STOUFFER, D. B., OLESEN, J. M., JORDANO, P., MOUILLOT, D., KRASNOV, B. R., POULIN, R. & BASCOMPTE, J. **Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?** *Journal of Animal Ecology*. Vol. 79, 811 – 817 (2010).

GARCÍA-BARROS, E. **Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea).** *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 70, 251 – 284 (2000).

GASTON, K. J. **Global patterns in biodiversity.** *Nature*. Vol. 405, 220 – 227 (2000).

GIULIETTI, A. M., QUEIROZ, L. P. & HARLEY, R. M.. **Vegetação e flora da Chapada Diamantina, Bahia.** *Anais da 4ª Reunião Especial da SBPC, Feira de Santana*, Vol. 4, 144 – 156 (1996).

GRYTNES, J. A. & VETAAS, O. R. **Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plants species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal.** *The American Naturalist*. Vol. 159, n. 3, 294 – 304 (2002).

GUIMARÃES, P. R. & GUIMARÃES P. **Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices.** *Environmental Modeling and Software*. Vol. 21, 1512 – 1513 (2006).

GUIMERÁ, R. & AMARAL, L. A. N. **Functional cartography of complex metabolic networks.** *Nature*. Vol. 433, 895 – 900 (2005a).

GUIMERÁ, R. & AMARAL, L. A. N. **Cartography of complex networks: modules and universal roles.** Journal Statistical Mechanics: Theory and Experiment. Vol. 2001, 1 – 13 (2005b).

HARLEY, R. M. Introduction, p.1 – 37. In B.L. Stannard (ed.), **Flora do Pico das Almas, Chapada Diamantina, Brasil.** Kew, Royal Botanical Gardens, 1009 p. (1995).

HERRERA, J. **Pollination relationships in southern Spanish Mediterranean shrublands.** Journal of Ecology. Vol. 76, n. 1, 274 – 287 (1988).

JONES, R. E., RIENKS, J., WILSON, L., LOKKERS, C. & CHURCHILL, T. **Temperature, development and survival in monophagous and polyphagous tropical pierid butterflies.** Australian. Journal of Zoology. Vol. 35, 235 – 246 (1987).

JONES, C. G., LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. **Organisms as ecosystem engineers.** OIKOS. Vol. 69, 373 – 386 (1994).

JORDANO, P., BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. **Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions.** Ecology Letters. Vol. 6, 69 – 81 (2003).

KAISER-BUNBURY, C. N., MEMMOTT, J. & MÜLLER, C. B. **Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats.** Plant Ecology, Evolution and Systematics. Vol. 11, 241 – 254 (2009).

KEVAN, P. G. & BEKER, H. G. **Insects as flower visitors and pollinators.** Annual Reviews. Vol. 28, 407 – 453 (1983).

KRAUSE, A. E., FRANK, K. A., MASON, D. M., ULANOWICZ, R. E. & TAYLOR, W. W. **Compartment revealed in food-web structure.** Nature. Vol. 426, 282 – 285 (2003).

LEWINSOHN, T. M., PRADO, P. I., PEDRO, J., BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. **Structure in plant-animal interaction assemblages.** OIKOS. Vol. 113, n. 1, 174-184 (2006).

MEDAN, D., MONTALDO, NORBERTO H., DEVOTO, M., MANTESE, A. VASELLATI, V., ROITMAN, G. G. & BARTOLONI, N. H. **Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina.** Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 34, n. 3, 233 – 241 (2002).

MELLO, M. A. R., MARQUITTI, F. M. D., GUIMARÃES JR., P. R., KALKO, E. K. V., JORDANO, P. & AGUIAR, M. A. M. **The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks.** Oecologia. Vol. 167, n. 1, 131 – 140 (2011).

MELLO, M. A. R. **Redes Mutualistas.** Ciência hoje. Vol. 47, n. 277, 32 – 37 (2010).

MEMMOTT, J. **The structure of a plant-pollinator food web.** Ecology Letters. Vol. 2, 276 – 280 (1999).

MORIN, P. J. **Community Ecology.** Blackwell Science. Blackwell Publishing Ltd. (1999).

OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J. DUPONT, Y. L. & JORDANO, P. **The modularity of pollination networks.** PNAS. Vol. 104, n. 50, 19891 – 19896 (2007).

OLLERTON, J. & CRANMER, L. **Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised?** OIKOS. Vol. 98, n. 2, 340 – 350 (2002).

PIANKA, E. R. **The structure of lizard communities.** Annual Review of Ecology and Systematics. Vol. 4, 53 – 74 (1973).

PRIMACK, R. B. **Insect pollination in the New Zealand mountain flora.** New Zealand Journal of Botany. Vol. 21, 317 – 333 (1983).

RAHBEK, C. **The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds.** The American Naturalist. Vol. 149, n. 5, 875 – 902 (1997).

RAMIREZ, N. **Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time space.** Botanical Journal of the Linnean Society. 145, 1-16 (2004).

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza.** 5^a ed. Guanabara Koogan S.A. (2003).

RITTER, C. D., LEMES, R., MORAIS, A. B. B. & DAMBROS, C. S. **Borboletas (Lepidoptera: Hesperioidea e Papilionoidea) de fragmentos de floresta ombrófila mista, Rio Grande do Sul, Brasil.** Biota Neotropica. Vol. 11, n. 1, 361 – 368 (2011).

SANCHEZ-RODRIGUES, J. F. & BAZ, A. **The effects of elevation on the butterfly communities of a mediterranean mountain, sierra de Javalambre, Central Spain.** Journal of the Lepidopterists' society. Vol. 49, n. 3, 192 – 207 (1995).

SANDERS, N. J. **Elevational gradients in ant species richness: área, geometry, and rapoport's rule.** Ecography. Vol. 25, n. 1, 25 – 32 (2002).

SCHEMESKE, D. W., WILLSON, M. F., MELAMPY, M. N., MILLER, L. J., VERNER, L., SCHEMSKE, K. M. & BEST, L. B. **Flowering ecology of some spring woodland herbs.** Ecology. Vol. 59, n. 2, 351 – 366 (1978).

STANG, M., KLINKHAMER, P. G. L. & VAN DER MEIJDEN, E. **Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance?** Oecologia. Vol. 151, 442 – 453 (2007).

STEVENS, G. C. **The elevational in altitudinal range: an extension of rapoport's latitudinal rule to altitude.** The American Naturalist. Vol. 140, n. 6, 893 – 911 (1992).

TOTLAND, O. **Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in Alpine Norway.** Arctic and Alpine Research. Vol. 26, 66 – 71 (1994).

VÁZQUEZ, D. P., BLÜTHGEN, N., CAGNOLO, L. & CHACOFF, N. P. **Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review.** Annals of Botany. Vol. 103, 1445 - 1457 (2009).