

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal



Dissertação

**Estruturação temporal de assembleias de borboletas frugívoras no extremo sul
do Brasil:**

uma avaliação em longo prazo

Taiane Schwantz de Moraes

Taiane Schwantz de Moraes

**Estruturação temporal de assembleias de borboletas frugívoras no extremo sul
do Brasil:**

uma avaliação em longo prazo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biologia, da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestra em Biologia Animal.

Orientador: Cristiano Agra Iserhard

Pelotas, 2021

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

M827e Moraes, Taiane Schwantz de

Estruturação temporal de assembleias de borboletas frugívoras no extremo sul do Brasil : uma avaliação em longo prazo / Taiane Schwantz de Moraes ; Cristiano Agra Iserhard, orientador. — Pelotas, 2021.

48 f.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2021.

1. Distribuição temporal. 2. Sazonalidade de insetos. 3. Nymphalidae. 4. Região subtropical. I. Iserhard, Cristiano Agra, orient. II. Título.

CDD : 595.78098165

Elaborada por Ubirajara Buddin Cruz CRB: 10/901

Taiane Schwantz de Moraes

**Estruturação temporal de assembleias de borboletas frugívoras no extremo sul
do Brasil:**

uma avaliação em longo prazo

Dissertação aprovada, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestra em Biologia Animal, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas.

Data da defesa: 29 de janeiro de 2021

Banca examinadora:

Prof. Dr Cristiano Agra Iserhard (Orientador)

Doutor em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Profa. Dra Sandra Maria Hartz

Doutora em Ecologia e Recursos Naturais pela Universidade Federal de São Carlos

Prof. Dr. Marco Silva Gottschalk

Doutor em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Profa. Dra. Karen Mustin Carvalho

Doutora em Zoologia pela University of Aberdeen

**Dedico esse trabalho a todos aqueles que lutam
pela ciência feita nas instituições públicas.
Resistiremos.**

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Universidade Federal de Pelotas (UFPel) – Programa PIB-M/D.

O ano de 2020 não foi nada fácil. Vimos nossas vidas mudarem completamente, muitas vidas se perderam, negacionismo cada vez tomando mais força, descrença na ciência, biodiversidade queimando. Fazer esse trabalho não foi nada fácil. O confinamento em casa, o medo do que iria acontecer e do que não iria acontecer, a falta dos amigos, dos colegas, de trabalhar no mato. Mas para mim, estar hoje aqui, viva, com as pessoas que eu amo bem, com a vacina encaminhada para chegar até nós (viva a ciência! viva aos cientistas!) é um grande alívio. Sejamos resilientes. As coisas ainda irão de voltar para os eixos.

Quero agradecer primeiramente à minha família. Desde sempre tive o incentivo para estudar e me especializar, com o apoio incondicional, principalmente da minha mãe. O que mais quero é que vocês tenham orgulho de quem eu sou e onde estou. E que eu possa proporcionar pra vocês tudo o que merecem. E eu vou. Obrigado, amo vocês. Aos meu gatos, Limão e Lola, que nasceram nessa quarentena e se tornaram companheiros inseparáveis. Para alguns pode parecer besteira agradecer animais de estimação, mas quando as coisas estavam difíceis foram os que mais colaboraram para eu ficar bem. Amo vocês.

Ao meu orientador, Cristiano Agra Iserhard. Por me apresentar esse mundo que amo tanto que é o da Ecologia e das borboletas. Por sempre acreditar no meu potencial, me incentivar, apoiar em todos os momentos possíveis e sempre ter um “vai dar tudo certo!” quando a coisa tá meio feia. Em ti tenho minha inspiração, ótimo professor, orientador sem igual e também um amigo pra todas as horas. Quem dera todos os alunos tivessem um orientador como tu. Não tenho palavras pra agradecer tudo que tu fez e faz por mim, obrigado!

Ao Seu Álvaro, grande companheiro de campo, sempre muito solícito, pronto para o que der e vier, seja correr de búfalo, arrumar as armadilhas que os mão-peladas destruíam ou catar “pesquinho” na volta da unidade amostral dos cactos. Sinto muita falta das nossas “lidas” mensais, da contação de causos, do cuidado e da amizade. Só tenho a agradecer por toda ajuda e comprometimento.

Às Restingas, que me fizeram pesquisadora, ecóloga, borboletóloga. Uma das coisas mais difíceis pra mim foi ter que abrir mão de continuar as amostragens por conta da quarentena. Mas ainda temos muitos planos para esses locais tão incríveis, que me fizeram adquirir um imenso conhecimento. Até breve.

Aos meus colegas/amigos de laboratório: Vickzinha, Lu, Joy, Meni, Sabrininha, Dani. Aos que já encontraram outros caminhos: Bine, Lucas, Nati, Gabi. Uma das coisas que mais senti falta foi a convivência com vocês. Me entristece um pouco pensar que não pude aproveitar meu último ano de LELep como aluna, vou sentir muita saudade. Obrigado pela convivência diária, pelas risadas dadas, pelos desabafos, ajuda nos campos, por me incluírem nos campos de vocês. Já falei no TCC e volto a frisar: um trabalho como esse, com cinco anos de coleta de dados, só é possível com a ajuda de muita gente. E no laboratório com toda certeza hoje temos uma equipe unida e colaborativa. Aproveito para agradecê-los e parabenizá-los pelo trabalho que vem sendo desenvolvido no projeto de extensão “Insetos, e daí?”. Apesar de eu não ter conseguido participar tanto quanto eu gostaria dos afazeres remotos desse ano, foi uma das coisas que mais me fez feliz e fez enxergar um propósito em seguir na academia. Fazer ciência é importante. Retornar o conhecimento que produzimos dentro da Universidade à sociedade ao nosso redor é essencial. Só trazendo às pessoas para próximo de nós, mostrando que o que nós fazemos é importante, que iremos conseguir vencer essa escuridão que nos assola.

Às minhas amigas, de longa e curta data, Adriane Strothmann, Bia Henzel, Julinha Veiga, Isa Real, Karine Gawlinski, Kamila Furtado, Camila Silveira, Priscila Lopes. Por todo companheirismo, mesmo que de longe, por todas risadas, fotos de bichinhos, por não desistirem de mim nesse processo de escrita da dissertação, por todos os “amiga, tás viva?” que recebi. Aquele clichê que dizem que grandes amizades não precisam estarem sempre presentes e sempre se falando para serem importantes é mais do que verdade. Obrigado por todo apoio, por me incentivarem, por ouvirem meu xororô quando a crise batia, por tudo. Que nossos caminhos sempre achem um jeito de se cruzarem.

Ao professor Sebastian Sendoya, por me iniciar no mundo dos modelos mistos, por tentar entender minhas explicações, por vezes meio afobadas, do que eu queria saber do meu trabalho. Outro mestre que eu admiro muito! Obrigado.

À Kauane Bordin, anjo que apareceu na minha vida nesse ano tão turbulento. Obrigado por todas as conversas e o apoio. Por me ensinar até desenhando,

literalmente, os temidos modelos mistos. Por toda paciência e todo aprendizado que me proporcionasse. Que a nossa amizade e colaboração esteja só no início, te admiro muito e quero ser que nem tu quando crescer, hehe. Obrigado.

Ao Maico Fiedler, que também apareceu nesse ano atípico, quando as coisas eram mais simples. Obrigado por me incentivar e contribuir para que eu perdesse o medo do R, por ler minhas coisas e me ajudar a organizar a mente. Por todas piadas ruins, memes, fotos de gato. A quarentena foi mais fácil com a tua companhia, obrigado.

À todos os professores do Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética, minha segunda casa. Não tenho palavras pra agradecer todos os ensinamentos, as saídas de campo, os cafés tomados. Vou sentir muita falta de estudar na UFPel, em especial por vocês. Obrigado por tudo, nos veremos sempre que possível.

Por fim, ver esse trabalho se encaminhando à defesa e publicação me enche de orgulho. Fazer ciência é o que eu amo e sempre quis fazer. Obrigado.

"I know I was born and
I know that I'll die
The in-between is mine
I am mine"
I am mine – Pearl Jam (2002)

Resumo

SCHWANTZ, Taiane. **Estruturação temporal de assembleias de borboletas frugívoras no extremo sul do Brasil**: uma avaliação em longo prazo. Orientador: Cristiano Agra Iserhard. 2021. 48f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2021.

Interações ecológicas e gradientes geográficos estão dentre os fatores mais importantes na estruturação de uma comunidade, sendo capazes de moldar seus padrões de diversidade e distribuição espaço-temporal. Juntamente com a mudança latitudinal, ocorrem mudanças em variáveis climáticas importantes para a atividade de diversos organismos e isso tende a gerar padrões de atividade sazonais em diferentes espécies. Pesquisas envolvendo padrões de temporais de diversidade e sazonalidade de insetos ainda são escassas, principalmente em se tratando de avaliações de longo prazo e em regiões subtropicais. O objetivo do presente estudo foi verificar padrões de sazonalidade na estruturação de assembleias de borboletas frugívoras ao longo de cinco anos em Matas de Restinga no extremo sul do Brasil. Espera-se que a sazonalidade dada pelas mudanças de temperatura entre as estações do ano influencie os padrões de distribuição temporal das assembleias de borboletas frugívoras, e que os parâmetros de diversidade sejam positivamente correlacionados à essa variável, registrando: (i) maior riqueza, abundância e diversidade de borboletas frugívoras nas estações quentes (verão e primavera) e menores nas frias (outono e inverno); (ii) e que se registre uma composição de espécies distinta para cada uma das estações do ano dado à região apresentar quatro estações bem definidas. Os dados foram coletados mensalmente entre dezembro de 2014 e novembro de 2019. O verão foi a estação que registrou maior riqueza e abundância, com $N = 1.057$ e $S = 24$; seguido pela primavera ($N = 400$; $S = 20$); outono ($N = 376$; $S = 20$); e inverno ($N = 72$; $S = 12$). Surpreendentemente, a primavera foi, juntamente com o inverno, a estação menos diversa do extremo sul do Brasil, devido à alta dominância encontrada nessa estação. Primavera e inverno tiveram composição de espécies iguais, com as demais estações com composições distintas. Para diversidade alfa, os padrões foram determinados apenas pelas médias de temperatura; enquanto que para a diversidade beta, altas temperatura e menor precipitação acumulada tiveram associação positiva com a composição do verão; mas a interação entre alta precipitação e umidade causam uma influência negativa na variação de abundâncias da primavera e do inverno. A maioria das espécies indicadoras foram associadas ao verão. No presente, estudo foram evidenciados novos padrões sobre o entendimento da distribuição temporal e sazonalidade das assembleias de borboletas frugívoras para a região subtropical. A região do estudo foi a porção mais austral estudada na América do Sul e, possivelmente, apresenta sazonalidade mais pronunciada que as demais localidades estudadas no Brasil. Executando trabalhos de longas séries temporais, conseguimos compreender mais a fundo o que se passa nas comunidades, compreendendo processos que possam estar gerando os padrões observados, além de observar flutuações nesses padrões ao longo do tempo e poder fazer associações com eventos climáticos, bem como às emergentes mudanças climáticas.

Palavras-chave: distribuição temporal, sazonalidade de insetos, Nymphalidae, região subtropical

Abstract

SCHWANTZ, Taiane. **Temporal structuring of fruit-feeding butterflies assemblages in the extreme south of Brazil: a long-term evaluation.** 2021. 48p. Dissertation (Master degree em Biologia Animal) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2021.

Ecological interactions and geographical gradients are among the most important factors that shape communities structure, determining their diversity patterns and spatio-temporal distribution. Changes in the latitudinal gradient determines variations in climatic variables, like temperature and precipitation rates, and these variables are important to several organisms, changing their seasonal patterns in activity. Research involving temporal distribution patterns and insect seasonality is still scarce, especially related to long-term assessments in subtropical regions. The aim of this study was to verify seasonality patterns in the structuring of fruit-feeding butterfly assemblages through five years of samples in Restinga forests in the extreme south of Brazil. It is expected that the seasonality, given to temperature changes among seasons, will influence the temporal distribution patterns of fruit-feeding butterfly assemblages, and that the diversity parameters are positively correlated to this variable, registering: (i) greater richness, abundance and diversity of fruit-feeding butterflies in the hottest seasons (summer and spring) and smaller on the coldest ones (autumn and winter); (ii) and that a different species composition be recorded for each season. Data were collected monthly between December 2014 and November 2019. Summer was the season that registered the greatest abundance (N) and richness (S), with $N = 1,057$ and $S = 24$, followed by spring ($N = 400$; $S = 20$), autumn ($N = 376$; $S = 20$) and winter ($N = 72$; $S = 12$). Peaks of both parameters occur mainly in January and February, with the lowest values recorded in winter. Surprisingly, spring and winter were the least diverse seasons in the extreme south of Brazil, due to its high dominance. Spring and winter had the same species composition, and the other seasons were different to each other. The patterns of alpha diversity were driven by means of temperature; whereas to the beta diversity, high temperatures and less accumulated precipitation had a positive association with the summer composition; but the interaction between both high rainfall rates and humidity has a negative influence on spring and winter abundance variations. Most indicator species were associated with summer. In the present study, new patterns were presented on the understanding of the temporal distribution and seasonality of the fruit-feeding butterfly assemblages for the subtropical region. The studied region is the southernmost portion studied in South America and presents a more pronounced seasonality than other locations studied in Brazil. Studying and understanding the patterns of temporal distribution of fruit-feeding butterflies is important because it serves as a basis for many other studies. By performing long time series work, we are able to understand more deeply what is going on in the communities, understanding processes that may be generating the observed patterns, in addition to observing fluctuations in these patterns over time and being able to make associations with climatic events, as well as emerging climate change.

Keywords: temporal distribution, insects seasonality, Nymphalidae, subtropical region

Sumário

1 Introdução	11
1.1 Borboletas como modelos de estudo	14
1.2 Distribuição temporal e sazonalidade de borboletas	15
1.3 Objetivos	18
1.3.1 Objetivo geral	18
1.3.2 Objetivos específicos.....	18
1.4 Hipóteses	18
2 Material e Métodos	19
2.1 Área de estudo	19
2.2 Amostragens	21
2.3 Variáveis climáticas.....	22
2.4 Análise de dados.....	23
3 Resultados	27
4 Discussão	35
5 Conclusão	39
Referências	40
Apêndices	44

1 Introdução

Interações ecológicas e variações em gradientes geográficos, como o latitudinal, estão dentre os fatores mais importantes atuantes na estruturação de uma comunidade, sendo capazes de moldar seus padrões de diversidade, composição de espécies (BONEBRAKE et al., 2010) e distribuição espaço-temporal (KONVICKA, 2002; GRAAE et al., 2011). Juntamente com a mudança latitudinal, é possível observar também mudanças em variáveis climáticas importantes para a atividade de diversos organismos, como a temperatura, umidade, precipitação e fotoperíodo (CHECA et al., 2010), podendo essas mudanças serem mais sutis ou bem marcadas ao longo do ano, dependendo da região analisada (WOLDA, 1978, 1988). De acordo com a magnitude dessas mudanças, se elas ocorrem em períodos específicos do ano e se esses períodos de ocorrência se repetem por pelo menos mais de um ano, podemos concluir que se trata de um fenômeno de ocorrência sazonal (WOLDA & FISK, 1981; WOLDA, 1988).

Em se tratando do gradiente latitudinal de diversidade, é possível observar um aumento no número de espécies registradas dos Polos em direção aos Trópicos (PIANKA, 1966; ROHDE, 1992; WILLIG et al., 2003; ROMDAL et al., 2013). Uma das explicações para esse padrão é o fato dos trópicos possuírem uma maior estabilidade climática, o que possibilita alta produtividade e proporciona condições para a manutenção de um maior número de espécies (MACARTHUR & WILSON, 1967; MACARTHUR, 1972). Apesar de serem termicamente mais estáveis (WOLDA, 1988, 1989), regiões tropicais tendem a apresentar mudanças em suas taxas de precipitação, caracterizando a ocorrência de estações secas e chuvosas em períodos específicos (WOLDA, 1978, 1988; KISHMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015). Dependendo da localidade da região tropical, podem experimentar estações chuvosas alternadas com uma ou mais estações secas durante o ano, ou apenas apresentarem um leve declínio em suas taxas de precipitação (WOLDA, 1978, 1988). Já em regiões de maior latitude, como as regiões temperadas e subtropicais, a sazonalidade é bastante pronunciada e está relacionada às variações de temperatura, apresentando grandes amplitudes térmicas e estações frias alternadas com estações mais quentes

(WOLDA, 1988). Essas mudanças nas variáveis climáticas, de acordo com as estações, tendem a gerar padrões de atividade sazonais em diferentes espécies.

A variedade de padrões de sazonalidade encontrados varia, muitas vezes, dentro de um mesmo táxon e numa mesma área, o que diz muito sobre a complexidade do assunto. Wolda (1988) indicou a existência de três tipos de padrões de sazonalidade em insetos. O tipo I, sazonal, com um ou mais picos de abundância nos períodos mais favoráveis do ano e ausência de indivíduos no restante do tempo; o tipo II, também com picos sazonais, porém o número de indivíduos nunca decai a zero; e o tipo III, não sazonal, com abundância constante apresentando pequenas flutuações ao longo do tempo. O problema nestes padrões é que diferentes processos podem gerar resultados com o mesmo padrão temporal de distribuição (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015). Por exemplo, espécies que apresentem dois picos de abundância durante o ano pode ser que se trate de uma espécie bivoltina, ou seja, que possui duas gerações diferentes ao longo do ano, ou que apenas parte da população desta entrou em dormência em um período desfavorável à sua sobrevivência.

Estudos que visam elucidar a influência do tempo nos padrões de sazonalidade podem ajudar a estabelecer correlações entre variações climáticas e picos de riqueza e abundância de uma determinada comunidade. Entretanto, pesquisas envolvendo padrões de diversidade temporal e sazonalidade de insetos ainda são escassas, principalmente em se tratando de avaliações de longo prazo e em regiões subtropicais. Além disso, existe também um viés em relação às localidades em que esses estudos foram realizados, sendo a maioria provenientes de regiões temperadas, como a Europa e América do Norte, e tropicais, concentrados na Costa Rica, Panamá e Brasil (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015). No que diz respeito aos trabalhos envolvendo padrões de sazonalidade de insetos, muitos estudos foram feitos avaliando a resposta de grupos maiores, como ordem (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015), existindo, ainda, um grande viés taxonômico quanto aos grupos avaliados, com grande percentual dos estudos focados em Diptera, Lepidoptera e Coleoptera (WOLDA, 1988; KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015). Estudos focados apenas em níveis taxonômicos superiores podem ser problemáticos dadas às respostas interespecíficas existentes, onde os padrões de distribuição temporal de espécies mais abundantes podem enviesar os resultados (WOLDA & BROADHEAD, 1985; KISHIMOTO-YAMADA et al., 2009). Desta forma, as respostas espécie-

específicas podem ser ofuscadas, sendo que tais resultados podem ser mais informativos sobre os padrões de sazonalidade encontrados (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015).

Insetos, em geral, tem suas populações afetadas pela influência das estações ao longo do ano, principalmente devido à mudanças na temperatura e taxas de precipitação, as quais afetam direta ou indiretamente a atividade desses organismos, pois se traduzem em sazonalidade na disponibilidade de recursos para adultos e juvenis (WOLDA, 1978, 1988; POZO et al., 2008). Nas regiões temperadas, a maioria dos insetos apresenta mudança sazonal em sua abundância e período de atividade, sendo elas maiores nos meses mais quentes que ocorrem na primavera e verão. Nos trópicos, o ciclo de vida dos insetos tende a começar mais cedo, ter maior número de gerações e um maior número de espécies ativas ao longo do ano, as quais apresentam picos sazonais de sua abundância menos definidos (WOLDA, 1988). Antes dos estudos realizados por Wolda (WOLDA 1978, 1988, 1989; WOLDA & FISK, 1981), sugeria-se que apenas insetos de regiões temperadas possuíssem padrões sazonais em sua distribuição. A partir disso, evidenciou-se que os insetos de regiões tropicais, apesar de estarem submetidos a um regime climático termicamente mais estável que os de regiões temperadas, também estariam suscetíveis a apresentarem sazonalidade, dado principalmente às mudanças nas taxas de precipitação (WOLDA, 1988, 1989). Contudo, esses estudos foram focados na região Neotropical, o que não é a realidade dos Trópicos como um todo, por apresentar diferentes formações vegetais e, por conseguinte, mudanças nos regimes climáticos locais e regionais (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015).

A partir disso, Kishimoto-Yamada & Itioka (2015) realizaram uma revisão para avaliar o progresso que se teve em relação ao entendimento sobre a sazonalidade na distribuição temporal de insetos tropicais desde os estudos de Wolda, focando nos padrões encontrados em regiões tropicais secas e úmidas, onde mudanças sazonais na precipitação nem sempre são detectáveis. Cabe ressaltar que foram inclusos apenas trabalhos com pelo menos dois anos de amostragem, a fim de ser possível observar flutuações na abundância e atividade dos insetos e avaliar se esses padrões sazonais se repetem ao longo do tempo. Os autores concluíram que a sazonalidade nos padrões de distribuição é mais frequente em indivíduos de regiões secas, onde suas abundâncias comumente assumem o padrão de distribuição tipo I; enquanto que em regiões úmidas a ausência de sazonalidade foi mais comum, com a atividade e

composição de espécies constantes durante todo o ano. Apesar de terem sido propostas várias hipóteses tentando explicar a sazonalidade em insetos, ainda não se tem um total entendimento sobre o assunto.

1.1 Borboletas como modelos de estudo

Dentre os insetos, as borboletas estão entre os organismos mais utilizados em estudos ecológicos, pois possuem uma taxonomia bem conhecida, são insetos grandes e conspícuos e de fácil reconhecimento em campo (DEVRIES et al., 1997). Além de participar de diversos processos ecológicos (FREITAS et al., 2003), possuem íntima associação com seus habitats (ISERHARD, 2009) em decorrência de seus curtos ciclos de vida e por serem ectotérmicas (BONEBRAKE et al., 2010), o que nos permitem avaliar rapidamente suas respostas às mudanças espaço-temporais (DEVRIES, 1987; DEVRIES et al., 1997) como resultado de diferentes estratégias de sobrevivência ao longo das estações do ano (ISERHARD, 2009).

As borboletas podem ser classificadas em duas guildas alimentares de acordo com o recurso consumido pelos adultos: nectarívoras, que incluem as borboletas que se alimentam do néctar das flores, e frugívoras, que são as que consomem frutos em decomposição, exsudatos de plantas e carcaças e fezes de animais (DEVRIES, 1987). Nymphalidae é a única família representante da guilda de borboletas frugívoras, sendo representada por quatro subfamílias: Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae e algumas tribos de Nymphalinae (FREITAS et al., 2014). As borboletas frugívoras representam cerca de 40 a 50% das espécies de Nymphalidae em florestas neotropicais (DEVRIES, 1987; DEVRIES et al., 1997; DEVRIES & WALLA 2001) e são facilmente coletadas em armadilhas com iscas atrativas, o que possibilita esforço amostral padronizado e amostragem simultânea em diferentes localidades (FREITAS et al., 2003). Por consumirem recursos que podem ser bastante sazonais, como os frutos, são largamente utilizados em estudos que incluam diversidade temporal e sazonalidade (HAMER et al., 2005). Porém, pouco se sabe sobre os padrões de distribuição temporal e sazonalidade nas assembleias desses organismos em regiões de clima subtropical.

1.2 Distribuição temporal e sazonalidade de borboletas

Como para a maioria dos insetos, grande parte dos estudos sobre a distribuição temporal e sazonalidade de borboletas se concentra em trabalhos realizados nas regiões tropicais (DEVRIES et al., 1997, 1999; DEVRIES & WALLA, 2001; GROGAN et al., 2012; RIBEIRO et al., 2010; SANTOS et al., 2017; RIBEIRO & FREITAS, 2011; NOBRE et al. 2012; SANTOS, 2015; FREIRE & DINIZ, 2015). Seguindo o padrão encontrado para outros grupos, a sazonalidade foi governada principalmente pela influência direta ou indireta das mudanças de temperatura e taxas de precipitação (WOLDA, 1988). Contudo, a maioria dos trabalhos teve apenas de um à dois anos de amostragem, com poucos registros de séries temporais extensas. Foram encontradas diferenças de acordo com a formação vegetacional e regime climático predominante nos locais dos estudos.

Quanto aos padrões para regiões tropicais, alguns estudos clássicos realizados em Florestas úmidas no Equador, ambos com apenas um ano de duração, registraram maior riqueza e abundância de borboletas frugívoras no período da estação chuvosa (DEVRIES et al., 1997, 1999), ao passo que em trabalho com cinco anos de amostragens, na mesma região, conseguiram evidenciar, também, que ambos parâmetros apresentavam flutuações mensais e anuais (DEVRIES & WALLA, 2001). Entretanto, em estudo de longo prazo, com 10 anos de duração, realizado em Floresta Equatorial, a abundância não demonstrou pico sazonal e a diversidade de espécies foi maior na estação seca ao invés da chuvosa (GROGAN et al., 2012). A partir daqui, se concentram os trabalhos citados que tiveram apenas um ano de amostragens. Diferente do registrado antes, Ribeiro et al. (2010), em estudo realizado em Mata Atlântica no sudeste do Brasil, encontraram um aumento de riqueza e abundância de borboletas frugívoras relacionado com altas temperaturas, sem registrar efeito da precipitação. Altas temperaturas proporcionariam aumento na disponibilidade de recursos, melhora na capacidade de voo e conseqüente maior atividade desses organismos. Santos et al. (2017), investigaram a distribuição temporal em um gradiente de estratificação vertical de borboletas frugívoras em uma Floresta Estacional Semidecidual no sudeste do Brasil. A variação temporal na riqueza e abundância foi semelhante, apresentando dois picos durante o ano - um na transição da estação seca para a chuvosa e outro da estação chuvosa para a seca - com o dossel sendo mais rico e abundante que o subosque mesmo nos meses mais frios.

Ribeiro & Freitas (2011), estudaram a relação entre tamanho corporal e sazonalidade das diferentes subfamílias de borboletas frugívoras em uma região de Floresta Ombrófila Densa no sudeste do Brasil. Foi encontrada correlação positiva entre tamanho corporal e sazonalidade, indicando a existência de um *trade-off* entre tamanhos corporais maiores e menor frequência de ocorrência. Táxons com corpos maiores, por exigirem maiores quantidades de recursos, apresentariam uma restrição ambiental, ocorrendo, assim, em um período limitado do ano.

No semiárido brasileiro, em estudo realizado por Nobre et al. (2012), em área com predomínio da Caatinga com influência do Cerrado e da Mata Atlântica, encontraram padrão semelhante ao relatado para Florestas úmidas do Equador (DEVRIES et al., 1997, 1999), com pico na riqueza e abundância de borboletas frugívoras no meio da estação chuvosa e regressão progressiva e substancial ao longo da estação seca. A abundância teve correlação com a precipitação mensal e o padrão de distribuição temporal encontrado resultou em diferente composição de espécies para cada estação. Santos (2015), em estudo realizado na Estação Ecológica do Seridó, em clima semiárido do nordeste do Brasil, registrou maior riqueza, abundância e diversidade de borboletas também na estação chuvosa, com a mudança na distribuição de espécies dada principalmente pelas mudanças na umidade, pluviosidade e fenologia vegetacional. Houveram indícios de adaptações fisiológicas e comportamentais, como reprodução sazonal e período de voo relacionado à fenologia das plantas hospedeiras. Já Freire & Diniz (2015), em estudo realizado em Savana e Floresta de Galeria no centro-oeste do Brasil, registraram resultados parecidos com o de Santos et al. (2017), de forma que ocorreu pico de abundância na transição da estação chuvosa para a seca e durante a estação chuvosa. Maior riqueza foi registrada somente na transição da estação chuvosa para a seca.

Para a região subtropical, existem poucos trabalhos realizados, com registros somente para o Brasil no Rio Grande do Sul. Exclusivamente com borboletas frugívoras, existe apenas o trabalho de Paz (2013), com duração de dois anos, realizado em fragmentos de mata nativa no oeste do RS. Em seu estudo, não houve diferença de riqueza entre as estações do ano e foi evidenciada uma dissimilaridade de 67% entre a composição de espécies de todas estações. Além disso, houve associação significativa entre a composição de espécies e temperatura, umidade e luminosidade, sendo que se observou uma correlação positiva entre a variação de

abundâncias e a umidade, e negativa com a temperatura e luminosidade. Iserhard (2009), em estudo realizado em Floresta Ombrófila Densa (OD) (região mais quente) e Ombrófila Mista (OM) (região mais fria, de altitude), com duas amostragens por estação ao longo de dois anos, registrou maior riqueza e abundância de borboletas no outono e verão para OD e apenas no verão para OM, de forma que a sazonalidade afeta a diversidade e composição em ambas formações vegetacionais, com a família Nymphalidae sendo determinante para os padrões temporais das assembleias de borboletas. Marchiori (2012) realizou estudo em formações de Mata de Restinga (MR) e de OM, com a mesma duração de amostragens que Iserhard (2009). Em MR a estação com maior riqueza e abundância foi a primavera, e na OM o outono, com ambas registrando os menores valores no inverno. Um padrão interessante registrado na MR foi uma diminuição na riqueza e abundância no verão, estando isso provavelmente relacionado à dinâmica dos ambientes de Restinga, que podem se tornar hostis com temperaturas mais elevadas. Quanto à composição, foi comprovado que os padrões sazonais são dependentes da formação vegetal. Na MR a composição de espécies foi igual para outono e verão, que diferiram das demais; e na OM somente a composição do inverno foi diferente das outras estações. Em ambas formações riqueza e abundância responderam significativamente às médias de temperatura máxima, aumentando seus números. Iserhard et al. (2017), em estudo realizado em Mata Atlântica subtropical, com duas amostragens por estação por três anos, com intervalo de quatro anos entre o primeiro ano de amostragem e os demais, constataram que a riqueza, abundância e composição de espécies foram diferentes ao longo do tempo. O terceiro ano de coleta registrou mais riqueza e abundância, com valores próximos para o primeiro ano de amostragens, enquanto que o segundo ano teve valores mais baixos de ambos parâmetros. A composição de espécies foi distinta para cada uma das quatro estações do ano. Os resultados indicaram que a sazonalidade em ambientes subtropicais, com quatro estações bem definidas e diferenças marcantes na amplitude térmica, é determinante para os padrões de diversidade e distribuição temporal das borboletas.

A região sul do Brasil está sob influência do clima subtropical, apresentando grandes variações de sazonalidade e, conseqüentemente, na diversidade temporal das borboletas (ISERHARD et al., 2017). Estudos que abordem a influência da sazonalidade na distribuição de insetos são escassos para regiões subtropicais, principalmente os constituídos de longas séries temporais. Entender os fatores

estruturadores das assembleias subtropicais é um importante subsídio para diversos outros tipos de trabalhos, incluindo ações de conservação frente às crescentes mudanças climáticas.

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo geral

O objetivo do presente estudo foi verificar padrões de sazonalidade, na estruturação de assembleias de borboletas frugívoras ao longo de cinco anos em Matas de Restinga no extremo sul do Brasil.

1.3.2 Objetivos específicos

1. Avaliar como se apresentam os padrões de distribuição temporal da riqueza, abundância, diversidade e composição de espécies nas assembleias de borboletas frugívoras, ao longo de 60 meses de amostragem na porção mais austral da região subtropical do Brasil;
2. Investigar a influência das variáveis climáticas temperatura, umidade relativa e precipitação na estruturação das assembleias de borboletas frugívoras.

1.4 Hipóteses

Espera-se que a sazonalidade dada pelas mudanças de temperatura entre as estações do ano influencie os padrões de distribuição temporal das assembleias de borboletas frugívoras, e que os parâmetros de diversidade sejam positivamente correlacionada à essa variável. Portanto: (i) haverá maior riqueza, abundância e diversidade de borboletas frugívoras nas estações predominantemente mais quentes (verão e primavera) e menores nas estações mais frias (outono e inverno); (ii) e que dadas às mudanças de temperatura, se registre uma composição de espécies distinta para cada uma das estações do ano.

2 Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em fragmentos de Mata de Restinga que compreendem o Horto Botânico Irmão Teodoro Luís e áreas adjacentes, pertencentes à Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) – Clima Temperado e algumas propriedades privadas. Todos fragmentos de estudo estão situados no município do Capão do Leão (31°48'58" S; 52°25'55" W), Planície Costeira Sul do Rio Grande do Sul.

As áreas de estudo estão inclusas no Bioma Pampa, com sua vegetação classificada como Formações Pioneiras com influência da Mata Atlântica, caracterizando Matas de Restinga bem estruturadas. A matriz ao redor é composta predominantemente por campos, com vasto número de espécies de gramíneas e alguns banhados circundantes. Segundo a classificação de Köppen, a região apresenta clima Cfa, subtropical úmido, com verões quentes e quatro estações bem definidas (MORENO, 1961). As médias mensais de temperatura, precipitação e umidade relativa do ar por estação são de 23°C, 125 mm e 78,7% no verão; 18°C, 100 mm e 82% no outono; 13°C, 123 mm e 84% no inverno e 17°C, 108 mm e 79% na primavera (EMBRAPA, 2010).

A fim de visualizar o comportamento das variáveis climáticas ao decorrer dos cinco anos de realização do estudo, foram feitas as médias para temperatura e umidade relativa do ar, assim como a soma da precipitação acumulada, para cada estação do ano, de cada um dos anos de coleta. A partir disso, vemos que o verão é a estação que registra as maiores temperaturas, com primavera e outono com médias dessa variável bastante parecidas e o inverno registrando as menores temperaturas do extremo sul do Brasil (Figura 1, A). A umidade relativa do ar é bastante alta e uniforme durante todo o ano, mas os menores valores num geral são registrados no verão, com o inverno e outono sendo as estações mais úmidas (Figura 1, B). Quanto à precipitação acumulada, num geral a primavera apresenta um maior volume de

chuvas, com inverno tendendo a ser bastante chuvoso e verão e outono com menores taxas de precipitação (Figura 1, C).

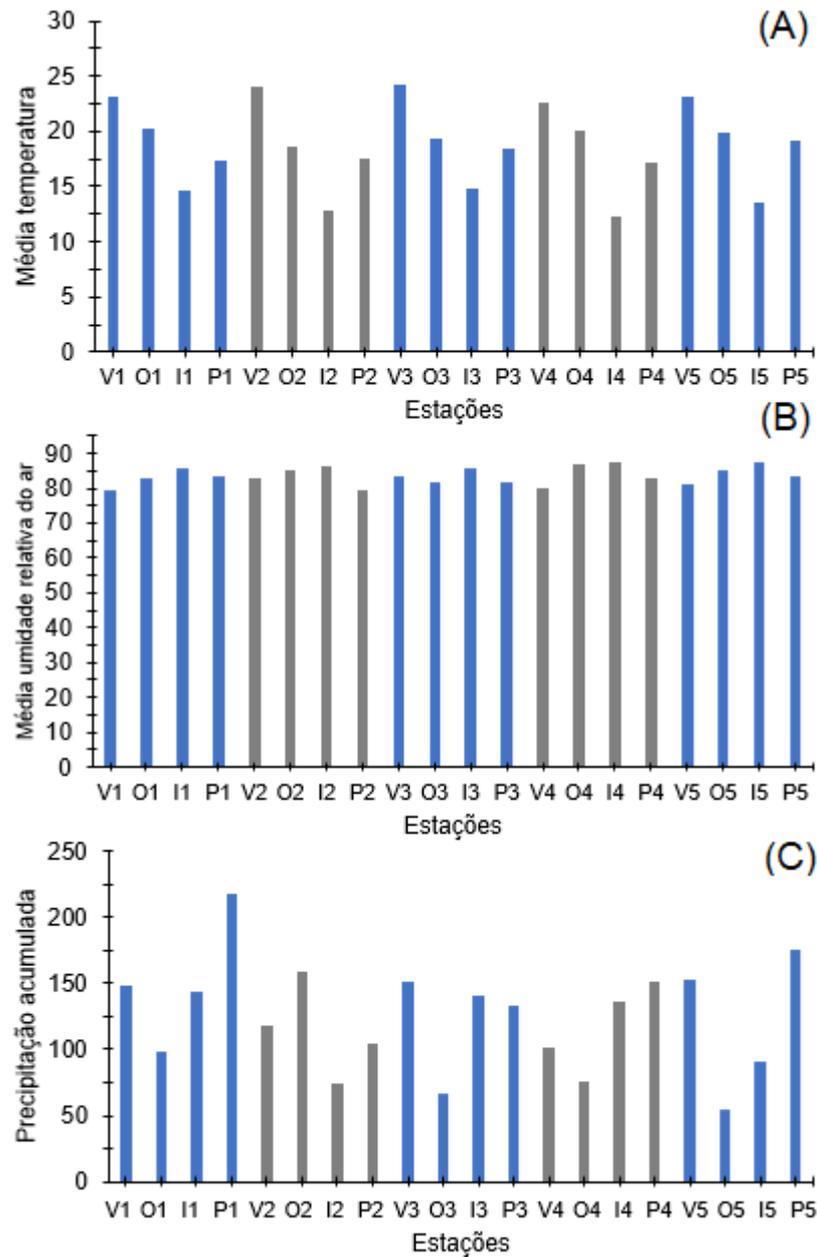


Figura 1 – Média das variáveis ambientais por estação do ano, entre dezembro de 2014 e novembro de 2019, no município do Capão do Leão, RS. (A) médias da temperatura, (B) médias da umidade relativa do ar e (C) precipitação acumulada. V = verão, O = outono, I = inverno, P = primavera; os números acompanhando às letras fazem referência ao ano de coleta. Ano 1 – dez 2014/ nov 2015; ano 2 – dez 2015/ nov 2016; ano 3 – dez 2016/ nov 2017; ano 4 – dez 2017/ nov 2018; ano 5 – dez 2018/ nov 2019.

2.2 Amostragens

As amostragens foram realizadas mensalmente de dezembro de 2014 até novembro de 2019, completando cinco anos de coleta de dados. Cada amostragem era realizada preferencialmente nos primeiros 15 dias de cada mês e tinha duração de quatro dias consecutivos. Para tal, foram selecionados nove fragmentos de Mata de Restinga dentro da área de estudo, com distância mínima de 300 m entre si para garantir a independência das amostras. Em cada fragmento eram dispostas cinco armadilhas (total de 45 armadilhas) do tipo Van Someren-Rydon (Figura 2), penduradas em árvores à aproximadamente 1,50 m de altura do solo e distantes 8 m entre si (para maiores detalhes vide GALLO, 2018). Em cada armadilha era disponibilizado na base fixa um recipiente plástico contendo isca atrativa para borboletas frugívoras, que foi preparada de acordo com os protocolos de amostragem para borboletas frugívoras na região Neotropical e consiste em banana madura fermentada batida com caldo-de-cana, na proporção de 3:1 (quilos de banana para litros de caldo), preparadas 48 horas antes da primeira ocasião amostral (FREITAS et al., 2014).



Figura 2 – Armadilhas do tipo Van Someren-Rydon utilizadas no estudo, penduradas em árvores à aproximadamente 1,50 m de altura, com a isca para borboletas frugívoras disponibilizadas em potes plásticos sobre a base branca. Foto do arquivo pessoal.

A revisão das armadilhas e troca das iscas ocorreu a cada 24 horas. Em cada revisão, os indivíduos eram retirados das armadilhas para identificação da espécie e sexo, marcados e soltos. Cada espécime era marcado com caneta permanente em uma das asas com um respectivo número, que era anotado na caderneta de campo, contendo os dados de identificação de cada indivíduo para posterior tabelamento e análises. Indivíduos recapturados foram excluídos das análises. Espécimes de difícil identificação em campo eram coletados como material testemunho e levados para o Laboratório de Ecologia de Lepidoptera, no Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética do Instituto de Biologia da UFPel, onde eram montados, identificados por especialistas e depositados na coleção de referência do mesmo laboratório.

2.3 Variáveis climáticas

As variáveis climáticas utilizadas nas análises foram obtidas a partir dos boletins disponibilizados mensalmente pela Estação Agroclimatológica de Pelotas, a qual possui convênio com a UFPel e tem sua sede localizada no município do Capão do Leão, bastante próxima às áreas de estudo. Foram utilizados valores de temperatura, umidade relativa do ar e precipitação, de forma que foram feitas médias dos valores de temperatura (*temp_col*) e umidade (*umi_col*) nos quatro dias de coleta, e de 15 e 30 dias anteriores ao primeiro dia de coleta, para temperatura (*temp_qui*, *temp_men*), umidade (*umi_qui*, *umi_men*) e precipitação acumulada (*prac_qui*, *prac_men*). Não foram feitas médias da precipitação nos dias de coleta pois só eram executadas as amostragens em dias ensolarados e com nebulosidade abaixo de 50% (Freitas et al 2014). Todas variáveis foram submetidas a um teste de correlação de Pearson (Tabela 1) e as variáveis quinzenais (*temp_qui*, *umi_qui* e *prac_qui*) foram excluídas das análises, pois demonstraram alta correlação com alguma das variáveis. Portanto, permaneceram como variáveis preditoras *temp_col*, *umi_col*, *temp_men*, *umi_men* e *prac_men*.

Tabela 1 – Resultado da correlação de Pearson, par-a-par, para a seleção das variáveis preditoras. Valores altos de correlação (>0,70) marcados com asterisco. t = temperatura, u = umidade, p = precipitação acumulada; col = dos dias de coleta, qui = de quinze dias antes, men = de 30 dias antes.

	t_col	t_qui	t_men	u_col	u_qui	u_men	p_qui	p_men
t_col	1	0,71*	0,62	-0,05	-0,05	-0,18	0,003	0,06
t_qui		1	0,92*	-0,14	-0,08	-0,24	0,003	0,06
t_men			1	-0,09	-0,07	-0,21	<0,001	0,002
u_col				1	0,09	0,09	0,01	0,003
u_qui					1	0,71*	0,09	0,08
u_men						1	0,02	0,10
p_qui							1	0,47
p_men								1

2.4 Análise de dados

Os dados foram avaliados a partir da riqueza, abundância e composição de espécies das assembleias de borboletas frugívoras. A unidade amostral (UA) levada em conta nas análises foi o mês, de todos os anos de coleta, totalizando, assim, 58 UA's temporais – duas UA's foram excluídas das análises em decorrência de mau tempo e falta de amostragem no mês. Nas análises que cabiam a determinação de grupos, como por exemplo a composição de espécies por estação, tivemos as amostragens classificadas como pertencente à determinada estação de acordo com o dia do início dessas no Hemisfério Sul (U. S. Naval Observatory).

A diversidade das estações do ano foi avaliada através de perfis de diversidade gerados a partir dos dados empíricos, com a significância dada pelos intervalos de confiança de 95%. Assim, com a rarefação e extrapolação dos dados e por meio dos números de Hill com a estatística q (CHAO, 2016), se utiliza de diferentes estimadores para determinar os padrões de diversidade para a riqueza rarefeita ($q = 0$), equabilidade ($q = 1$) e dominância ($q = 2$). Após isso, foram construídas curvas de distribuição de abundância de espécies para cada estação do ano, a fim de investigar padrões de dominância e equabilidade existentes nas assembleias de borboletas frugívoras.

Foram construídos modelos mistos para averiguar a influência das variáveis ambientais nos parâmetros de diversidade alfa. Antes de construí-los, foram

verificadas a distribuição das variáveis resposta. A abundância assume distribuição de Poisson; no entanto, dada a presença de sobredispersão dos dados, foi utilizado um modelo com distribuição binomial negativa (ZUUR et al., 2009). Já a riqueza rarefeita ($q = 0$) e dominância ($q = 2$), obtidas nos perfis de diversidade, foram transformadas por $\log+1$ a fim de atenderem à distribuição normal. Levando em conta a natureza das variáveis, foram construídos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) para a abundância e modelos lineares mistos (LMM) para riqueza rarefeita e dominância. As variáveis preditoras utilizadas nos modelos foram as apresentadas na sessão anterior (temp_col, um_col, temp_men, um_men, prac_men), que foram combinadas gerando às combinações a serem testadas a partir da hipótese desse estudo e daquelas já existentes na literatura para outras regiões (Tabela 2). Foram utilizados modelos mistos para controlar o efeito do ano de amostragem e também do desenho amostral em blocos, tendo em vista que os meses estão aninhados dentro das estações do ano. Cada set de modelos foi avaliado através de AIC (Critério de Informação de Akaike), de modo que todos os modelos com delta AIC < 2 e com maior parcimônia foram selecionados. Os valores de ajuste de cada modelo (pseudo R^2) foram obtidos acessando a variância explicada dos efeitos fixos (marginais, R^2m) e dos efeitos fixos + aleatórios (condicionais, R^2c). Todas as variáveis preditoras foram padronizadas para média zero e variância unitária previamente às análises.

Tabela 2 – Relação dos modelos testados com as variáveis resposta abundância, riqueza rarefeita e dominância, assim como o efeito aleatório – que foi o mesmo para todos – e a justificativa do porquê foi testado cada modelo.

Modelos	Combinação de Preditoras	Efeitos aleatórios	Justificativa
m0	nada explica		nulo
m1	todas preditoras explicam		modelo completo
m2	temp_col + temp_men	+ (1 Ano) + (1 Estação/Mês)	hipótese do estudo // padrão de regiões temperadas
m3	temp_col * um_col		observação empírica

m4	temp_men + um_men + prac_men	macroclima explica
m5	temp_col + prac_men	
m6	temp_men + prac_men	padrão regiões tropicais
m7	prac_men	

Legenda: + = adição entre variáveis preditoras; * = interação entre variáveis preditoras; (1|variável) = controlando o efeito aleatório da variável em questão; (A/B) = a variável B está aninhada em A, ou seja, é um subconjunto desta.

Em relação à composição de espécies, foi gerada uma matriz de distância com medida de semelhança de Bray-Curtis a partir da matriz de comunidade de borboletas frugívoras. Posteriormente, foi transcrito um teste de permutações com 999 aleatorizações que comparou, par-a-par, a composição de cada estação do ano. No resultado obtido foi utilizada ainda a correção de Bonferroni, para corrigir problemas de comparações múltiplas. Também foi investigada a influência das variáveis ambientais na composição de espécies de borboletas frugívoras por estação do ano. Para tal, foi realizada uma Análise de Correspondência Canônica (CCA) (CHECA et al., 2014), utilizando as mesmas variáveis preditoras que foram usadas anteriormente para a diversidade alfa, com a seleção das preditoras que melhor explicam a variação na composição de espécies sendo feita pelo método *stepwise*. A significância de cada variável preditora, assim como a dos eixos de ordenação, foram verificadas através de Análises de Variância (ANOVA) para CCA. Também foram calculados o percentual de explicação de cada eixo significativo e acessados os valores de correlação de cada variável preditora significativa com o eixo em questão. Por fim, foi feita uma Análise de Espécies Indicadoras (IndVal), para averiguar se existiam espécies associadas à alguma das estações do ano. Foram espécies ou grupos indicadores de uma estação aquelas que ocorreram em grande parte das amostragens feitas nesta (fidelidade) e não foram registrados em outras estações (especificidade), resultando em valores de IndVal elevados (>0,5) e valor de *p* significativo.

Com exceção do perfil de diversidade que foi executado no programa iNEXT online (CHAO, 2016), todas as outras análises foram realizadas no software estatístico R (R CORE TEAM, 2020), com o uso de funções dos pacotes Vegan (OKSANEN et al., 2019); Hmisc (FRANK, E. et al., 2020) para testar a correlação entre as variáveis preditoras da diversidade alfa e beta; EcoUtils (SALAZAR, 2020) para análises de

diversidade beta; `fitdistrplus` (DELIGNETTE-MULLER et al., 2015), `lme4` (BATES et al., 2015), `visreg` (BREHENY & BURVHETT, 2017) e `MuMIn` (BARTON, 2020) para os modelos mistos; e `indicspecies` (DE CACERES & LEGENDRE, 2009) para o `IndVal`.

3 Resultados

Após um total de 4.500 dias de esforço amostral, foram registrados 1905 indivíduos, distribuídos em 31 espécies, com representantes das quatro subfamílias frugívoras de Nymphalidae (Apêndice A). O verão foi a estação que registrou o maior número de indivíduos e de espécies, com uma abundância (N) de 1.057 indivíduos, distribuídos em uma riqueza (S) de 24 espécies; seguido pela primavera com N = 400 e S = 20; outono com N = 376 e S = 20; e inverno com N = 72 e S = 12. Satyrinae foi a subfamília com maior representatividade na comunidade como um todo e Nymphalinae foi a com menor número de indivíduos e espécies em todas as assembleias (Tabela 3). Todas as estações apresentaram alta cobertura amostral, com 99,5% para o verão, 98,4% para o outono, 99% para a primavera e 93,1% para o inverno.

Tabela 3 – Relação de número de indivíduos e de espécies de borboletas frugívoras por grupos e estações do ano, coletadas em matas de Restinga entre dezembro de 2014 e novembro de 2019, no município de Capão de Leão, RS. N = abundância; S = riqueza de espécies.

Subfamília	Verão	Outono	Inverno	Primavera
Biblidinae	N = 106	N = 13	N = 11	N = 26
	S = 4	S = 6	S = 4	S = 7
Charaxinae	N = 123	N = 99	N = 16	N = 34
	S = 3	S = 3	S = 3	S = 3
Nymphalinae	N = 4	N = 1	N = 4	N = 7
	S = 2	S = 1	S = 1	S = 1
Satyrinae	N = 824	N = 263	N = 41	N = 333
	S = 15	S = 10	S = 4	S = 9
Total	N = 1057	N = 376	N = 72	N = 400
	S = 24	S = 20	S = 12	S = 20

Na figura abaixo (Figura 3), podemos ver como variaram os padrões gerais de riqueza e abundância ao longo dos 60 meses de amostragem. Com exceção do ano 2 (2015-2016), os picos de ambos padrões ocorrem principalmente em janeiro e fevereiro, meses correspondentes ao verão. No restante das estações, os números mensais são mais baixos, principalmente no inverno.

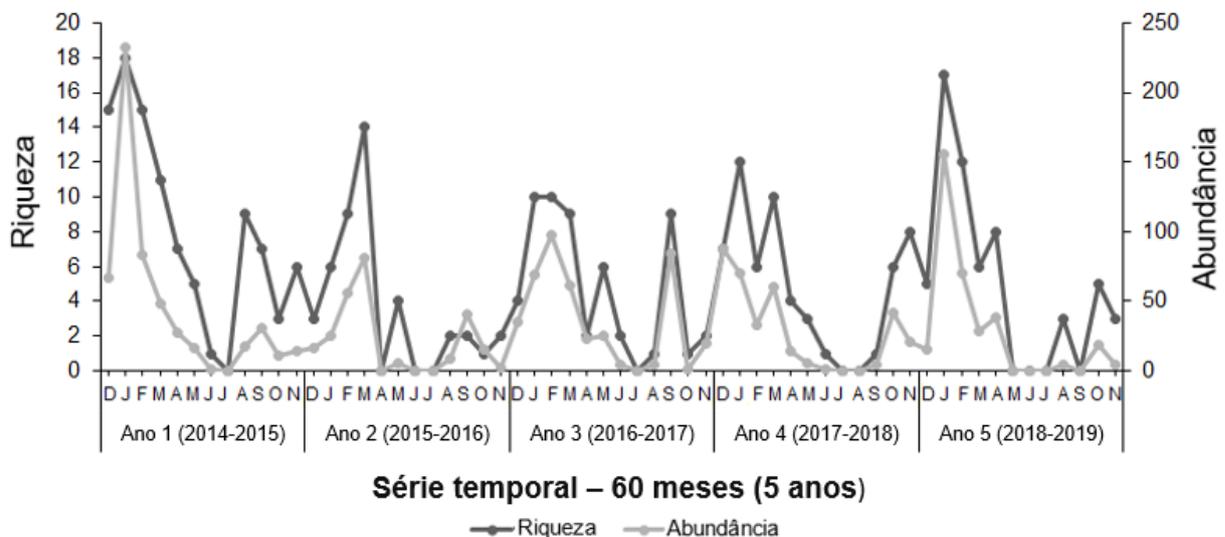


Figura 3 – Série temporal com os valores de riqueza e abundância nas assembleias de borboletas frugívoras, coletadas em matas de Restinga entre dezembro de 2014 e novembro de 2019, no município do Capão do Leão, RS. Na ordem, temos no eixo x: D = dezembro, J = janeiro, F = fevereiro, M = março, A = abril, M = maio, J = junho, J = julho, A = agosto, S = setembro, O = outubro, N = novembro.

Observando o perfil de diversidade (Figura 4), a riqueza rarefeita ($q = 0$) é maior e estatisticamente igual para o verão, outono e primavera. O inverno se demonstrou a estação menos rica, diferindo das demais estações, dado que seus intervalos de confiança não se sobrepõem com as demais estações. Quando o peso das abundâncias é adicionado à análise, padrões de equabilidade ($q = 1$) e dominância ($q = 2$) são evidenciados, observando algumas mudanças na diversidade das estações. Em $q = 1$ o verão é a estação com maior equabilidade, sendo que o outono e o inverno possuem mesma equabilidade (leve sobreposição dos intervalos de confiança) e a primavera se mostra a estação menos diversa junto com o inverno. Já em $q = 2$, o verão continua sendo a estação mais diversa, seguida pelo outono e por último inverno e primavera com maior dominância. Chamam a atenção os padrões de diversidade

da primavera, a qual tem uma queda drástica em $q = 1$ e $q = 2$, compatível com um alto desequilíbrio visualizado na curva de distribuição de abundâncias dessa estação, com alta dominância da espécie *Cissia phronius* (Figura 5, B). Essa espécie é a mais abundante em todas as outras estações do ano, porém podemos observar assembleias mais equilibradas quanto aos números de indivíduos por espécie (Figura 5, A, C, D).

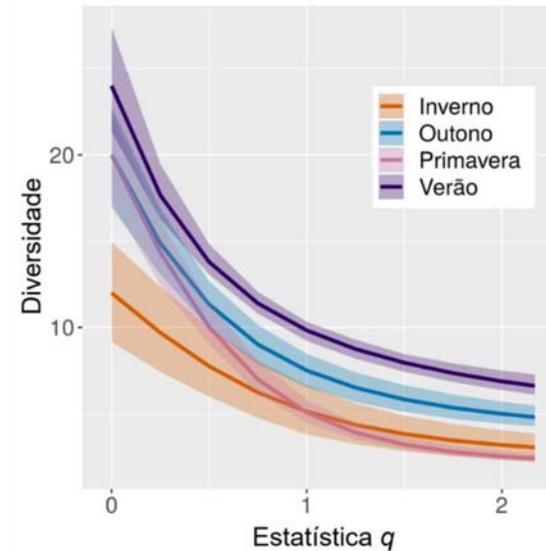


Figura 4 – Perfil de diversidade de borboletas frugívoras por estação do ano, coletadas em matas de Restinga no Extremo Sul do Brasil, no município do Capão do Leão, de dezembro de 2014 à novembro de 2019. Cada curva representa a diversidade de uma estação do ano, de acordo com os números de Hill e estatística q .

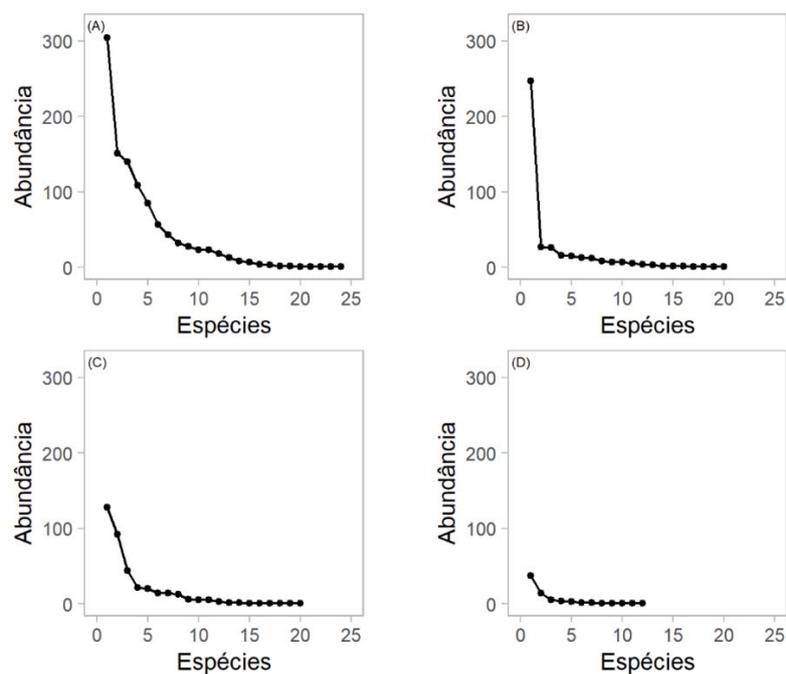


Figura 5 – Curva de distribuição de abundância de espécies em cada estação do ano, evidenciando padrões de equabilidade e dominância nas assembleias de borboletas frugívoras do extremo sul do Brasil. (A) verão; (B) primavera; (C) outono; (D) inverno.

Quanto à influência das variáveis ambientais nos padrões de diversidade alfa, de todos modelos testados (Tabela 2), apenas um modelo (m2) foi selecionado para abundância e riqueza rarefeita, e esse incluía como variáveis preditoras apenas as temperaturas do dia da coleta (temp_col) e de 30 dias antes (temp_men). Já para a dominância, foram selecionados dois modelos (m2 e m6), com o primeiro igual ao selecionado para as demais variáveis resposta e o segundo incluindo temp_men e a precipitação acumulada de 30 dias antes da coleta (prac_men). Quanto à significância dos termos de cada modelo, temp_col e temp_men foram significativas na explicação da abundância, enquanto que riqueza rarefeita é explicada apenas por temp_men, sendo a única variável que explica a dominância também, em ambos os modelos selecionados. O poder de explicação dos modelos (R^2c , R^2m) foi alto para todas as variáveis resposta (Tabela 4) (Apêndice B).

Tabela 4 – Tabela com a relação dos modelos selecionados para cada variável resposta (abundância, Q0, Q2), com o valor de explicação para cada variável contida nos modelos (Beta) e se foi significativo (p-value), com valores significativos marcados com asterisco. Também estão indicados os valores da variância explicada pelos efeitos fixos (variáveis preditoras do modelo) (R^2m) e a variância explicada pelos efeitos fixos + efeitos aleatórios dos modelos mistos (ano; mês aninhado à estação) (R^2c).

Variável resposta Modelos	Variável preditora	Beta	SE	Z value	p-value	R^2m	R^2c
Abundância							
m2	temp_col	0,61	0,25	2,47	0,01*	0,60	0,72
	temp_men	0,80	0,27	3,01	0,002*		
Riqueza rarefeita (Q0)							
m2	temp_col	0,22	0,15	1,46	0,15	0,54	0,60
	temp_men	0,60	0,15	4,04	<0,001*		
Dominância (Q2)							
m2	temp_col	0,14	0,11	1,29	0,20	0,41	0,49

	temp_men	0,31	0,11	2,80	0,007*		
m6	temp_men	0,41	0,07	5,81	<0,001*	0,41	0,49
	prac_men	0,10	0,07	1,45	0,15		

No que se refere à composição de espécies, foi observada diferença significativa nas espécies que compõem as estações do ano ($F = 3,97$; $R^2 = 0,21$; $p = 0,001$). A PERMANOVA indica que apenas o inverno e a primavera tiveram a mesma composição de espécies de borboletas frugívoras, todas as demais diferiram entre si (Tabela 5, Figura 6).

Tabela 5 – Valores de significância (com correção de Bonferroni) obtidos a partir da comparação par-a-par da composição de espécies de borboletas frugívoras encontrada em cada estação. Pares de estações com asterisco demonstraram diferença significativa.

Pares de estações	F	R ²	p-value
Inverno – Outono	4,22	0,20	0,013*
Inverno – Primavera	2,56	0,10	0,231
Inverno – Verão	7,66	0,29	<0,001*
Outono – Primavera	3,07	0,11	0,030*
Outono – Verão	2,76	0,11	0,035*
Primavera – Verão	4,33	0,14	0,005*

Na Análise de Correspondência Canônica (CCA) (Figura 6), as variáveis climáticas temp_col, temp_men, prac e a interação entre um_men e prac foram significativas na explicação da composição de borboletas frugívoras por estação do ano. Na ordenação, apenas o eixo CCA1 foi significativo ($F = 8,78$; $p = 0,001$), explicando em torno de 32% da variação na abundância das assembleias de borboletas frugívoras. As variáveis temp_col, temp_men e prac foram positivamente correlacionadas com o eixo CCA1, enquanto que a interação entre um_men e prac teve correlação negativa com o eixo, com todas as variáveis significativas apresentando valores altos de explicação da composição de espécies (Tabela 6). Observando apenas as variáveis que foram significativas, temos os vetores de temp_col, temp_men e prac_men direcionados aos símbolos de unidades amostrais do verão, enquanto que o vetor da interação um_men:prac_men está mais

direcionado ao grupo de símbolos da primavera e do inverno – símbolos estes sobrepostos, dada composição de espécies tão semelhante. A maior parte de espécies associadas aos meses do verão são da tribo Brassolini (subfamília Satyrinae), com a única espécie de Morphini (Satyrinae) associada à essa estação, e poucas espécies de Biblidinae e Charaxinae. Associadas à primavera concentram-se principalmente espécies de Biblidinae e algumas da tribo Satyrini (Satyrinae). Já ao outono, espécies da maioria dos grupos são associadas à essa estação, excetuando Morphini, de uma forma mais balanceada que as demais estações. Também é registrada nessa estação uma das duas espécies de Nymphalinae presentes na região (*Smyrna blomfieldia*). Ao inverno não é possível identificar graficamente nenhuma espécie associada à alguma estação, visto também sua baixa riqueza de espécies.

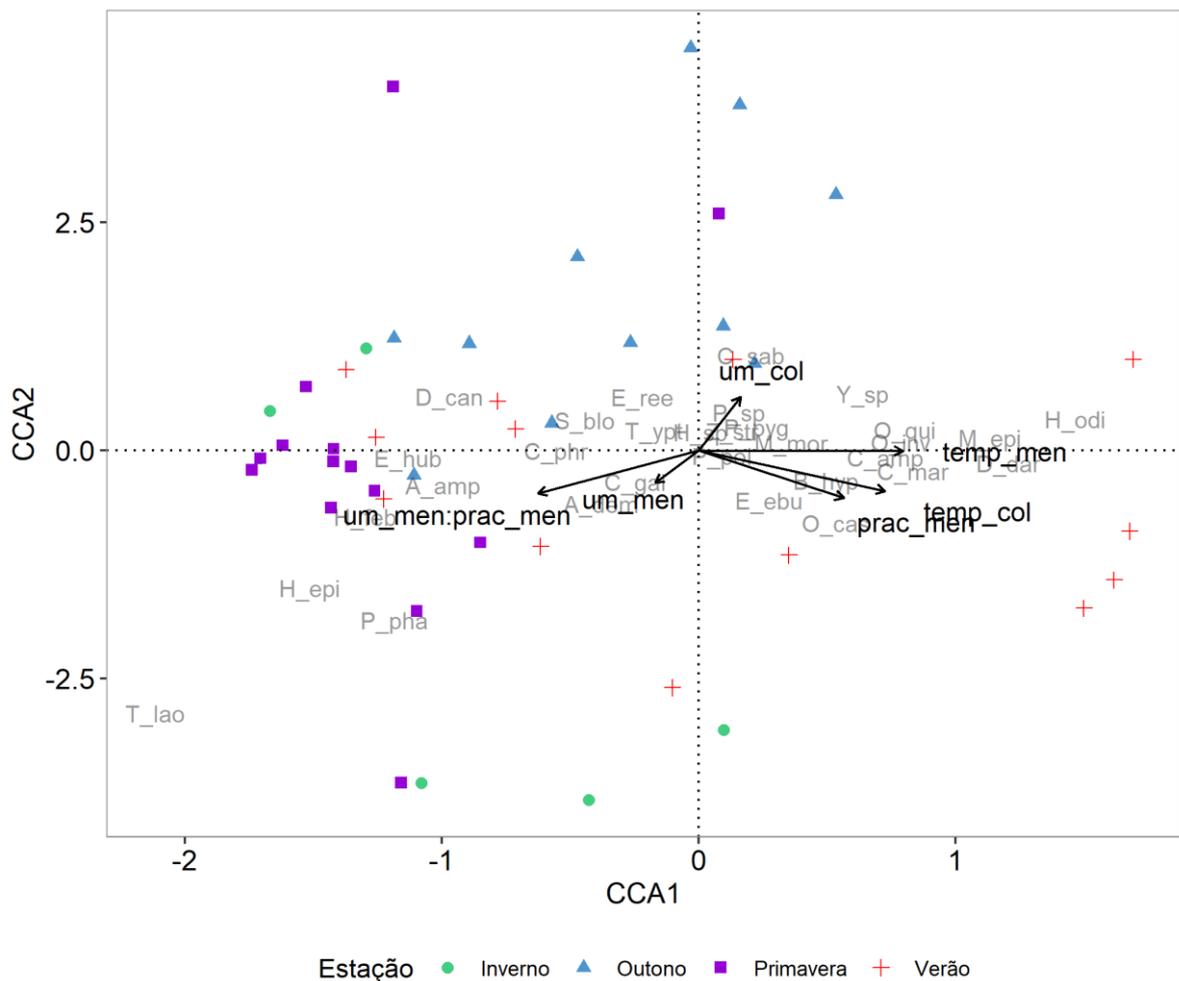


Figura 6 – Gráfico da Análise de Correspondência Canônica (CCA) ilustrando a relação entre as variáveis ambientais e a composição de espécies de borboletas frugívoras por estação do ano, coletadas em matas de Restinga entre dezembro de 2014 e novembro de 2019, no município do Capão do Leão, RS. Variáveis ambientais: temp = temperatura; um = umidade, prac = precipitação acumulada; col = média dos dias de coleta, men = média de 30 dias antes da coleta. Em cinza, estão as espécies: A_amp = *Archaeoprepona amphimachus*, A_dem = *Archaeoprepona demophoon*, B_hyp = *Biblis hyperia*, C_mar = *Caligo martia*, C_pyg = *Callicore pygas thamiris*, C_gal = *Capronnieria galesus*, C_amp = *Catoblepia amphirhoe*, C_sab = *Catonephele sabrina*, C_phr = *Cissia phronius*, D_can = *Diaethria candrena*, D_dar = *Dynastor darius*, E_hub = *Epiphile hubneri*, E_ree = *Eryphanis reevesii*, E_ebu = *Eunica eburnea*, H_epi = *Hamadryas epinome*, H_feb = *Hamadryas februa*, H_sp = *Hermeuptychia* sp., H_odi = *Historis odius*, M_mor = *Memphis moruus*, M_epi = *Morpho epistrophus catenaria*, O_cas = *Opsiphanes cassiae*, O_inv = *Opsiphanes invirae*, O_qui = *Opsiphanes quiteria*, P_pol = *Paryphthimoides poltys*, P_sp. = *Paryphthimoides* sp., P_pha = *Praepedaliodes phanias*, S_blom = *Smyrna blomfieldia*, T_ypt = *Taygetis ypthima*, T_lao = *Temenis laothoe*, Y_sp. = *Ypthimoides* sp., Z_str = *Zaretis strigosus*.

Tabela 6 – Relação de variáveis utilizadas na predição da composição de espécies de borboletas frugívoras por estação do ano, com seus respectivos valores de correlação com o eixo CCA1 e sua significância na explicação da composição de espécies. Valores de p marcados com asterisco apresentam explicação significativa.

Variável preditora	F	Correlação CCA 1	p-value
temp_col	5,09	0,7239	0,001*
temp_men	2,28	0,7946	0,016*
um_col	1,35	0,1692	0,174
um_men	1,40	-0,1692	0,163
prac_men	2,26	0,5638	0,020*
um_men:prac_men	2,09	-0,6259	0,022*

Das 31 espécies registradas no estudo, onze delas tiveram associação com alguma estação ou grupo de estações. O verão obteve o maior número de espécies indicadoras e associadas a esta estação, seguido de um grupo formado pelo verão + outono e uma a um grupo formado pelo verão + outono + primavera (Tabela 7). As espécies que tiveram associação com o verão e o outono são dominadas pelas tribos Brassolini e Morphini (Satyrinae); sendo que as demais são da subfamília Biblidinae e

Charaxinae (Tabela 7). Ao grupo composto por três estações, foi relacionada apenas uma espécie de Satyrinae (tribo Satyrini) (Tabela 7).

Tabela 7 – Lista de espécies de borboletas frugívoras associadas à determinada estação ou grupo de estações, com seus respectivos valores de espécie indicadora (IndVal). Na tabela estão indicadas apenas as espécies que foram significativamente associadas à algum grupo.

Grupo/Subfamília/Tribo/Espécie	IndVal	p-value
<u>Grupo Verão</u>		
Satyrinae		
Brassolini		
<i>Caligo martia</i> (Godart, [1824])	0,873	<0,001
<i>Catoblepia amphirhoe</i> (Hübner, [1825])	0,667	0,001
<i>Dynastor darius</i> (Fabricius, 1775)	0,555	0,011
Morphini		
<i>Morpho epistrophus catenaria</i> Perry, 1811	0,679	0,001
Biblidinae		
Catonephelini		
<i>Eunica eburnia</i> Fruhstorfer, 1907	0,772	0,007
Biblidini		
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)	0,599	0,025
<u>Grupo Verão + Outono</u>		
Charaxinae		
Anaeini		
<i>Zaretis strigosus</i>	0,832	<0,001
Satyrinae		
Brassolini		
<i>Eryphanis reevesii</i> (E. Doubleday, [1849])	0,803	0,009
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	0,722	0,008
Satyrini		
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	0,764	0,014
<u>Grupo Verão + Outono + Primavera</u>		
Satyrinae		
Satyrini		
<i>Capronnieria galesus</i> (Godart, [1824])	0,742	0,02

4 Discussão

No presente estudo foram evidenciados novos padrões sobre o entendimento da distribuição temporal e sazonalidade das assembleias de borboletas frugívoras para a região subtropical, aumentando o conhecimento sobre a ecologia de insetos tropicais. Surpreendentemente, a primavera foi, juntamente com o inverno, a estação menos diversa, assim como a composição de espécies destas estações foram muito similares entre si. Devido à região do estudo se tratar da porção mais austral estudada na América do Sul e, possivelmente, apresentar sazonalidade mais pronunciada que demais localidades estudadas no Brasil (ISERHARD, 2009; MARCHIORI, 2012; PAZ, 2013; ISERHARD et al., 2017), estes padrões de diversidade são ainda mais distintos e revelaram padrões únicos para a fauna de borboletas.

Observando a série temporal, onde existem picos marcados de riqueza e abundância nos meses de verão e ausência total de borboletas frugívoras nos meses mais frios do inverno, podemos constatar que existe uma tendência sazonal na distribuição desses organismos. Dados os padrões, pode se sugerir que as borboletas frugívoras do extremo sul do Brasil apresentam o padrão de sazonalidade do tipo I, com picos de abundância em momentos do ano que são mais favoráveis e a ausência de indivíduos dada pelas condições mais adversas de algumas estações (WOLDA, 1988). O desaparecimento dos adultos em meses frios pode ser explicado devido à os organismos de fato morrerem em consequência à maior severidade climática; ou como resultado de adotarem estratégias de sobrevivência diversas, como a diapausa em determinado estágio de vida – no estágio de ovo ou pupa, por exemplo –, ou a migração de indivíduos adultos para locais com condições mais adequadas. Tais padrões de adotarem estratégias de sobrevivência em adultos e juvenis se faz bastante comum em insetos que enfrentam estações frias durante dado período do ano (WOLDA, 1988; KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015).

Apesar primavera ter sido a segunda estação mais rica e abundante de acordo com os dados brutos, teve sua diversidade particularmente afetada pelos padrões de alta dominância em sua assembleia, de forma a ser a estação menos diversa, juntamente com o inverno, da região do estudo. Em regiões temperadas, que também

apresentam estações mais quentes intercaladas com mais frias, a primavera é dada como uma das estações mais diversas e com alta atividade de insetos (WOLDA, 1988), mas isso não condiz com os resultados encontrados no nosso trabalho. Apesar de ser uma estação predominantemente quente, a primavera sucede invernos bastante rigorosos e também o início dessa estação no extremo sul ainda é bastante fria, o que faz com que a fauna dessa estação demore para começar a se estabelecer, refletindo na alta dominância registrada nessa estação.

O verão é uma estação quente e relativamente úmida, o que proporciona uma maior disponibilidade de recursos, principalmente para adultos, visto que a maioria dos insetos apresentam um sincronismo de atividade com o período de maior disponibilidade e qualidade de seus recursos (WOLDA, 1987, 1988; POZO et al., 2008; RIBEIRO et al., 2010) e que temperaturas mais altas afetam direta e indiretamente essas duas coisas (RIBEIRO et al., 2010). Quanto ao outono ter sido a segunda estação mais diversa, é um padrão comum verificado para a região subtropical (ISERHARD, 2009; MARCHIORI, 2012; PAZ, 2013), ao invés de ser a primavera, como relatada para as regiões temperadas (WOLDA, 1988). Apesar de ser uma estação predominantemente fria, o início do outono, por meados de março, por vezes até o início de abril, ainda são registradas temperaturas elevadas, principalmente durante o dia, que é o período de atividade das borboletas. Isso faz com que ainda existam bastante insetos ativos nessa estação, até mesmo para um último esforço de reprodução antes do inverno frio e rigoroso.

Quanto à composição de espécies ter sido igual para inverno e primavera, pode ser explicado pelos fatores já mencionados como os determinantes para a baixa diversidade da primavera. Como já comentado anteriormente, é comprovado que a fauna ocorrente nessas duas estações é bastante conectada. De acordo com Wolda (1978), os insetos não responderiam ao aumento da temperatura para começarem suas atividades, mas sim ao decréscimo da mesma para entrarem em diapausa, já que essa mudança ambiental indicaria a chegada de condições desfavoráveis para sua sobrevivência (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015). Por outro lado, aumento nas taxas de precipitação é dado como um dos possíveis fatores para a quebra da dormência em algumas espécies de insetos holometábolos (WOLDA, 1978). No fim do inverno e início da primavera, entre os meses de agosto e outubro, é registrado um aumento nas taxas de precipitação na região (EMBRAPA, 2010). Este é um dos fatores que pode explicar o mecanismo de quebra de dormência estabelecido no

inverno rigoroso. Esse pico de chuva pode influenciar, também, no processo no enfolhamento das plantas hospedeiras, o que irá permitir o desenvolvimento dos estágios imaturos (WOLDA, 1978). Apesar dessa janela de disponibilidade de recursos na primavera parecer acontecer tardiamente, já que não muda expressivamente a composição de espécies ocorrente nessa estação, pode ser um importante mecanismo para gerar os altos valores de riqueza, abundância e diversidade registrados no verão.

A temperatura foi uma variável importante na estruturação das assembleias de borboletas frugívoras, ditando os padrões de distribuição temporal desses organismos no extremo sul do Brasil. Essa variável já foi listada como uma das mais importantes nos padrões de diversidade encontrados em alguns trabalhos (WOLDA, 1988; RIBEIRO et al., 2010; MARCHIORI, 2012; NOBRE et al., 2012; CHECA et al., 2014; ISERHARD et al., 2017). Dado que essa variável atua, direta ou indiretamente em vários aspectos do ciclo de vida das borboletas frugívoras, acaba sendo um resultado previsível, principalmente para regiões que, assim como a do presente trabalho, experimentam sazonalidade pronunciada dadas às mudanças de temperatura entre estações.

Para a diversidade beta, a temperatura não foi a única variável ambiental a influenciar a composição de espécies. No gráfico da CCA, os vetores das médias de temperatura (temp_col e temp_men) e precipitação (prac_men) estão direcionados aos pontos do verão. Baseado nos gráficos das médias das variáveis, a correlação positiva existente entre essas variáveis e as variações nas abundâncias das assembleias de borboletas se dá de forma que no verão são registradas altas temperaturas e, em geral, menores acúmulos de precipitação. Sugere-se que a média de temperaturas dos dias de coleta tenha um efeito mais direto na própria atividade dos organismos, que aumenta com temperaturas mais elevadas (RIBEIRO et al., 2010). Já a temp_men reforça um aspecto mais amplo da influência desta variável ambiental em vários estágios do ciclo de vida das borboletas. A interação entre prac_men e umi_men tem seu vetor direcionado principalmente para a primavera e o inverno. Tal combinação ter sido negativamente associada é dada por maiores taxas de precipitação para ambas e maior umidade para o inverno. Ou seja, além de serem registradas, naturalmente, temperaturas mais baixas no inverno e em parte da primavera, ainda existe essa combinação de variáveis que contribui para diminuir o número de adultos. Além disso, meses muito úmidos e com altas taxas de precipitação

podem possibilitar o surgimento de fungos, que podem acometer os juvenis num geral (KISHIMOTO-YAMADA & ITIOKA, 2015) e a mortalidade desses imaturos resultaria em um decréscimo de abundância, influenciando diretamente a composição de espécies das estações.

Quanto ao verão registrar um maior número de espécies indicadoras relacionadas a ele, possivelmente está relacionado com as melhores condições que essa estação oferece. A maioria das espécies de maior tamanho corporal registradas no estudo (espécies de Satyrinae) estão como indicadoras dessa estação, ou seja, tem alta fidelidade e especificidade. Há registro na literatura da existência de um trade-off entre tamanho corporal e sazonalidade, de forma que organismos com corpos maiores tendem a ser mais sazonais do que os menores, pois necessitam de maiores quantidades de recursos para sobreviverem (RIBEIRO & FREITAS, 2011). O inverno foi a única estação que não formou grupo com as outras estações, não existindo espécies indicadoras ligadas a ele. Dadas as condições rigorosas dessa estação, seria muito difícil uma espécie se adaptar e passar a ocorrer majoritariamente nessa estação, a fim de poder ser considerada indicadora.

A maioria dos trabalhos feitos até então são de curto prazo, conseguindo capturar apenas uma fotografia do que se passa nas comunidades de insetos naquele determinado momento. Executando trabalhos de longas séries temporais, conseguimos compreender mais a fundo o que se passa nas comunidades, compreendendo processos que possam estar gerando os padrões observados, além de observar flutuações nesses padrões ao longo do tempo e poder fazer associações com eventos climáticos, bem como às emergentes mudanças climáticas. Com isso, trabalhos em longo prazo também acabam servindo de subsídio para muitos outros tipos de estudos, incluindo em âmbito da conservação das borboletas e de organismos da mesma região, visto que esses insetos atuam como espécies guarda-chuva.

5 Conclusão

No presente estudo foi evidenciada sazonalidade pronunciada na porção mais austral da região subtropical, com a temperatura sendo a principal variável estruturadora das assembleias de borboletas frugívoras. A primavera sendo, juntamente com o inverno, a estação menos diversa, foi um padrão novo registrado em relação ao entendimento sobre a sazonalidade desses insetos, assim como a igual composição de espécies para essas duas estações.

Para um melhor entendimento dos processos que resultam nesses novos padrões encontrados, seriam necessárias estudos com outros estágios de ciclo de vida desses organismos, bem como estudos populacionais. Com isso, poderia ser possível entender mais a fundo que estratégias são utilizadas que resultam nos padrões observados, principalmente em se tratando dos meses mais frios, pois não se sabe de fato se esses organismos migram, se são extintos em nível local e depois há uma recolonização dadas condições voltarem a ser adequadas, ou se realmente sobrevivem como imaturos em diapausa.

Referências

BARTON, K. **MuMIn: Multi-Model Inference**. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v.67, n.1, p.1-48, 2015.

BONEBRAKE, T. C. et al. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. **Biological Conservation**, v.143, n.2, p.1831-1841. 2010.

BREHENY, P.; BURVHETT, W. Visualization of Regression Models Using visreg. **The R Journal**, v.9, p. 56-71, 2017.

CHAO, A.; MA, K. H.; HSIEH, T. C. **iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online**. 2016.

CHECA, M.F. et al. Temporal abundance patterns of butterfly communities (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Ecuadorian Amazonia and their relationship with climate. **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 45, n. 4, p. 470-486, 2010.

CHECA, M. F. et al. Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened neotropical dry forest. **Florida Entomologist**, v.97, n.1, p.1-13, 2014.

DE CACERES, M.; LEGENDRE, P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. **Ecology**, 2009. URL <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/>

DELIGNETTE-MULLER, M. L. et al. fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. **Journal of Statistical Software**, v.64, n.4, p.1-34, 2015. URL <http://www.jstatsoft.org/v64/i04/>.

DEVRIES, P. J. The butterflies of Costa Rica and their Natural History. **Volume I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae**. Princeton, NJ: Princeton University Press. 1987.

DEVRIES, P. J. et al. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 62, p.343-364, 1997.

DEVRIES, P. J.; WALLA, T.; GREENEY, H. F. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.68, p.333-353, 1999.

DEVRIES, P. J.; WALLA, T. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.74, p.1-15, 2001.

EMBRAPA. **Estação Agroclimatológica de Pelotas – Boletim Agroclimatológico**. Disponível em: < <http://agromet.cpact.embrapa.br/estacao/boletim.php>> Acesso em: 15 ago. 2020.

FRANK, E. et al. Hmisc: Harrell Miscellaneous. **R package version 4.4-1**. 2020. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>

FREIRE JÚNIOR., G. D. B.; DINIZ, I. R. Temporal Dynamics of Fruit-Feeding Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in Two Habitats in a Seasonal Brazilian Environment. **Florida Entomological Society**, v.98, n.4, p.1207-1216, 2015.

FREITAS, A. V. L.; FRANCINI, R. B.; BROWN, K. S. Insetos como indicadores ambientais. In: CULLEN JR, L.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PÁDUA, C. (Orgs). **Métodos de estudo em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre**. Curitiba- Fundação Boticário: Editora da UFPR. p.125-151, 2003.

FREITAS, A. V. L. et al. Studies with butterfly bait traps: an overview. **Revista Colombiana de Entomología**, v.40, n.2, p.209-218, 2014.

GALLO, Mariana Centeno. **Efeito indireto do pastejo exercido pelo gado sobre a diversidade de borboletas frugívoras em matas de Restinga no extremo sul do Brasil**, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade federal de Pelotas, 2018.

GRAAE, B. J. et al. On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. **Oikos**, v.121, n. 1, p.3-19, 2011.

GROTAN, V.; LANDE, R.; ENGEN, S.; SATHER, B. E.; DEVRIES, P. J. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. **Journal of Animal Ecology**, 2012.

HAMER, K. C. et al. Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forests: opposite impacts of logging recorded in different seasons. **Journal of Tropical Ecology**, v.21, p.417- 425, 2005.

ISERHARD, Cristiano Agra. **Estrutura e composição da assembleia de borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) em diferentes formações vegetais da Floresta Atlântica do Rio Grande do Sul, Brasil**, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2009

ISERHARD, C. A.; ROMANOWSKI, H. P.; RICHTER, A.; MENDONÇA, M. D. S. Monitoring temporal variation to assess changes in the structure of subtropical Atlantic Forest butterfly communities. **Environmental Entomology**, 2017.

KISHIMOTO-YAMADA, K.; ITIOKA, T.; SAKAI, S. Population fluctuations of light-attracted chrysomelid beetles in relation to supra-annual environmental changes in a Bornean rainforest. **Bulletin of Entomological Research**, v.99, p.217-227, 2009.

KISHIMOTO-YAMADA, K.; ITIOKA, T. How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? **Entomological Science**. 2015.

KONVICKA, M.; BENES, J.; KURAS, T. Microdistribution and diurnal behaviour of two sympatric mountain butterflies (*Erebia epiphron* and *E. euryale*): relations to vegetation and weather. **Biologia**, v. 57, n.2, p.223-233, 2002.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. The theory of island biogeography. Princeton, NJ: **Princeton University Press**, 1967.

MACARTHUR, R. H. Geographical ecology: Patterns in the distributions of species. **New York: Harper & Row**, 1972.

MARCHIORI, Maria Ostilia de Oliveira. **Diversidade De Borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea E Hesperioidea) Em Formações De Mata De Restinga E Mata De Araucária No Sul Do Brasil: Sazonalidade, Variação Na Atividade Diária E Eficiência Amostral**, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2012.

MORENO, J. A. Clima do Rio Grande do Sul. **Boletim Geográfico Do Estado Do Rio Grande Do Sul**, Secção de Geografia, v.11, n.42, 1961.

NOBRE, C. E. B., IANNUZZI, L., & SCHLINDWEIN, C. Seasonality of Fruit-Feeding Butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian Semiarid Area. **ISRN Zoology**. 2012.

OKSANEN, F. et al. **vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.5-6. 2019. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

PAZ, Ana Luiza Gomes. **Borboletas frugívoras do centro oeste do Rio Grande do Sul, Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae)**, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, 2013.

PIANKA, E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. **The American Naturalist**, v.100, p.33-46, 1966.

POZO, C. et al. Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul region. **Florida Entomologist**, v. 91, p. 407-422, 2008.

R Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. URL <https://www.R-project.org/>.

RIBEIRO, D. B.; PRADO, P. I.; BROWN JR., K. S.; FREITAS, A. V. L. Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the Atlantic forest. **Biotropica**: v. 42, n. 6, p. 710 – 716, 2010.

RIBEIRO, D. B. & FREITAS, A. V. L. Large-sized insects show stronger seasonality than small-sized ones: a case study of fruit-feeding butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society**, p. 1-8, 2011.

ROHDE, K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. **Oikos**, v. 65, p. 514-527, 1992.

ROMDAL, T. S.; ARAÚJO, M. B.; RAHBEK, C. Life on a tropical planet: niche conservatism and the global diversity gradient. **Global Ecol. Biogeogr.** v.22, p.344-350, 2013.

SALAZAR, G. **EcolUtils: Utilities for community ecology analysis**. R package version 0.1. 2020. <https://github.com/GuillemSalazar/EcolUtils>

SANTOS, J. P. D.; ISERHARD, C. A.; CARREIRA, J. Y. O.; FREITAS, A. V. L. Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: Temporal species turnover is lower in the canopy. **Journal of Tropical Ecology**, 2017.

SANTOS, Larissa Nascimento dos. **Borboletas no semiárido: sazonalidade e padrões de diversidade de borboletas frugívoras em um ambiente extremo**, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, 2015.

U. S. Naval Observatory. **The United States Naval Observatory (USNO)**. Disponível em: <<http://aa.usno.navy.mil/data/docs/EarthSeasons.php>> Acesso em: 30 set. 2020.

WILLIG, M. R. et al. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 273-309, 2003.

WOLDA, H. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. **J. Anim. Ecol**, v. 47, p. 369-381, 1978.

WOLDA, H.; FISK, F. W. Seasonality of Tropical Insects II - Blattaria in Panama. **Journal of Animal Ecology**, v. 50, n. 3, p. 827-838, 1981.

WOLDA, H. BROADHEAD E. Seasonality of Psocoptera in two tropical forests in Panama. **Journal of Animal Ecology**, v.54, p.519–530, 1985.

WOLDA, H. Insects seasonality: Why? **Annual Rev. Ecol. Syst**, v. 19, p. 1-18, 1988.

WOLDA, H. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! **Oecologia**, v. 80, p.437-442, 1989

ZUUR, A. et al. **Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Statistics for Biology and Health**. Springer, New York, 549p., 2009.

Apêndices

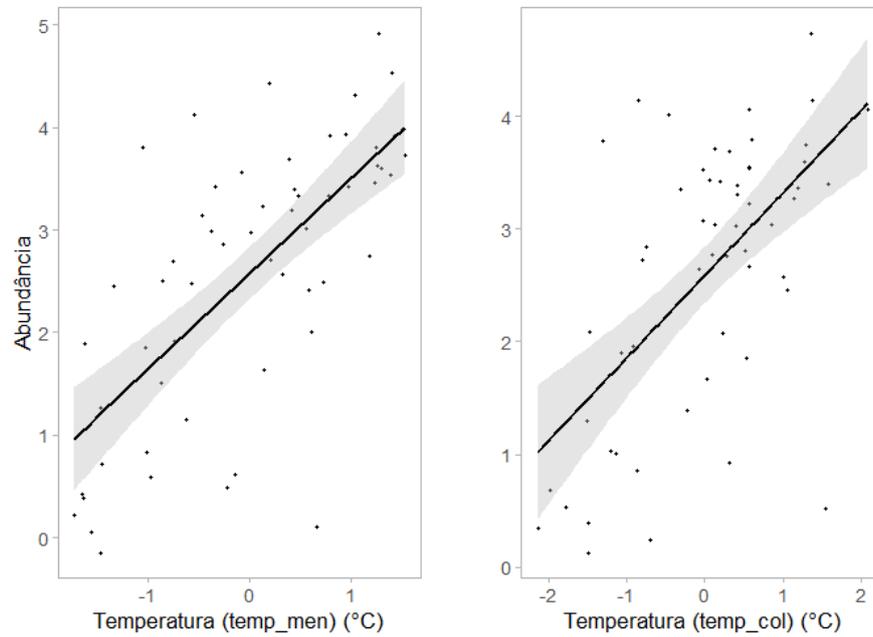
Apêndice A - Lista de espécies de borboletas frugívoras registrada em cada estação do ano, coletadas em matas de Restinga entre dezembro de 2014 e novembro de 2019, no município do Capão do Leão, extremo sul do Rio Grande do Sul. Na tabela é apresentada a relação de número de indivíduos (N) e de espécies (S) de cada subfamília/tribo de borboletas frugívoras, com seus respectivos números totais durante os cinco anos de amostragem. Ver = verão; Out = outono; Inv = inverno; Pri = primavera.

Subfamília Tribo Espécie	Ver	Out	Inv	Pri	Total
Biblidinae (N = 156, S = 9)					
Ageroniini					
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, [1823])	0	0	0	2	2
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder & Felder, 1867)	0	0	2	5	7
Biblidini					
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, [1779])	18	3	0	2	23
Catonephelini					
<i>Eunica eburnea</i> Fruhstorfer, 1907	85	5	5	13	108
<i>Catonephele sabrina</i> (Hewitson, 1852)	1	1	0	0	2
Callicorini					
<i>Diaethria candrena candrena</i> (Godart, [1824])	0	1	0	1	2
<i>Paulogramma pygas thamiris</i> (Dillon 1948)	2	1	0	2	5
Epiphelini					
<i>Epiphile hubneri</i> Hewitson, 1861	0	2	3	1	6
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	0	0	1	0	1
Charaxinae (N = 272, S = 4)					
Anaeini					
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	13	6	1	3	23
<i>Zaretis strigosus</i> (Gmelin, [1790])	109	92	14	27	242
Preponini					
<i>Archaeoprepona amphimachus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	4	4
<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])	1	1	1	0	3
Nymphalinae (N = 16, S = 2)					
Coeini					
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)	1	0	0	0	1
Nymphalini					
<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)	3	1	4	7	15
Satyrinae (N = 1461, S = 16)					
Brassolini					
<i>Caligo martia</i> (Godart, [1824])	151	14	0	0	165
<i>Catoblepia amphirhoe</i> (Hübner, [1825])	32	1	0	0	33
<i>Dynastor darius</i> (Fabricius, 1775)	7	0	0	0	7
<i>Eryphanis reevesii</i> (E. Doubleday, [1849])	28	44	2	12	86
<i>Opsiphanes cassiae</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0	0	1
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	140	20	0	8	168
<i>Opsiphanes quiteria</i> (Stoll, 1780)	4	0	0	1	5
Morphini					
<i>Morpho epistrophus catenaria</i> Perry, 1811	57	0	0	0	57

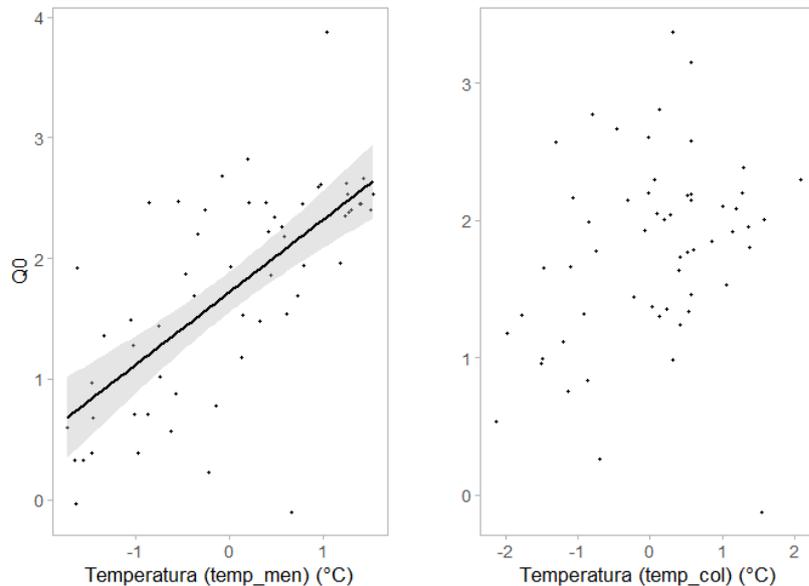
Satyrini

<i>Capronniera galesus</i> (Godart, [1824])	23	14	0	26	63
<i>Cissia phronius</i> (Godart, [1824])	304	128	37	247	716
<i>Hermeuptychia</i> sp. Forster, 1964	23	13	1	7	44
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	43	22	1	16	82
<i>Paryphthimoides</i> sp. Forster, 1964	8	5	0	15	28
<i>Praepedaliodes phanias</i> (Hewitson, 1862)	0	0	0	1	1
<i>Taygetis ypthima</i> Hübner, 1821	2	2	0	0	4
<i>Ypthimoides</i> sp. Forster, 1964	0	0	0	1	1

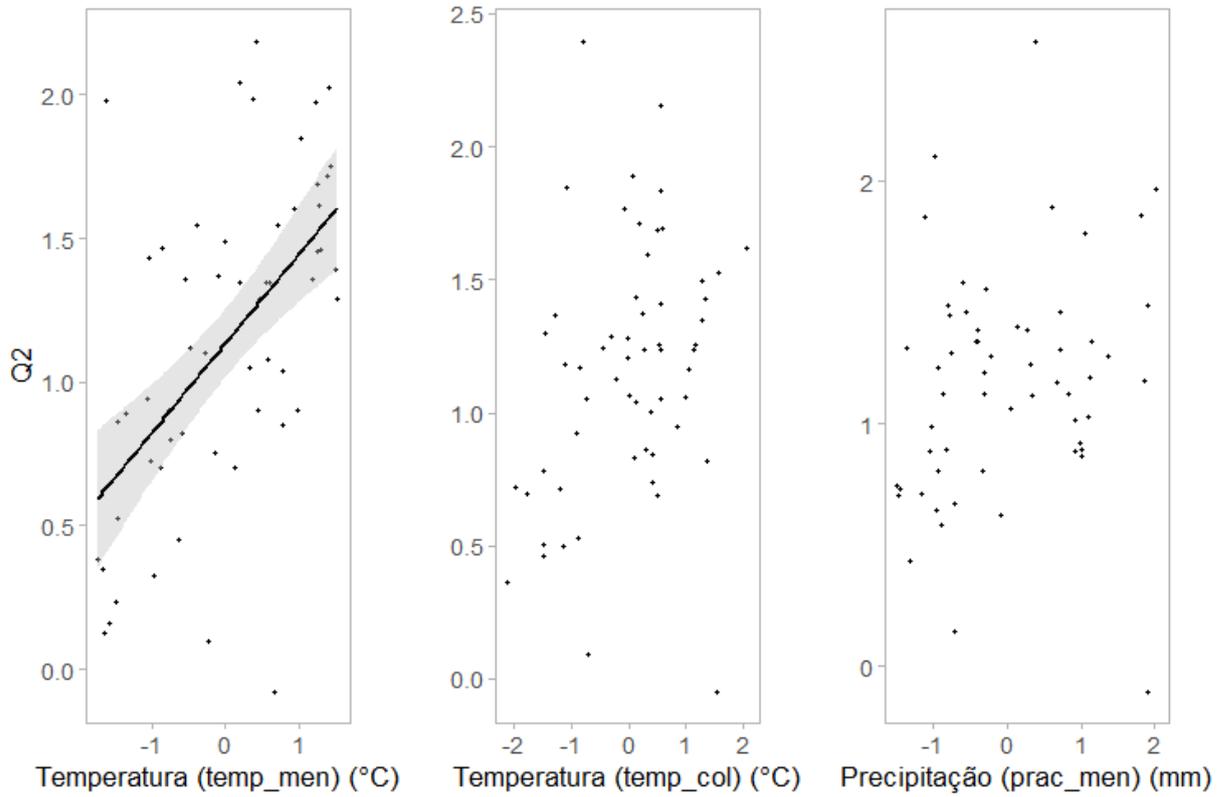
Apêndice B – Gráficos dos ajustes dos modelos selecionados como preditores de riqueza rarefeita, abundância e dominância.



Gráficos mostrando o ajuste dos resíduos do modelos selecionado (m2), com a correlação de ambas variáveis significativas na explicação da abundância. Valores de Beta: temp_col = 0,61; temp_men = 0,80; temp_men = temperatura 30 dias antes da coleta, temp_col = temperatura dos dias de coleta.



Gráficos mostrando o ajuste dos resíduos do modelos selecionado (m2), com a correlação de ambas variáveis na explicação da riqueza rarefeita (Q0). Apenas temp_men foi significativa. Valores de Beta: temp_men = 0,60; temp_men = temperatura 30 dias antes da coleta, temp_col = temperatura dos dias de coleta.



Gráficos mostrando o ajuste dos resíduos do modelos selecionado (m2 e m7), com a correlação das variáveis na explicação da dominância (Q2). Apenas temp_men foi significativa, em ambos modelos. Valores de Beta: temp_men (m2) = 0,31; temp_men (m7) = 0,41. temp_men = temperatura 30 dias antes da coleta, temp_col = temperatura dos dias de coleta, prac_men = precipitação acumulada de 30 dias antes da coleta.