



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas / UNIFAL-MG
Programa de Pós-graduação – Ecologia e Tecnologia Ambiental

Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700. Alfenas - MG CEP 37130-000
Fone: (35) 3299-1419 (Coordenação) / (35) 3299-1392 (Secretaria)
www.unifal-mg.edu.br/ppgecoambiental/



MARIANA MONTEIRO DE BRITO

A INFLUÊNCIA DE DIFERENTES TIPOS DE MATRIZ NA GUILDA DE BORBOLETAS
FRUGÍVORAS (INSECTA: LEPIDOPTERA) EM FRAGMENTOS DE MATA
ATLÂNTICA

Alfenas/MG

2013



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas / UNIFAL-MG
Programa de Pós-graduação – Ecologia e Tecnologia Ambiental

Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700. Alfenas - MG CEP 37130-000
Fone: (35) 3299-1419 (Coordenação) / (35) 3299-1392 (Secretaria)
www.unifal-mg.edu.br/ppgecoambiental/



MARIANA MONTEIRO DE BRITO

A INFLUÊNCIA DE DIFERENTES TIPOS DE MATRIZ NA GUILDA DE BORBOLETAS
FRUGÍVORAS (INSECTA: LEPIDOPTERA) EM FRAGMENTOS DE MATA
ATLÂNTICA

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Tecnologia Ambiental pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Meio Ambiente, Sociedade e Diversidade Biológica
Orientador: Profº Drº Alberto Arab
Co-orientador: Profº Drº Flavio Nunes Ramos.

Alfenas/MG

2013

Brito, Mariana Monteiro de.

A influência de diferentes tipos de matriz na guilda de borboletas frugívoras (Insecta: Lepidoptera) em fragmentos de Mata Atlântica / Mariana Monteiro de Brito. - 2013.

62 f. -

Orientador: Alberto Arab.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Tecnologia Ambiental) - Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, MG, 2013.

Bibliografia.

1. Borboleta. 2. Habitat (Ecologia). 3. Mata Atlântica. 4. Paisagens fragmentadas. I. Arab, Alberto. II. Título.

CDD: 595.78

MARIANA MONTEIRO DE BRITO

A INFLUÊNCIA DE DIFERENTES TIPOS DE MATRIZ NA GUILDA DE BORBOLETAS
FRUGÍVORAS (INSECTA: LEPIDOPTERA) EM FRAGMENTOS DE MATA
ATLÂNTICA

A Banca examinadora abaixo-assinada aprova a Dissertação apresentada como requisito para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Tecnologia Ambiental pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Meio Ambiente, Sociedade e Diversidade Biológica.

Aprovada em: 16/10/2013

Prof. Dr. Alberto José Arab Olavarrieta
Instituição: Unifal-MG

Assinatura: _____



Prof. Dr. Martin Pareja
Instituição: UFLA - MG

Assinatura: _____



Prof. Dra. Karina Lucas da Silva-Brandão
Instituição: USP - SP

Assinatura: _____



Dedico esse trabalho a minha família, amigos e ao meu companheiro Chico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, aos meus pais e irmãos pelo apoio e paciência durante esses anos.

Alberto José Arab Olavarrieta e Flavio Nunes Ramos pela orientação, sem vocês esse projeto não se realizaria.

Ao Danilo Bandini Ribeiro por ter me auxiliado em todas as etapas do trabalho.

Ao André Victor Lucci Freitas pela ajuda na identificação das espécies e pelas importantes sugestões.

A Érica Hasui pelas importantes sugestões.

A Mariana Raniero pelo auxílio e paciência em todas minhas dúvidas.

Ao meu companheiro e grande amigo Francisco, pelas palavras de apoio, pela enorme paciência frente ao meu desespero e por mostrar a luz nos momentos obscuros.

As minhas companheiras de República, que acompanharam, torceram e vibraram comigo.

Aos companheiros de campo Alexandre M. Dos Santos e Eduardo Loureiro Abreu por me aguentarem durante todo o tempo de coleta.

Aos proprietários dos fragmentos que permitiram a realização do trabalho em suas propriedades.

A toda equipe do setor de transporte pelo apoio.

A CAPES pela bolsa de estudos concedida.

Ao ETA, ECOFRAG, professores e colegas do programa por terem feito parte da minha história.

RESUMO

Para borboletas, tolerância à matriz pode ser outro critério importante para sua ocorrência em paisagens fragmentadas. Aqui nós examinamos os efeitos relativos da fragmentação do habitat e da matriz agrícola na composição funcional de borboletas frugívoras na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. Modelos lineares generalizados foram utilizados para detectar os efeitos das métricas da paisagem na riqueza e abundância de borboletas na assembleia total e nos grupos funcionais, e estatística circular também foi utilizado para analisar os padrões de abundância mensal do conjunto total e grupos funcionais nos remanescentes florestais e nas matrizes circundantes. No total, 650 borboletas representando 57 espécies foram capturados e a composição de espécies diferiu significativamente entre os fragmentos florestais e as matrizes adjacentes. Foram registradas 23 espécies especialistas de floresta, 18 espécies tolerantes a matriz e 16 não mostraram preferências de habitat. A riqueza e a abundância de espécies florestais foram mais bem explicadas pela proximidade e o tamanho dos fragmentos florestais circundantes, enquanto as espécies tolerantes a matriz e generalistas sem preferência de habitat eram particularmente sensíveis à forma do fragmento florestal e a porcentagem de matrizes em torno, especialmente pastagens. A análise circular revelou que as espécies florestais estiveram concentradas na estação chuvosa (setembro-março), enquanto que as espécies tolerantes a matriz estiveram concentradas entre abril e agosto. Além disso, as espécies generalistas sem preferência de habitat apresentaram menor sazonalidade que as especialistas. Entretanto mantendo-se a conectividade dos fragmentos florestais pode se aumentar a mobilidade e a dispersão de algumas espécies, os nossos resultados mostram que isso pode ser importante apenas para os especialistas em florestas. No entanto, nossos resultados sugerem que as recomendações de gestão podem ter impactos diferentes, dependendo de qual grupo funcional de borboletas frugívoras está sendo considerado.

Palavras-chave: Assembleias de borboletas. Fragmentação do habitat. Mata Atlântica. Matriz de paisagem.

ABSTRACT

For butterflies, tolerance to the matrix may be another important criterion of habitat occurrence in fragmented landscapes. Here we examine the relative effects of habitat fragmentation and agricultural matrix in the surrounding on fruit-feeding butterfly functional composition in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. Generalized linear models were used to detect the effects of landscape metrics on butterfly richness and abundance of the total assemblage and functional groups and circular statistics was used for analyzed the patterns of monthly abundance of the total assemblage and functional groups in the forest remnants and the surrounding matrices. In total, 650 butterflies representing 57 species were captured and species composition differed significantly between the forest fragments and the surrounding matrices. We recorded 23 forest specialists, 18 matrix-tolerant species and 16 did not show habitat preferences. Richness and abundance of forests species were best predicted with the proximity and size of surrounding forest fragments, while matrix-tolerant and generalists without habitat preference were particularly sensitive to forest fragment shape and the percentage of surrounding matrices, especially pastures. Circular analysis revealed that forest specialist species were concentrated in the rainy season (September - March) while matrix-tolerant species concentrated in April-August. Moreover, generalist without habitat preference showed lower seasonality than specialists. Although maintaining connectivity of forest fragments may increase the mobility and dispersion of some species, our results show that it is important only for forest specialists. However, our results suggest that management recommendations may have different impacts depending on which functional group of fruit-butterflies is being considered.

Keywords: Butterfly assemblages. Habitat fragmentation. Landscape matrix. Atlantic forest.

LISTA DE TABELAS

- TABELA 1 - Landscape metrics at two buffer scales of the sites containing fragments of semi-deciduous rainforest in the Alfenas region, Southeastern Brazil ... 41
- TABELA 2 - Butterfly species classified according to the functional groups obtained by regression tree analysis 43
- TABELA 3 - Fruit-feeding butterfly species and functional group contribution to average dissimilarity between forest fragments and agricultural matrices determined by SIMPER analysis 46
- TABELA 4 - Results of circular statistical analyses for the occurrence of seasonality of fruit feeding butterflies in two different habitat types and for functional groups. Angular deviation (s) indicates synchrony of abundance distributions. Rayleigh Test (Z) was used to determine whether seasonality was statistically significant 49
- TABELA 5 - Results of the GLM valid models ($\Delta AICc < 2$) for the effects of landscape metrics on richness and abundance of the total observed assemblage and functional groups of fruit-feeding butterflies collected from nine sites in the Alfenas region. Models are ranked from best to worst according to $\Delta AICc$ at two buffer scales. AREA (ha)= area of forest fragment of each site; Natural cover= percentage of natural forest; Coffee= percentage of coffee plantations; Sugarcane= percentage of sugarcane plantations; Pasture= percentage of pastures; NNA= Nearest Neighbor Area (ha); PROX= Proximity index; AWM= forest fragment shape complexity..... 50
- TABELA 6 - Supplementary material. List of the 57 fruit-feeding butterfly subfamilies and species that were recorded on 9 sites. Abundances of the species of forest fragments (F) and agricultural matrices (M) sites are shown separately 59

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1- Map of the sites containing fragments of semi-deciduous seasonal rainforest in Alfenas region and the land use classification of one of them (buffer = 400m)..... 39
- FIGURA 2 - Regression tree analysis for butterfly richness. Habitat specificity, habitat preference and habitat type were the predictor variables. Species were sorted by traits into groups at the tips of the regression trees and the value between parentheses signifies the number of species in that group which were present in the landscape 42
- FIGURA 3 - Individual-based rarefaction curve on the assemblage of frugivorous butterflies in fragmented landscape in Alfenas region, MG, Brazil. The dotted lines represent the 95% confidence interval. Filled circles: forest fragments. Empty circles: agricultural matrices 45
- FIGURA 4 - Results of the ordination by non-metric multidimensional scale (NMDS) based on a binary matrix of species presence-absence data and Bray-Curtis dissimilarity calculated index. The squares represent forest fragments and crosses agricultural matrices (Stress = 0.10) 46
- FIGURA 5 - Monthly abundances of fruit-feeding butterflies inside the fragments and the surrounding matrices from October 2011 to September 2012. Each triangle represents the number of individuals found in each month. The arrows represent the average vector length (r) of abundance. See Table 4 for statistical analyses..... 47
- FIGURA 6 - Monthly abundances of functional groups of fruit-feeding butterflies from October 2011 to September 2012. Each triangle represents the number of individuals found in each month. The arrows represent the average vector length (r) of abundance, and the small circles represent the Rayleigh critical values. See Table 4 for statistical analyses..... 48

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
1.1	Floresta Mata Atlântica Brasileira.....	11
1.2	Fragmentação.....	12
1.3	Matriz.....	14
1.4	Efeito da fragmentação na fauna.....	17
1.5	Insetos.....	18
1.6	Ordem Lepidóptera.....	19
1.7	Borboletas.....	20
2	OBJETIVOS	24
	REFERÊNCIAS	25
3	ARTIGO	36
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	62

1 INTRODUÇÃO

A fragmentação é o processo pelo qual uma área grande e de habitat contínuo é tanto reduzida em tamanho quanto dividida em dois ou mais fragmentos (WILCOVE; MCLELLAN; DOBSON, 1986). A fragmentação e a perda de hábitat são processos intimamente relacionados (LAURANCE; BIERREGAARD, 1997). A alteração da cobertura do solo produz, além da perda direta de habitat, a redução no tamanho das populações e o aumento na distância entre os fragmentos, efeito que dificulta o intercâmbio de indivíduos ou a reposição por recolonização de eventuais extinções (TURNER, 1996).

O estudo da fragmentação tem suas raízes na clássica Teoria da Biogeografia de Ilhas, que prevê que espécies de ocorrências no interior dos fragmentos são reguladas por dinâmica de colonização-extinção (MACARTHUR; WILSON, 1967). Vários estudos têm fornecido evidências de que o tamanho das "ilhas" dentro de uma exploração agrícola ou matriz de pastagem está relacionado tanto com probabilidades de extinção e a taxa de emigração de muitos taxa (THOMAS et al., 1998).

O complexo mosaico de tipos de vegetação que se situa entre fragmentos de floresta é conhecido como "matriz" (RICKETTS, 2001). A abordagem clássica derivada da Teoria da Biogeografia de Ilhas e Metapopulações que lida com os efeitos do tamanho e da configuração espacial dos fragmentos florestais e riqueza de espécies (MACARTHUR; WILSON, 1967; HANSKI, 1999), está sendo complementada por um crescente interesse em avaliar a importância da matriz agrícola para a conservação de espécies florestais (HORNED-DEVINE; DAILY; EHRLICH, 2003).

A matriz pode interagir com os traços específicos da espécie e modificar as suas respostas à fragmentação do habitat (BENDER; FAHRING, 2005). Matrizes que são estruturalmente semelhantes ao fragmento facilitam os movimentos individuais e aumentam a conectividade entre os fragmentos (RICKETTS, 2001). Para as espécies que habitam a floresta, as matrizes de alta qualidade são definidas como habitats estruturalmente complexos, que oferecem ambientes microclimáticos, refúgios, ou recursos alimentares similares aos da floresta (PERFECTO; VANDERMEER, 2002).

A fragmentação afeta de diferentes maneiras os invertebrados. Diversos trabalhos mostram alterações na composição de espécies em diferentes grupos de insetos (UEHARA-PRADO; BROWN JR.; FREITAS, 2005; CAIRNS et al., 2005). Esta alteração geralmente

beneficia organismos generalistas/opportunistas em detrimento dos organismos especialistas. A fragmentação florestal também leva a uma diminuição da riqueza e da diversidade de alguns grupos de insetos nativos e facilita a invasão de insetos oportunistas vindos de outros sistemas (SHAHABUDDIN; PONTE, 2005).

Alguns trabalhos mostraram que a riqueza, a diversidade e a composição da comunidade de borboletas frugívoras podem ser afetadas pela fragmentação (SHAHABUDDIN; PONTE, 2005). Além disso, as características da vegetação e a permeabilidade da matriz são fatores que estão correlacionados com a distribuição de borboletas (SHAHABUDDIN; TERBORGH, 1999; UEHARA-PRADO; BROWN JR.; FREITAS, 2005). O conhecimento dos efeitos da heterogeneidade de habitats e o arranjo espacial das espécies são essenciais para a compreensão do papel das interações entre espécies na prestação de serviços dos ecossistemas em agroecossistemas (DIEKÖTER et al., 2007).

1.1 Floresta Mata Atlântica Brasileira

A Mata Atlântica brasileira é um dos 34 *hotspots* mundiais, sendo uma área prioritária para conservação (HERINGER; MONTENEGRO, 2000). Estas áreas são compostas por um mosaico de biodiversidade e abrigam mais de 60% de todas as espécies terrestres do planeta. Extremamente heterogênea em sua composição, a Mata Atlântica estende-se de 4° a 32°S e cobre um amplo rol de zonas climáticas e formações vegetacionais, de tropicais a subtropicais. A elevação vai do nível do mar até 2.900m, com mudanças abruptas no tipo e profundidade dos solos e na temperatura média do ar (MANTOVANI, 2003). Variações longitudinais são igualmente marcantes. Quanto mais interioranas, mais sazonais tornam-se as florestas, com índices de pluviosidade caindo de 4000 mm a 1000 mm em algumas áreas da Serra do Mar (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; MANTOVANI, 2003).

O bioma Mata Atlântica é composto por formações florestais bem distintas, incluindo a floresta ombrófila do litoral (Serra do Mar), a floresta semidecídua do planalto, a floresta com araucária dos estados sulinos, manguezais, restingas e campos de altitudes. As características topográficas da Mata Atlântica foram fundamentais para o desenvolvimento da sua fauna e flora. A precipitação abundante e contínua, junto com a alta incidência solar, típica das regiões subtropicais, cria as condições ideais para a proliferação e diversificação da vegetação (TONHASCA, 2005). A diversidade de habitats promove a diversificação das

comunidades vegetais e de recursos disponíveis para a fauna, contribuindo para a excepcional riqueza de espécies vegetais e animais (TUOMISTO et al., 1995).

Nas últimas décadas, o reconhecimento da importância e da fragilidade da Mata Atlântica cresceu timidamente junto a sociedade brasileira. Apesar de ser protegido pela Constituição, o bioma continua a ser devastado devido a especulação imobiliária, extração ilegal de madeira e atividades agropecuárias (FONSECA, 1985). Cerca de metade da população brasileira vive em áreas originalmente cobertas pela Mata Atlântica (COUTINHO, 2001). O crescimento urbano desordenado e geralmente ilegal tem diminuído ainda mais as áreas de cobertura florestal, gerando um grande impacto ambiental (CARRANCAS, 2001). Após séculos de desmatamento, restam menos de 10% da floresta original, a qual cobria cerca de 12% do território brasileiro (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, 2008).

A dizimação da Mata Atlântica brasileira é um dos problemas de conservação mais alarmantes no mundo (MORI; BOOM; PRANCE, 1981; TERBORGH, 1992; VIANA; TABANEZ; BATISTA, 1997). A destruição da floresta resultou na eliminação de várias populações de organismos, e, potencialmente, na perda da diversidade genética de várias espécies (BROWN JR.; BROWN, 1992). Baseada na destruição quase total do bioma e no elevado número de espécies endêmicas especializadas para o ambiente de floresta é razoável supor que muitas espécies já foram extintas antes de serem descritas, e que muitos outros vão desaparecer em breve.

Diante desse cenário atual extremamente fragmentado e dinâmico da Mata Atlântica, a importância dos últimos grandes remanescentes florestais aumenta exponencialmente, e sua gestão deve ser cuidadosamente projetada e sua transformação em reservas naturais deve ser cuidadosamente considerada. Cada remanescente possui um importante papel para a conservação das espécies. As diferenças claras na quantidade de floresta nos remanescentes e como eles são organizados em cada sub-região devem ser considerados no planejamento de conservação da biodiversidade (TONHASCA, 2005).

1.2 Fragmentação

As atividades humanas vêm transformando os ambientes naturais a muitos séculos, de modo que a maior parte dos sistemas apresenta-se hoje alterada ou com diferentes graus de fragmentação (DEAN, 1997). A fragmentação é o processo pelo qual uma área grande e de habitat contínuo é tanto reduzida em tamanho quanto dividida em duas ou mais partes

(WILCOVE; MCLELLAN; DOBSON,1986). Esses habitats que anteriormente ocupavam grandes áreas são divididos em pequenos pedaços por estradas, campos, cidades e um grande número de outras atividades humanas (PRIMACK; RODRIGUES, 2001).

O estudo de fragmentação tem suas raízes na clássica Teoria da Biogeografia de Ilhas, que prevê que espécies de ocorrências no interior dos fragmentos são reguladas por dinâmica de colonização-extinção (MACARTHUR; WILSON, 1967). Vários estudos têm fornecido evidências de que o tamanho das "ilhas" dentro de uma exploração agrícola ou matriz de pastagem está relacionado tanto com probabilidades de extinção e a taxa de emigração de muitos taxa (THOMAS et al., 1998). Desenvolvimentos teóricos em Teoria Espacial (FORMAN, 1997) e Macroecologia (GASTON; BLACKBURN, 2000) substituíram a Teoria da Biogeografia de Ilhas em 1980 por Ecologia da Paisagem, com um novo foco sobre o arranjo espacial de fragmentos e da estrutura da matriz (LAURANCE; COCHRANE, 2001; HAILA, 2002).

No entanto, os princípios básicos da Teoria da Biogeografia de Ilhas continuam a ser relevantes para a fragmentação, e a recente teoria tem que superar algumas das deficiências do clássico modelo de paisagem, incorporando princípios ecológicos (HANSKI; GYLLENBURG, 1997; POLIS; ANDERSON; HOLT, 1997). A Teoria da Biogeografia de Ilha também prediz que a diversidade e a abundância de organismos nas "ilhas" dependem da área e da distância entre as "ilhas" (WU; VANKAT, 1995; COOK et al., 2002). Em ambientes fragmentados a área terrestre e o isolamento são variáveis chaves na determinação da população e da comunidade de organismos (HANSKI, 1999; STEFFAN-DEWENTER, 2003). Assim, a fragmentação influencia negativamente a biota nativa e é uma das principais causas de perda de biodiversidade em florestas tropicais e temperadas (SAUNDERS; HOBBS; MARGULES, 1991; TABARELLI; MANTOVANI; PERES, 1999).

Dada a proporção cada vez maior de florestas que existem em um estado fragmentado, uma questão importante a considerar é o grau em que pequenos fragmentos contribuem para a preservação das comunidades biológicas típicas da floresta original. Fragmentos pequenos provavelmente diferem marcadamente na composição da floresta original (TABARELLI; MANTOVANI; PERES, 1999), e na riqueza de espécies (TURNER; CORLETT, 1996). Além do isolamento e da redução de hábitat, o processo de fragmentação florestal produz um aumento do microhábitat de borda. Este aumento leva à gradual perda de diversidade devido a alterações abiótica e bióticas fazendo com que remanescentes florestais não comportem a mesma diversidade que hábitats contínuos.

A fragmentação e perda do hábitat são processos intimamente relacionados (LAURANCE; BIERREGAARD, 1997). A alteração da cobertura do solo produz, além da perda direta de hábitat, a redução no tamanho das populações e aumento na distância entre os fragmentos, efeito que dificulta o intercâmbio de indivíduos ou a reposição por recolonização de eventuais extinções (TURNER, 1996). Pequenos fragmentos podem não possuir condições típicas de interior de mata, e como resultado podem sofrer mudanças dramáticas na composição natural de espécies (FONSECA; ROBINSON, 1990; LAURANCE, 1994; STEVENS; HUSBAND, 1998; YANER, 1998).

A fragmentação também muda as condições físicas através de efeitos de borda, sendo que a proporção de borda é inversamente proporcional ao tamanho do fragmento. A borda é fisicamente diferente do habitat no interior, diferindo no microclima, na incidência de radiação solar, umidade e padrão do vento, que são importantes para sobrevivência de muitos organismos (LAURANCE, 1994). A borda da mata pode ser considerada um microhabitat transicional entre os ecossistemas florestal e o adjacente, cuja criação pode induzir a alterações microclimáticas (KAPOS, 1989; MALCOM, 1994; CAMARGO; KAPOS, 1995; JOSE et al., 1996; KAPOS et al., 1997; BÁLDI, 1999; COPPLESTONE; JOHNSON; JONES, 2000), causando aumentos na mortalidade de árvores (LAURANCE et al., 1998; 2000), na densidade arbórea (WILLIAMS-LINERA, 1990), no desenvolvimento vegetal e na invasão de espécies exóticas (BROTHERS; SPINGARN, 1992; MURCIA, 1995) e diminuição do recrutamento de plântulas (WAHUNGU; CATTERALL; OLSEN, 2002). Formando assim um microhabitat antrópico, distinto dos florestais, com diferente composição de espécies e estrutura da vegetação (LOVEJOY et al., 1986; LAURANCE, 1991; BROWN JR.; HUTCHINGS, 1997).

Com o tempo, estas alterações podem afetar drasticamente os processos ecológicos como polinização, predação, comportamento territorial e hábitos alimentares (LOVEJOY et al., 1986; LAURANCE, 1991; RESTREPO; GOMEZ, 1999) levando à perda da diversidade de plantas e animais. Consequentemente fragmentos pequenos possuem maior proporção de ambiente alterado, e assim, espécies vegetais e animais que dependem das condições exclusivas do interior da mata perdem seus habitats pela expansão da borda ao interior do remanescente (STEVENS; HUSBAND, 1998).

Como resultados destas alterações, os ecossistemas fragmentados geralmente não suportam comunidades de espécies encontradas no ecossistema intacto (LOVEJOY et al., 1984). Por isso a compreensão dos processos ecológicos pode trazer informações importantes e fundamentais para o manejo de espécies florestais e recuperação de áreas degradadas.

1.3 Matriz

O complexo mosaico de tipos de vegetação que se situa entre fragmentos de floresta é conhecido como “matriz” (RICKETTS, 2001). A abordagem clássica derivada da Teoria da Biogeografia de Ilhas e Metapopulações que lida com os efeitos do tamanho e da configuração espacial dos fragmentos florestais e riqueza de espécies (MAC ARTHUR; WILSON, 1967; HANSKI, 1999), está sendo complementada por um crescente interesse em avaliar a importância da matriz agrícola para a conservação de espécies florestais (HORNED-DEVINE; DAILY; EHRLICH, 2003).

Em ambientes terrestres o tamanho das manchas e o isolamento são variáveis-chave na determinação da população e processos ao nível da comunidade (STEFFAN-DEWENTER, 2003). A matriz pode interagir com os traços específicos da espécie e modificar as suas respostas à fragmentação do habitat (LOMOLINO; PERAULT, 2001; BENDER; FAHRIG, 2005). Assim, a matriz em torno dos fragmentos pode ser uma parte importante do ambiente de um organismo. O tipo adequado de matriz varia para diferentes organismos, dependendo da área, do ambiente abiótico, estrutura do habitat, e da composição de espécies (FORMAN; GODRON, 1986; WIENS, 1997).

O ajuste da clássica Teoria de Biogeografia de Ilhas para o contexto do continente faz com que este modelo seja uma ferramenta útil para avaliar os efeitos do tipo de matriz, assim o isolamento pode agora ser visto não só em termos de distância, mas também com relação a qualidade da matriz. Suporte teóricos e os modelos de Malanson (2003) e Bender & Fahrig (2005) sugerem que a colonização e a dispersão dos taxa nos fragmentos estão relacionadas com a estrutura da matriz. Evidências empíricas que demonstram a importância da permeabilidade da matriz para as taxas de colonização nos fragmentos vem de estudos com vertebrados (VERBEYLEN *et al.*, 2003) e invertebrados (CHARDON, ADRIAENSEN & MATTHYSEN, 2003).

Há um consenso emergente de que as comunidades em fragmentos, mesmo fragmentos muito grandes, são profundamente influenciadas pela qualidade da matriz circundante (GASCON; LOVEJOY, 1998; FAHRIG, 2001; BROTONS; MÖNKKÖNEN; MARTIN, 2003; JULES; SHAHANI, 2003; LOMOLINO; SMITH, 2003; RODEWALD, 2003; CARROLL *et al.*, 2004; GRAY, SMITH; LAYVA, 2004; FISCHER *et al.*, 2005; MURPHY; LOVETT-DOUST, 2004; WETHERED; LAWES, 2005). Os efeitos negativos do isolamento são reduzidos com o aumento da qualidade da matriz (CARROLL *et al.*, 2004), aumentando a permeabilidade da matriz para potenciais colonizações e reduzindo as taxas de

extinção nos fragmentos (MARZLUFF; EWING, 2001; RICKETTS, 2001; ANTONGIOVANNI; METZGER, 2005; BERRY et al., 2005).

Matrizes que são estruturalmente semelhantes ao fragmento facilitam os movimentos individuais e aumentam a conectividade entre os fragmentos (RICKETTS, 2001). Para as espécies que habitam a floresta, as matrizes de alta qualidade são definidas como habitats estruturalmente complexos, que oferecem ambientes microclimáticos, refúgios, ou recursos alimentares similares aos da floresta (PERFECTO; VANDERMEER, 2002). A matriz pode ser usada como uma rota de dispersão ou como um habitat que proporciona recursos alternativos ou complementares. Perfecto e Vandermeer (2002) demonstraram em seus estudos que uma matriz agrícola mais parecida com o remanescente de floresta mantém uma maior diversidade de formigas do que matrizes menos semelhantes. Em outras palavras, se a matriz mantém um elevado grau de semelhança estrutural com os fragmentos, então a matriz tende a apoiar uma maior riqueza de espécies em relação as outras matrizes com menor semelhança estrutural.

Por outro lado, a evidência direta da capacidade de migração dos organismos através dos diferentes tipos de matrizes é mais escassa. Castellon e Seiving (2006), por exemplo, relataram que as aves de sub-bosque preferem percorrer matrizes de arbustos ou corredores, ao invés de pastagens. Para os invertebrados, a maioria dos melhores dados que mostram como o tipo de matriz influencia a migração entre os fragmentos de vegetação foram obtidos para as borboletas (HADDAD, 1999; ROLAND; KEYGHOBADI; FOWNES, 2000; RICKETTS, 2001; RIES; DEBINSKI, 2001; KRAUSS; STEFFAN-DEWENTER; TSCHARNTKE, 2003).

A matriz pode ser importante na evolução da dinâmica do fragmento por várias razões. Primeiro, a matriz, muitas vezes, atua como um filtro seletivo (não como uma barreira absoluta) para os movimentos de espécies entre os fragmentos. O tipo de vegetação da matriz irá determinar o tamanho dos poros do filtro para os movimentos de indivíduos. Uma floresta secundária, por exemplo, seria análoga a um filtro com grandes poros que permite mais movimento da fauna devido à sua similaridade estrutural com a floresta primária, enquanto uma matriz do tipo pastagem teria pequenos poros que impedem o movimento de alguns organismos (MALCOLM, 1991).

Se esta analogia com um filtro for correta, seria de esperar um aumento gradual na riqueza de espécies, pelo menos daquelas associadas com o habitat primário, a partir dos menores poros (como pastagem) para os habitats com maiores poros (como crescimento secundário). Para as espécies florestais esperasse que ocorra uma variação quanto aos

requisitos para o tamanho dos poros, espécies que toleram menores poros serão mais capazes de persistirem em remanescentes florestais (LAURANCE, 1990; 1991; 1994).

A qualidade da matriz agrícola tem implicações importantes na riqueza de espécies, dispersão e serviços dos ecossistemas. Muitos trabalhos compararam a biodiversidade em diferentes tipos de sistemas agrícolas (por exemplo, sombra e sol, cacau, café, pastagem), e os resultados desses estudos mostram que as áreas com vegetação que mimetizam os fragmentos florestais geralmente têm maior riqueza de espécies (LUCK; DAILY, 2003; PERFECTO et al., 2007; PHILPOTT et al., 2008).

Os efeitos da matriz são importantes para compreender os movimentos individuais e a dinâmica de populações nos fragmentos distribuídos (WIENS, 1994; PITHER; TAYLOR, 1998; RICKETTS, 2001; TISCHENDORF; FAHRIG, 2001; HAYNES; CRONIN, 2003; SCHOOLEY; WIENS, 2004; FAHRING, 2007). Portanto, o conhecimento dos efeitos da heterogeneidade de habitats e o arranjo espacial das espécies são essenciais para a compreensão do papel das interações entre espécies na prestação de serviços dos ecossistemas em agroecossistemas (DIEKÖTER et al., 2007).

1.4 O efeito da fragmentação na fauna

Embora geralmente observemos um declínio na biodiversidade global quando uma grande área de habitat é particionada em fragmentos, algumas espécies tornam-se mais abundantes após a fragmentação. As espécies que se beneficiam são tipicamente aquelas especializadas em viver em ecótonos, entre dois tipos de habitat. Mesmo que alguns animais não sejam afetados ou possam ser favorecidos por estas condições (DEBINSKI; HOLT, 2000), a abundância de diversos grupos é significativamente reduzida em fragmentos (BIERREGAARD et al., 2001), já que muitas espécies são sensíveis a estrutura da vegetação e ao seu microclima (LEVEY, 1988).

Laurance e Bierregaard (1997) fizeram uma busca dos trabalhos teóricos e aplicados sobre o assunto e concluíram que, de modo geral, espécie com densidade populacional e capacidade de dispersão baixas possuem maior probabilidade de desaparecerem em fragmentos, assim como as espécies mais sensíveis a distúrbios. Espécies naturalmente sujeitas a grandes flutuações populacionais também possuem maiores riscos de extinção local (SIMBERLOFF, 1986). Animais como as antas e onças que são mamíferos de grande porte, são mais vulneráveis por necessitarem de extensas áreas de forrageamento (ROBINSON; REDFORD, 1986). Tabarelli, Mantovani e Peres (1999) relataram o declínio da

densidade de lauráceas, mirtáceas, rubiáceas e sapotáceas em fragmentos de Mata Atlântica. Os frutos dessas plantas são importantes na dieta de diversos animais e aves, sendo assim pode-se esperar que os riscos de extinção local de frugívoros por falta de alimento sejam mais acentuados.

Muitas espécies de aves e de outros animais não ingressam em áreas abertas, com a fragmentação suas populações acabam ficando isoladas, mesmo quando os remanescentes florestais são próximos entre si (TURNER, 1996). Alguns mamíferos de pequeno porte encontrados na Mata Atlântica podem se deslocar por até 1 km entre fragmentos, mas outras espécies exibem pouca ou nenhuma movimentação (PIRES et al., 2002). Existem alguns casos onde apenas os machos transitam entre os fragmentos, o que pode gerar um desvio na razão sexual das populações isoladas (FERNANDEZ; BARROS; SANDINO, 2003). O que faz com que essas populações sejam muito vulneráveis a flutuações demográficas aleatórias aumentando o risco de extinção (RALLS; BALLOU, 1983). Como a diversidade genética esta associada ao número de indivíduos (FRANKHAM, 1995), o isolamento provocado pela fragmentação pode reduzir a heterozigose e tornar as populações inviáveis a longo prazo (ALLENDORF; LEARY, 1986).

Quando as ameaças de extinção vêm de perdas de habitat, a estratégia de conservação é relativamente direta: o habitat precisa ser preservado. Mas isso pode ser dispendioso e politicamente difícil de conseguir. É também impraticável desenvolver uma estratégia de conservação para todas as espécies, e o bem-estar da maioria necessariamente dependerá dos esforços de conservação dirigidos para umas poucas dessas espécies, mais notáveise criticamente ameaçadas. À medida que a preservação de habitat se tornar mais e mais o foco dos esforços de conservação, torna-se especialmente importante identificar os habitats que são mais críticos para manter a diversidade de espécies como um todo e determinar a área daqueles habitats exigida para manter populações mínimas viáveis da maioria das espécies (RICKLEFS, 2011).

1.5 Insetos

Estima-se que existam entre 5 e 10 milhões de espécies de insetos (GASTON, 1991), o que faz destes artrópodes de longe o principal componente da biodiversidade do planeta. Eles ocupam os mais variados habitats, sendo os principais consumidores e decompositores dos ecossistemas terrestres (WILSON, 1987) e representam o mais importante recurso alimentar para diversos animais de diferentes grupos taxonômicos (MAJER, 1987). Mais da metade das

espécies de pássaros e morcegos e entre 30 e 40% dos outros mamíferos nas florestas neotropicais são insetívoros (MALCOM, 1997). Nesses ecossistemas, os insetos são ainda vitais como agentes polinizadores e predadores de sementes.

Segundo Bawa (1990), cerca de 90% das espécies de plantas que produzem flores nas florestas tropicais são polinizadas por animais, principalmente insetos. As abelhas em geral polinizam o maior número de espécies, principalmente das árvores localizadas no estrato superior da floresta. Borboletas, mariposas, besouros, vespas e moscas são outros grupos importantes (BAWA, 1990; KRESS; BEACH, 1994). Os insetos possuem uma excepcional capacidade de localizar plantas em baixas densidades, o que torna a polinização muito eficiente (FRANKIE, 1976) podendo assim compensar os efeitos negativos da fragmentação florestal.

Os insetos são os principais herbívoros das florestas tropicais, consumindo entre 8 e 12% de toda matéria verde (ao passo que o consumo dos vertebrados não passa de 3%) (LEIGH, 1975; GOLLEY, 1983). Porém o impacto causado pelos insetos é provavelmente subestimado, já que as espécies sugadoras de seivas, extremamente abundantes na copa das árvores, geralmente não consideradas nas avaliações de herbivoria (JANZEN, 1983). Cigarras, pulgões, cochonilhas e outros insetos sugadores removem quantidades significativas de nitrogênio, carboidratos e água das árvores, além de serem importantes no controle de vetores de doenças (DAVIDSON et al., 2003).

Estudos e variáveis envolvidas demonstram uma grande complexidade envolvida nas relações entre espécies na floresta neotropical. Organismos que a primeira vista poderiam ser considerados irrelevantes podem ser cruciais para o funcionamento dos mecanismos das florestas. Pode-se esperar que estudos futuros, especialmente na Mata Atlântica, revelaram associações intrincadas e igualmente importantes.

1.6 Ordem Lepidóptera

A ordem Lepidóptera constitui um grupo de insetos muito diversificado e bem sucedido ecologicamente. As mariposas representam a grande maioria dos insetos desta ordem, com cerca de 127.000 espécies descritas, distribuídas em 25 superfamílias. Já as borboletas, apresentam cerca de 19.000 espécies descritas, distribuídas em duas superfamílias: Hesperioidea e Papilionoidea (HEPPNER, 1991; BROWN JR.; FREITAS, 1999).

São insetos terrestres e holometábolos (metamorfose completa), em geral mastigadores de material vegetal no estágio larval e sugadores de líquidos (néctar, seiva, água enriquecida,

material orgânico em putrefação) na fase adulta. Estão presentes em todos os ecossistemas terrestres, com adaptações especiais para viver em desertos (formas de diapausa profunda, geralmente na pupa, que pode esperar anos até eclodir), regiões árticas (estocagem de anticongelantes na hemolinfa) e florestas tropicais com pressão exagerada de patógenos, predadores e parasitóides (diferentes síndromes de camuflagem, construção de abrigos, atividade noturna, esporões nas pernas e altas concentrações externas e internas de substâncias químicas amargas ou venenosas) (BROWN; FREITAS, 1999).

Em ambientes não perturbados, as larvas e os adultos são encontrados em qualquer época do ano, ocupando as mesmas plantas-hospedeiras no mesmo microhábitat (território, área de vida, ou espaço de procura de recursos, inclusive parceiro). Quanto mais instável, imprevisível ou cíclico seja o ambiente, ou mais variável seja a densidade da subpopulação, mais aberta e fluída esta fica, com muitas adaptações para procurar, encontrar, reconhecer e colonizar novos ambientes (BROWN; FREITAS, 1999).

Especialmente em ambientes complexos e variáveis (como a Mata Atlântica), o “empacotamento” de populações de diferentes espécies em pequenos nichos é muito fino, sendo a instabilidade local das subpopulações bastante alta. Isso faz com que as comunidades de lepidópteros estejam sempre em fluxo, tipicamente com até a metade das espécies locais tendo presença errática, muito difícil de ver na fase adulta (a mais evidente e visível) (BROWN; FREITAS, 1999).

A recomposição comunitária de lepidópteros após perturbação natural é rápida e complexa, acompanhando as séries sucessionais das plantas-hospedeiras. Por outro lado, em ambientes profundamente alterados, antrópicos ou poluídos, a vasta maioria das espécies de Lepidoptera desaparece por completo, deixando umas poucas “pragas” resistentes, adaptáveis ou colonizadoras, que podem atingir densidades populacionais muito altas. Isto retarda ou inibe a sucessão vegetal e animal, eventualmente levando a um sistema muito empobrecido, que torna a recuperação da comunidade original impraticável (BROWN; FREITAS, 1999).

1.7 Borboletas

O termo popular borboleta refere-se àqueles lepidópteros de hábitos diurnos e crepusculares, com representantes distribuídos em seis famílias: Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae e Nymphalidae (WAHLBERG et al., 2005). As borboletas são normalmente divididas em duas guildas, segundo os hábitos alimentares dos adultos (DEVRIES, 1987): nectarívoras e frugívoras. As nectarívoras, que se alimentam de néctar

durante a vida adulta, incluem a maior parte das espécies de Papilionidae, Lycaenidae, Riodinidae, e a maioria dos Nymphalidae (DEVRIES, 1987). As frugívoras, que obtêm a maior parte de seus nutrientes de frutas fermentadas e seiva de plantas, são representadas na região neotropical principalmente pela linhagem satiroíde de Nymphalidae (FREITAS; BROWN JR., 2004): representada pelas subfamílias Satyrinae, Brassolinae, Morphinae, Charaxinae e Biblidinae), e pela tribo Coeini (Nymphalinae).

No Brasil, existem aproximadamente entre 3.130 e 3.300 espécies descritas de borboletas (BECCALONI; GASTON, 1995; BROWN JR.; FREITAS, 1999). Por ter sua sistemática relativamente bem conhecida, as borboletas são objetos de investigação em diversos estudos biológicos, dentre eles: interações inseto-plantas, conservação de habitats naturais, variabilidade genética em populações, biogeografia e uso como bioindicadores, entre outros (BROWN JR.; FREITAS, 1999). As borboletas estão envolvidas em muitas interações ecológicas dentro das comunidades a que pertencem, destacando-se as mutualísticas (polinização) e de predação (herbivoria), dentre outras. Elas ainda servem como modelo para pesquisas de ecologia de populações e comportamento (pela facilidade de marcação nas asas); genética da seleção natural e em processos básicos como: alimentação, parasitismo, competição e predação (identificação de substâncias tóxicas presentes, camuflagem e mimetismo) (BOGGS; WATT; EHRLICH, 2003). Por possuírem representantes com tamanho grande, coloridos e de fácil visualização, as borboletas podem ser usadas como espécies “bandeiras” para a conservação e indicadores para monitoramento ambiental. Destaca-se também o fato de serem comuns no ano inteiro, apresentarem grande diversidade, facilidade de amostragem e identificação, ciclos de vida pequenos e facilidade de criação em laboratório (BROWN JR.; FREITAS, 1999).

A região da Mata Atlântica possui uma fauna de borboletas muito diversa, representando cerca de 2/3 das espécies brasileiras, muitas das quais são raras e difíceis de encontrar (BROWN JR., 1996). Ao contrário da maioria das espécies da Floresta Amazônica, cujos habitats permanecem relativamente íntegros, grande parte das populações de borboletas da Mata Atlântica encontra-se hoje em fragmentos menores que 1.000 ha (BROWN JR., 1996; BROWN JR.; FREITAS, 2000a; b). Nesses ambientes complexos e variáveis, a instabilidade local das populações é muito alta fazendo com que as comunidades de borboletas estejam sempre em fluxo, tipicamente com até metade das espécies locais tendo presença errática nos fragmentos menores (BROWN JR.; FREITAS, 1999; 2000b; 2002).

A diversidade de borboletas (mais do que a riqueza) esta significativamente correlacionada tanto com a área de mata como seu grau de isolamento (BAZ; BOYERO,

1995). As diferenças na diversidade entre habitats podem ser atribuídas à variedade de condições apropriadas para as borboletas, o que inclui fonte de néctar, água, lama e incidência de luz solar (BROWN JR.; HUTCHINGS, 1997), além da conectividade entre áreas de mata e jardins cultivados (BROWN JR.; FREITAS, 2002).

Para as borboletas, a fragmentação ocasiona mudanças na área, qualidade e quantidade de habitats, e aumenta a distância entre habitats semelhantes. Quando menos intensa, a fragmentação resulta em um mosaico de ambientes e, conseqüentemente, numa grande heterogeneidade, com aparente aumento da diversidade total devido ao aumento do número de espécies de estágios sucessionais iniciais, mas com perda de espécies clímax e da diversidade genética (BROWN JR., 1991). No entanto, muitos grupos de borboletas aparentam ser resistentes aos efeitos da fragmentação (LEWIS, 2001), possuindo populações viáveis mesmo em pequenos fragmentos localizados em matriz urbana (BROWN JR.; FREITAS, 2002).

Alguns trabalhos mostraram que a fragmentação pode afetar a riqueza, a diversidade e a composição da comunidade de borboletas frugívoras (HORNER-DEVINE; DAILY; EHRLICH, 2003; VEDDELER et al.,2005; SHAHABUDDIN; PONTE, 2005). Componentes desta fragmentação como o grau de isolamento e o tamanho do fragmento afetam a assembléia de borboletas frugívoras (VEDDELER et al.,2005). Além disso, as características da vegetação e a permeabilidade da matriz são fatores que estão correlacionados com a distribuição de borboletas (SHAHABUDDIN; TERBORGH, 1999; RAMOS, 2000; UEHARA-PRADO; BROWN JR.; FREITAS, 2005).

Trabalhando em um sistema tropical bastante antropizado na Indonésia, Veddeler et al.(2005) encontraram uma riqueza de 33 espécies, número bem próximo ao encontrado por Fortunato e Ruszczyk (1997) em parques urbanos de Minas Gerais (36 espécies). Hamer et al.(2003) e Schulze, Linsenmair e Fiedler,(2001) trabalhando em florestas de Borneo encontraram uma riqueza de 53 espécies de borboletas frugívoras. Três trabalhos realizados na bacia do Amazonas encontraram diferentes riquezas de borboletas frugívoras. DeVries e Walla (2001) capturaram 128 espécies na reserva La Selva Lodge, Equador, enquanto Ramos (2000) trabalhando em fragmentos florestais registrou uma riqueza de 90 espécies e Shahabuddin e Terborgh (1999) amostraram 41 espécies na Venezuela. Apesar destes trabalhos apresentarem uma grande amplitude de métodos e resultados, é evidente que para borboletas frugívoras, sistemas muito simplificados devido à perturbação tendem a ter menos espécies que áreas não perturbadas e áreas com níveis intermediários de perturbação (HAMER; HILL, 2000).

Apesar de vários estudos relatarem alterações nestes parâmetros, não existe um padrão claro nestas alterações, e alguns autores chegam a relatar padrões opostos nas suas conclusões (SUMMERVILLE; CRIST, 2001; SHAHABUDDIN; PONTE, 2005). Portanto, apesar das borboletas frugívoras serem consideradas um grupo com grande potencial para estudos de monitoramento (BROWN JR.; FREITAS, 2000b), são necessários mais estudos para elucidar os padrões de distribuição e os fatores que afetam as borboletas frugívoras em ambientes fragmentados.

2 OBJETIVOS

Para melhorar a compreensão dos padrões de diversidade de assembleias das borboletas frugívoras em paisagens fragmentadas, buscou-se determinar se existem diferenças na assembleia de borboletas frugívoras entre os fragmentos florestais e as matrizes agrícolas. Prevemos que: (1) riqueza e abundância de grupos funcionais de borboletas frugívoras irá ser influenciada de forma diferente por características da matriz envolvente e (2) a sua fenologia sazonal poderia ser explicada pela variação de flutuações sazonais recursos alimentares dos fragmentos.

REFERÊNCIAS

- ALLENDORF, F. W.; LEARY, R. F. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In: SOULÉ, M. E. **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Sunderland: Sinauer Associates, 1986. p. 57-76.
- ANTONGIOVANNI, M.; METZGER, J. P. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. **Biological Conservation**, v. 122, n. 3, p. 441–451, Apr. 2005.
- BALDI, A. Microclimate and vegetation edge effects in a reedbed in Hungary. **Biodiversity Conservation**, v. 8, n. 12, p. 1697-1706, Dec. 1999.
- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n., p. 399-422, Nov. 1990.
- BAZ, A.; BOYERO, A. G. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. **Journal of Biogeography**, v. 22, n. 1, p. 129–140, Jan. 1995.
- BECCALONI, G. W.; GASTON, K. J. Predicting species richness of Neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) as indicators. **Biological Conservation**, v. 71, n. 1, p. 77– 86, Jan. 1995.
- BENDER, D.; FAHRIG, L. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. **Ecology**, v. 86, n. 4, p. 1023-1033, Jan. 2005.
- BERRY, O. et al. Effect of vegetation matrix on animal dispersal: genetic evidence from a study of endangered skinks. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 855–864, June 2005.
- BIERREGAARD JR., R. O. et al. Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon. In: BIERREGAARD, Jr., R. O. et al. **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented landscape**. New Haven: Yale University Press, 2001. p. 371-385.
- BOGGS, C. L.; WATT, W. B.; EHRLICH, P. R. **Butterflies: ecology and evolution taking night**. Chicago: The University of Chicago Press, 2003.
- HERINGER, H.; MONTENEGRO M. M. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos**. Brasília, DF, 2000.
- BROTHERS, T. S.; SPINGARN, A. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. **Conservation Biology**, v. 6, n. 1, p. 91-100, Mar. 1992.
- BROTONS, L.; MÖNKKÖNEN, M.; MARTIN, J. L. Are fragments islands? Landscape context and density – area relationships in boreal forest birds. **American Naturalist**, v. 162, n. 3, p. 343–357, Sept. 2003.

BROWN JR., K. S. Conservation of neotropical environments: insects as indicators. In: COLLINS, N. M.; THOMAS, J. A. **The Conservation of Insects and their Habitats**. London: Academic Press, 1991. p. 349-404.

_____. Conservation of threatened species of Brazilian butterflies. In: AE, S. A. et al. **Decline and conservation of butterflies in Japan**. Osaka: Lepidopterist Society of Japan, 1996. p. 45-62.

BROWN JR., K. S.; BROWN, G. G. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: WHITMORE, T. C.; SAYER, J. A. **Tropical deforestation and species extinctions**. Londres: Chapman and Hall, 1992. p. 119-142.

BROWN JR., K. S.; FREITAS, A. V. L. Lepidoptera. Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX. In: BRANDÃO, C. R. F.; ANCELLO, E. M. **Invertebrados terrestres**. São Paulo: FAPESP, 1999. p. 225-243.

_____. Diversidade de Lepidoptera em Santa Teresa, Espírito Santo. **Museu de Biologia Professor Mello Leitão**, v. 11, n. 12, p. 71-116, Jun. 2000a.

_____. Atlantic Forest Butterflies: Indicators for Landscape Conservation. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 934-956, Dec. 2000b.

_____. Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: structure, instability, environmental correlates, and conservation. **Journal of Insect Conservation**, v. 6, n. 4, p. 217-231, Dec. 2002.

BROWN JR., K. S.; HUTCHINGS, R. W. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian butterflies. In: LAURENCE, W. F.; BIERREGAARD JR., R. O. **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 91-110.

CAIRNS, C. E. et al. Bee populations, forest disturbance, and africanization in Mexico. **Biotropica**, v. 37, n. 4, p. 686-692, Dec. 2005.

CAMARGO, J. L.; KAPOS, V. Complex edge effects on soil-moisture and microclimate in Central Amazonian Forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 2, p. 205-221, May 1995.

CARRANCA, A. O litoral norte pede Socorro. **Revista Veja**, 2001. p. 18-26.

CARROLL, C. et al. Extinction debt of protected areas in developing landscapes. **Conservation Biology**, v. 18, n. 4, p. 1110-1120, Aug. 2004.

CASTELLON, T. D.; SEIVING, K. E. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. **Conservation Biology**, v. 20, n. 1, p. 135-145, Feb. 2006.

CHARDON, J. P.; ADRIAENSEN, F.; MATTHYSEN, E. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). **Landscape Ecology**, v. 18, n. 6, p. 561-573, Sept. 2003.

COOK, W. et al. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. **Ecology Letters**, v.5, n. 5, p.619–623, Sept. 2002.

COPPLESTONE, D.; JOHNSON, M. S.; JONES, S. R. Radionucleotide behavior and transport in a coniferous woodland ecosystem: the distribution of radionucleotides in soil and leaf litter. **Water Air and Soil Pollution**, v. 122, n. 3-4, p. 389-404, Sept.2000.

COUTINHO, L. A bioladroagem. **Revista Veja**, 24 de out. 2001.p. 148-149.

DAVIDSON, D. W. et al. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, n. 5621, p. 969-972, May2003.

DIEKÖTTER, T. et al. Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. **Oikos**, v. 116, n. 9, p. 1588-1598, Sept. 2007.

DEAN, W. **A ferro e fogo: A história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1997.

DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology**, v. 14, n. 2, p. 342-355, Apr. 2000.

DEVRIES, P. J. **The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae**. Princeton: Princeton University Press, 1987.

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

FAHRIG, L. How much habitat is enough? **Biological Conservation**, v. 100, n. 1, p. 65–74, July2001.

FAHRIG, L. Non-optimal animal movement in human altered landscapes. **Functional Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1003-1015, Aug. 2007.

FERNANDEZ, F. A. S.; BARROS, C. S.; SANDINO, M. Razões sexuais desviadas em populações da cuíca *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica. **Natureza & Conservação**, v. 1, n. 1, p. 21-27, Abr. 2003.

FISCHER, I. et al. Making the matrix matter: challenges in Australian grazing landscapes. **Biodiversity and Conservation**, v. 14, n. 3, p. 561–578, Mar. 2005.

FONSECA, G. A. B. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 34, n. 1, p. 17-34, 1985.

FONSECA, G. A. B.; ROBINSON, J. G. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. **Biological Conservation**, v. 53, n. 4, p.265-294, 1990.

FORMAN, R. T. T. **Land mosaics: the ecology of landscapes and regions**. Cambridge: University Press, 1997.

- FORMAN, R.; GODRON, M. **Landscape ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1986.
- FORTUNATO, L.; RUSZCZYK, A. Comunidades de Lepidópteros frugívoras em áreas verdes urbanas e extra urbanas de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 57, n. 1, p. 79-87, 1997.
- FRANKHAM, R. Conservation genetics. **Annual Review of Genetics**, v. 29, n. 1, p. 305-327, Dec. 1995.
- FRANKIE, G. W. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. In: BURLEY, J.; STYLES, B. T. **Tropical trees: variation, breeding and conservation**. Londres: Academic Press, 1976. p. 151-159.
- FREITAS, A. V. L.; BROWN JR., K. S. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). **Systems biology**, v. 53, n.3, p. 363-383, June 2004.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica**. São Paulo, 2008.
- GASCON, C.; LOVEJOY, T. E. Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. **Zoology: Analysis of Complex Systems**, v. 101, p. 273-280, 1998.
- GASTON, K. J. The magnitude of global insects species richness. **Conservation Biology**, v. 5, n. 3, p. 283-296, Sept. 1991.
- GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. Oxford: Blackwell Science, 2000.
- GOLLEY, F. B. Nutrient cycling and nutrient conservation. In: GOLLEY, F. B. **Tropical rain forest ecosystems**. Amsterdã: Elsevier, 1983.
- GRAY, M. J.; SMITH, L. M.; LAYVA, R. I. Influence of agricultural landscape structure on a southern high plains, USA, amphibian assemblage. **Landscape Ecology**, v. 19, n. 7, p. 719-729, Oct. 2004.
- HADDAD, N. M. Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. **Ecological Applications**, v. 9, n. 2, p. 612-622, May 1999.
- HAILA, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. **Ecological Applications**, v. 12, n. 2, p. 321-334, Apr. 2002.
- HAMER, K. C.; HILL, J. K. Scale-dependent consequences of habitat modification for species diversity in tropical forests. **Conservation Biology**, v. 14, n. 5, p. 1435-1440, Oct. 2000.
- HAMER, K. C. et al. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, n. 1, p. 150-162, Feb. 2003.

HANSKI, I.; GYLLENBURG, M. Uniting two general patterns in the distribution of species. **Science**, v. 275, n. 5298, p. 397–399, Jan. 1997.

HANSKI, I. Metapopulation dynamics and conservation biology. In: MAY, R. M.; HARVEY, P. H. **Metapopulation ecology**. Oxford: Oxford University Press, 1999, p. 179-194.

HAYNES, K. J.; CRONIN, J. T. Matrix composition affects the spatial ecology of a prairie planthopper. **Ecology**, v. 84, n. 11, p. 2856-2866, Nov. 2003.

HEPPNER, J. B. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. **Tropical Lepidoptera**, v. 1, n. 1, p. 1- 85, 1991.

HORNER-DEVINE, M. C., DAILY, G. C.; EHRLICH, P. R. Countryside biogeography of tropical butterflies. **Conservation Biology**, v. 17, n. 1, p. 168-177, Feb. 2003.

JANZEN, D. H. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? In: GOLLEY, F. B. **Tropical rain forest ecosystems**. Amsterdã: Elsevier, 1983.

JOSE, S. et al. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. **Forest Ecology and Management**, v. 89, n. 1-3, p. 51-62, Oct. 1996.

JULES, E. S.; SHAHANI, P. A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 3, p. 459–464, June 2003.

KAPOS, V. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, n. 2, p. 173-185, May 1989.

KAPOS, V. et al. Edge related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O., **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 33-43.

KRAUSS, J.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 6, p. 889–900, June 2003.

KRESS, W. J.; BEACH, J. H. Flowering plant reproductive system. In: MCDADE, L. A. et al. **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Princeton: University of Chicago Press, 1994. p. 161-182.

LAURANCE, W. F. Comparative responses of five arboreal marsupials to tropical forest fragmentation. **Journal of Mammalogy**, v. 71, n. 4, p. 641-653, Nov. 1990.

_____. Edge effects in tropical forest fragments: application as a model for the design of nature reserves. **Biological Conservation**, v. 57, n. 2, p. 205-219, Jan. 1991.

_____. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. **Biological Conservation**, v. 69, n. 1, p. 23-22, Jan. 1994.

LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago, 1997.

LAURANCE, W. F. et al. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, Jr., R. O. **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 502-514.

LAURANCE, W. F. et al. Rainforest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. **Ecology**, v. 79, n. 6, p. 2032-2040, Sept. 1998.

LAURANCE, W. F. et al. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, v. 404, n. 1, p. 836, Apr. 2000.

LAURANCE, W. F.; COCHRANE, M. A. Synergistic effects in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, v. 15, n. 6, p. 1488-1489, Dec. 2001.

LEIGH, Jr., E. G. Structure and climate in tropical rain forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 6, p. 67-86, Nov. 1975.

LEVEY, D. J. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. **Ecology**, v. 69, n. 4, p. 1076-1089, Aug. 1988.

LEWIS, O. T. Effect of experimental selective logging on tropical butterflies. **Conservation Biology**, v. 15, n. 2, p. 389-400, Apr. 2001.

LOMOLINO, M.; PERAULT, D. Island biogeography and landscape ecology of mammals inhabiting fragmented, temperate rain forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 2, p. 113-132, Mar. 2001.

LOMOLINO, M. V.; SMITH, G. A. Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 4, p. 275-286, July 2003.

LOVEJOY, T. E. et al. Ecosystem decay of Amazon forest remnants. In: NITECKI, M. H. **Extinctions**. Chicago: University of Chicago Press, 1984, p. 295-325.

LOVEJOY, T. E. et al. Edge and other effects of isolation on Amazon Forest fragments. In: SOULÉ, M. E. **Conservation Biology: the science of scarcity and diversity**. Sunderland: Sunderland Sinauer Associates, 1986.

LUCK, G. W.; DAILY, G. C. Tropical countryside bird assemblages: Richness, composition, and foraging differ by landscape context. **Ecological Applications**, v. 13, n. 1, p. 235-247, Feb. 2003.

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

- MAJER, J. D. The conservation and study of invertebrates in remnants of native vegetation. In: SAUNDERS, D. A. et al. **Nature conservation: the role of remnants of native vegetation**. Sydney: Surrey Beatty and Sons, 1987. p. 333-335.
- MALANSON, G. P. Dispersal across continuous and binary representations of landscapes. **Ecological Modelling**, v. 169, n. 1, p. 17–24, Nov. 2003.
- MALCOLM, J. R. **The small mammals of Amazonian forest fragments: Pattern and process**. Gainesville: University of Florida, 1991.
- MALCOLM, J. R. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. **Ecology**, v. 75, n. 8, p. 2438-2445, Dec. 1994.
- MALCOLM, J. R. Insects biomass in Amazonian forest fragments. In: STORK, N. E.; ADIS, J.; DIDHAM, R. K. **Canopy arthropods**. Londres: Chapman & Hall, 1997. p. 510-533.
- MANTOVANI, A. **Fenologia reprodutiva e estrutura genética de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae)**. 2003. 106f. Tese (Doutorado em Botânica Vegetal) – Faculdade de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- MARZLUFF, J. M.; EWING, K. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. **Restoration Ecology**, v. 9, n. 3, p. 280–292, Sept. 2001.
- MORI, S. A.; BOOM, B. M.; PRANCE, G. T. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. **Brittonia**, v. 33, n. 2, p. 233-145, Apr./June 1981.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 2, p. 58-62, Feb. 1995.
- MURPHY, H. T.; LOVETT-DOUST, J. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? **Oikos**, v. 105, n. 1, p. 3–14, Apr. 2004.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in South-eastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 139–158, Dec. 2000.
- PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. **Conservation Biology**, v. 16, n. 1, p. 174-182, Feb. 2002.
- PERFECTO, I. et al. Shaded coffee and the stability of rainforest margins in Latin America. In: TSCHARNTKE, T. et al. **The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation**. Heidelberg: Environmental Science Series, 2007. p. 225-261.
- PHILPOTT, S. M. et al. Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. **Conservation Biology**, v. 22, n. 5, p. 1093–1105, Oct. 2008.

PIRES, A. S. et al. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. **Biological Conservation**, v. 108, n. 2, p. 229-237, Dec. 2002.

PITHER, J.; TAYLOR, P. D. An experimental assessment of landscape connectivity. **Oikos**, v. 83, n. 1, p. 166-174, Feb. 1998.

POLIS, G. A., ANDERSON, W. B.; HOLT, R. D. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 289–316, Nov. 1997.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação**. Londrina: Gráfica e Editora Midiograf, 2001.

RALLS, K.; BALLOU, J. D. Extinction: lessons from zoos. In: SCHONEWALD-COX, C. M. et al. **Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations**. Menlo Park: Benjamin Cummings, 1983. p. 164-184.

RAMOS, F. A. Nymphalid butterfly communities in an amazonian forest fragment. **Journal of Research on the Lepidoptera**, v. 35, n. 1, p. 29-41, Feb. 2000.

RESTREPO, C.; GOMEZ, N. Responses of understory birds to anthropogenic edges in a Neotropical montane Forest. **Ecological Applications**, v. 8, n. 1, p. 170-183, Feb. 1999.

RICKETTS, N. T. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. **The American Naturalist**, v. 158, n. 1, p. 87-99, July 2001.

RICKLEFS, R. E. **The Economy of nature**. New York: W. H. Freeman and Company, 2011.

RIES, L.; DEBINSKI, D. M. Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of central Iowa. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, n. 5, p. 840–852, Sept. 2001.

ROBINSON, J. G.; REDFORD, K. H. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. **American Naturalist**, v. 128, n. 5, p. 665-680, Nov. 1986.

RODEWALD, A. D. The importance of land uses within the landscape matrix. **Wildlife Society Bulletin**, v. 21, n. 2, p. 586– 592, 2003.

ROLAND, J.; KEYGHOBADI, N.; FOWNES, S. Alpine Parnassius butterfly dispersal: effects of landscape and population size. **Ecology**, v. 81, n. 6, p. 1642–1653, June 2000.

SAUNDERS, D. A.; HOBBS, R. J.; MARGULES, C. R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. **Conservation Biology**, v. 5, n. 1, p. 18–32, Mar. 1991.

SCHOOLEY, R. L.; WIENS, J. A. Movements of cactus bugs: patch transfers, matrix resistance, and edge permeability. **Landscape Ecology**, v. 19, n. 7, p. 801-810, Oct. 2004.

SCHULZE, C. H.; LINSENMAIR, K. E.; FIEDLER, K. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. **Plant Ecology**, v. 153, n. 1-2, p. 133-152, Apr. 2001.

- SHAHABUDDIN, G.; PONTE, C. A. Frugivorous butterfly species in tropical forest fragments: correlates of vulnerability to extinction. **Biodiversity and Conservation**, v. 14, n. 5, p. 1137-1152, May 2005.
- SHAHABUDDIN, G.; TERBORGH, J. W. Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, n. 6, p. 703-722, Nov. 1999.
- SIMBERLOFF, D. The proximate causes of extinction. In: RAUP, D. M.; JABLONSKI, D. **Patterns and processes in the history of life**. Berlin: Springer-Verlag, 1986. p. 259-276.
- STEVENS, S. M.; HUSBAND, T. P. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. **Conservation Biology**, v. 85, n. 1-2, p. 1-8, July/Aug. 1998.
- STEFFAN-DEWENTER, I. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. **Conservation Biology**, v. 17, n. 4, p. 1036-1044, Aug. 2003.
- SUMMERVILLE, K. S.; CRIST, T. O. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). **Ecology**, v. 82, n. 5, p. 1360-1370, May 2001.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation and plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 91, n. 2-3, p. 119-127, Dec. 1999.
- TERBORGH, J. Maintenance of diversity in tropical forests. **Biotropica**, v. 24, n. 2, p. 283-292, June 1992.
- THOMAS, J. A. et al. Population dynamics in the genus *Maculinea* (Lepidoptera: Lycaenidae). In: DEMPSTER, P. J.; MCLEAN, G. F. I. **Insect Populations**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. p. 261-290.
- TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. On the use of connectivity measures in spatial ecology. **Oikos**, v. 95, n. 1, p. 152-155, Oct. 2001.
- TONHASCA JR., A. **Ecologia e História Natural da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2005.
- TUOMISTO, H. et al. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, v. 229, n. 5220, p. 63-66, July 1995.
- TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, n. 2, p. 200-209, Apr. 1996.
- TURNER, I. M.; CORLETT, R. T. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 8, p. 330-333, Aug. 1996.

UEHARA-PRADO, M.; BROWN JR., K. S.; FREITAS, A. V. L. Biological traits of frugivorous butterflies in a fragmented and a continuous landscape in the south Brazilian Atlantic forest. **Journal of the Lepidopterists' Society**, v. 59, n. 2, p. 96-106, 2005.

VEDDELER, D. et al. The contribution of tropical secondary forest fragments to the conservation of fruit-feeding butterflies: effects of isolation and age. **Biodiversity and Conservation**, v. 14, n. 14, p. 3577-3592, Dec. 2005.

VERBEYLEN, G. et al. Does matrix resistance influence red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? **Landscape Ecology**, v. 18, n. 8, p. 791-805, Dec. 2003.

VIANA, V. M.; TABANEZ, A. A. J.; BATISTA, J. L. F. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD Jr, R. O. **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 351-365.

WAHLBERG, N. et al. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. **Proceedings of the Royal Society**, v. 272, n. 1572, p. 1577-1586, Aug. 2005.

WAHUNGU, G. M.; CATTERALL, C. P.; OLSEN, M. F. Seedling predation and growth at a rainforest-pasture ecotone, and the value of shoots as seedling analogues. **Forest Ecology and Management**, v. 162, n. 2-3, p. 251-260, June 2002.

WETHERED, R.; LAWES, M. J. Nestedness of bird assemblages in fragmented Afrotropical forest: the effect of plantation forestry in the matrix. **Biological Conservation**, v. 123, n. 1, p. 125-137, May 2005.

WIENS, J. A. Habitat fragmentation: island v. landscape perspectives on bird conservation. **The International Journal of Avian Science**, v. 137, n. 1, p. 97-104, Jan. 1994.

WIENS, J. A. Metapopulation dynamics and landscape ecology. In: HANSKI AND, I. A.; GILPIN, M. E. **Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution**. San Diego: Academic, 1997. p. 43-62.

WILCOVE, D. S.; MCLELLAN, C. H.; DOBSON, A. P. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: SOULÉ, M. E. **Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity**. Michigan: Michigan University, 1986. p. 237-256.

WILLIAMS-LINERA, G. Vegetation structure and environmental conditions of forest in Panama. **Journal of Ecology**, v. 78, n. 2, p. 356-373, June 1990.

WILSON, E. O. The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). **Conservation Biology**, v. 1, n. 4, p. 344-346, Dec. 1987.

WU, J.; VANKAT, J. L. Island biogeography: theory and applications. In: NIERENBERG, W. A. **Encyclopedia of environmental biology**. San Diego: Academic Press, 1995. p. 371-379.

YANER, R. H. Changes in wildlife communities near edges. **Conservation Biology**, v. 2, n. 4, p. 333-3, Dec. 1998.

3 ARTIGO

Artigo desenvolvido como produto do curso de pós-graduação em Ecologia e Tecnologia Ambiental.

Autores: Mariana M. Brito, Danilo B. Ribeiro, Mariana Raniero, Érica Hasui, Flávio N. Ramos, Alberto Arab

Artigo redigido conforme normas da Journal of Insect Conservation

Functional composition and phenology of fruit-feeding butterflies in a fragmented landscape: habitat generalists show lower seasonality than forest and matrix specialists

Abstract

For butterflies, tolerance to the matrix may be another important criterion of habitat occurrence in fragmented landscapes. Here we examine the relative effects of habitat fragmentation and agricultural matrix in the surrounding on fruit-feeding butterfly functional composition in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. Generalized linear models were used to detect the effects of landscape metrics on butterfly richness and abundance of the total assemblage and functional groups and circular statistics was used for analyzed the patterns of monthly abundance of the total assemblage and functional groups in the forest remnants and the surrounding matrices. In total, 650 butterflies representing 57 species were captured and species composition differed significantly between the forest fragments and the surrounding matrices. We recorded 23 forest specialists, 18 matrix-tolerant species and 16 did not show habitat preferences. Richness and abundance of forests species were best predicted with the proximity and size of surrounding forest fragments, while matrix-tolerant and generalists without habitat preference were particularly sensitive to forest fragment shape and the percentage of surrounding matrices, especially pastures. Circular analysis revealed that forest specialist species were concentrated in the rainy season (September - March) while matrix-tolerant species concentrated in April-August. Moreover, generalist without habitat preference showed lower seasonality than specialists. Although maintaining connectivity of forest fragments may increase the mobility and dispersion of some species, our results show that it is important only for forest specialists. However, our results suggest that management recommendations may have different impacts depending on which functional group of fruit-butterflies is being considered.

Keywords: butterfly assemblages; habitat fragmentation; landscape matrix; Atlantic forest;

Introduction

Habitat fragmentation is one of the major causes of the increased rate of species extinction observed in recent decades (Fahrig 2003; Foley et al. 2005). It not only influences species richness, but can result in persistent changes in ecological function (Laurance et al. 2006), reducing diversity of plants, seed dispersers and pollinators (Laurance et al. 2000; Lopes et al. 2009). The effects of forest fragmentation on the functional composition of insects, however, have been poorly studied, despite them mediating many key ecological functions such as herbivory and pollination (e.g. Didham et al. 1996; Wirth et al. 2008). Butterflies are excellent model for the study of habitat fragmentation because many butterfly species are influenced by habitat degradation (Dover and Settele 2009; Hanski 1999), and also because most species are very specific concerning their local habitat requirements, such as food resources and host plants (Munguira et al. 2009). Butterflies also respond to characteristics of vegetation structure (Dover and Settele 2009, Ribeiro et al. 2012) and may explore the surrounding matrix (Dennis and Hardy 2007). Moreover, fruit-feeding butterflies are excellent models to study temporal diversity variation, because of their seasonal distribution (Hamer et al. 2005, Molleman et al. 2006). Seasonal variation in abundances can also rise from phenological adaptations to seasonal environmental

fluctuations, i.e., species could respond to environmental cues such as changes in environmental factors, which help them to time the life-cycle optimally (Wolda 1989). For certain species, the seasonal variation in abundance can also be explained by their ability to track resources spatially and migrate over distances, often over several generations (Brower 1996). However, there is not information about the phenological adaptations of tropical butterflies induced by different habitat types in a fragmented landscape.

The availability of resources in the matrix is a key factor determining the presence of fragment-dependent species in fragmented landscapes (Jokimaki and Huhta 1996). For butterflies, tolerance to the matrix may be another important criterion of habitat occurrence in fragmented landscapes. Ries and Debinski (2001) found a high matrix permeability for generalist butterfly species, whereas specialists were unlikely to emigrate from a fragment. Considering their low dispersal and matrix tolerance capabilities, the effects of configuration and composition of landscape may be different for forest specialist and matrix-tolerant species. Thus, we can assume that species whose food resources (for larvae and/or adults) are cultivated by humans in the agricultural matrices are matrix-tolerant species. Recently, many empirical studies have reported strong influences of the matrix composition on species distribution and colonization–extinction dynamics in fragmented landscapes (Dormann et al. 2007; Prugh et al. 2008; Umetsu et al. 2008; Watling et al. 2011). In terrestrial environments, the matrix may interact with species-specific traits to modify species responses to habitat fragmentation (Lomolino and Perault 2001; Bender and Fahrig 2005). Matrices that are structurally similar to the habitat patch facilitate individual movements and increase fragment connectivity (Ricketts 2001). For forest specialist, high-quality matrices are defined as structurally complex habitats that offer microclimatic environments, refuges, or food resources similar to those in the forest (Perfecto and Vandermeer 2002).

In Southeastern Brazil, the Atlantic rain forest is a severely fragmented and threatened biome that represents a biodiversity hotspot characterized by high levels of endemism and species diversity (Brown Jr. and Brown 1992; Morellato and Haddad 2000). This destruction has resulted in a fragmented landscape composed of remnants of native forest surrounded by a matrix composed of crops, pastures and vegetation in different stages of succession (Saunders et al. 1991). For species occupying fragmented habitats, understanding the behavioral mechanisms that lead to successful between habitat movements enhances the efficacy of conservation planning for current and prospective landscapes (Fahrig 2007; McIntire et al. 2007; Vos et al. 2008; Knowlton and Graham 2010). To enhance the understanding of diversity patterns of fruit-feeding butterflies' assemblages in a fragmented landscapes, we sought to determine whether there are differences in the assembly of fruit-feeding butterflies between the forest fragments and the agricultural matrices. We evaluate the effect of habitat fragmentation monitoring responses of functional groups of fruit-feeding butterflies in sites with different levels of fragmentation. We predict that: (1) richness and abundance of functional groups of fruit-feeding butterflies will be influenced differently by characteristics of the surrounding matrix; (2) forest specialist species will be more affected by fragment isolation than generalist and matrix-tolerant species; and (3) specialist butterflies will show stronger seasonality than generalist butterflies without habitat preference.

Methods

Study Area

This study was conducted in the region of Alfenas (21° 25'45" S and 45° 56'50" W), Minas Gerais State (MG), south-eastern Brazil. The original landscape of the region was described as semi-deciduous seasonal Atlantic rainforest (IBGE 2004) that covered the Alfenas region, but agricultural development fragmented the

vegetation resulting in a largely deforested landscape with pastures, coffee and sugarcane plantations, and native forest fragments (Fundação SOS Mata Atlântica and INPE 2009). The climate is seasonal and moderately humid, altitude ranging from 720 to 1350 m, the annual mean temperature and rainfall are 23 °C and 1513 mm, respectively (Costa 1998). The region experiences a single long dry season from June to September.

We conducted our surveys in 9 sites containing forest fragments ranging from 20.91 to 87.18 ha in size and adjacent matrices of pastures and plantations of coffee and sugarcane (Fig. 1).

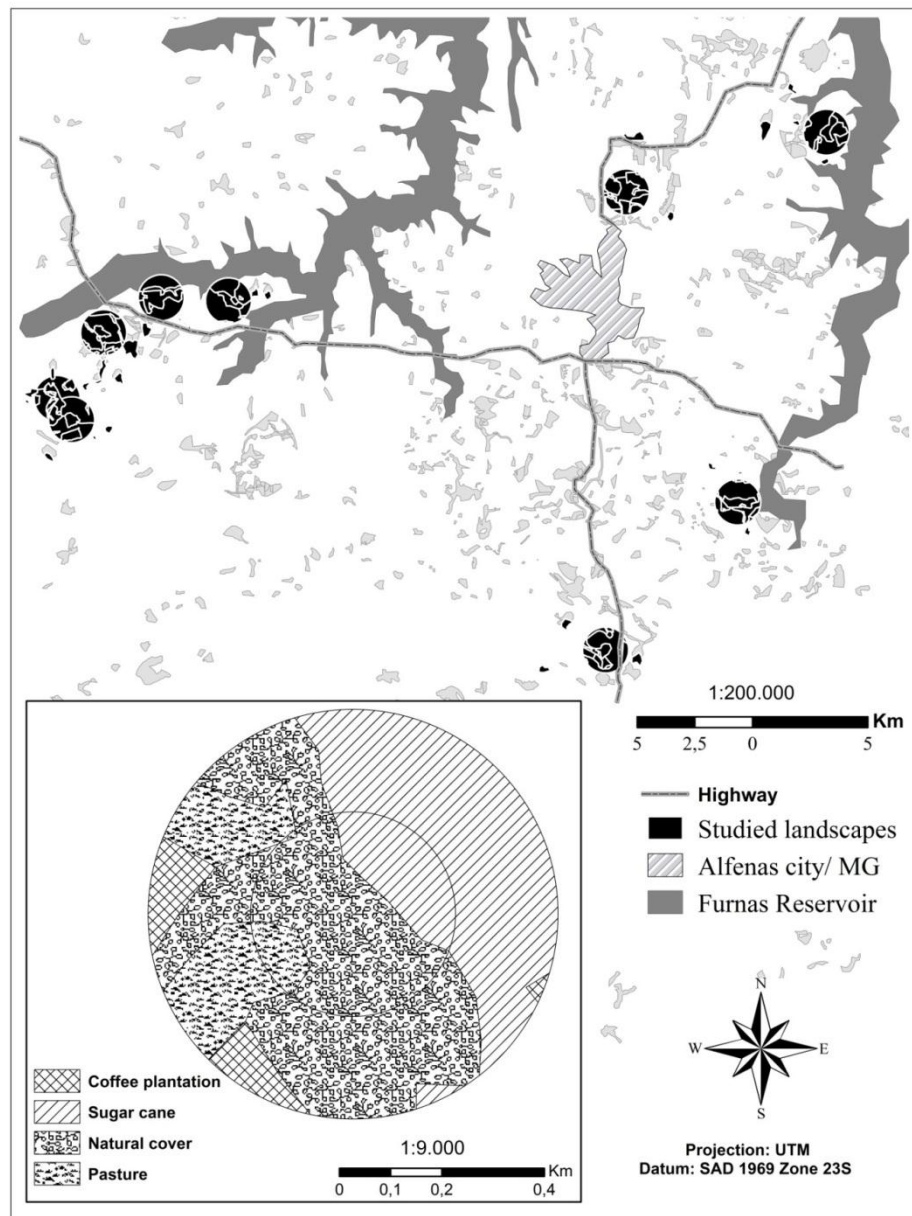


Fig. 1 Map of the sites containing fragments of semi-deciduous seasonal rainforest in Alfenas region and the land use classification of one of them (buffer = 400m)

The selection of sampled landscapes followed a land cover map generated from digital image processing of the satellite Sino-Brazilian CBERS-2B, from 2009 and resolution of 20m. The criteria adopted for the selection of the nine sites were: i) similarity of degradation, by observing spectral attributes such color and

texture; ii) minimum distance of four kilometers between areas, for guarantee sample independence, and; iii) a gradient of natural habitat amount from 8 to 62%, along the selected landscapes, into a 1000 m radii (Table 1). Since fragmentation and deforestation are commonly associated with many synergistic disturbances that can transform fragments into entirely new ecosystems (Peres et al. 2010). To characterize the intensity and extent of fragmentation within each site, we obtained landscape metrics using the ArcGis software (Version 10.0) on the basis of the extensions V-LATE and Patch Analyst 5.0. For each site, we analyzed landscape metrics at two different scales (buffer of 200 and 400 m radius) around the center of each forest fragment. We choose these spatial scales because the structure of fruit-feeding butterfly assemblages is mainly influenced by the characteristics of the landscape in the immediate surrounding (Ribeiro et al. 2012). We calculated the following landscape metrics potentially affecting butterfly populations.

1. Fragment area (AREA) (m²);
2. Nearest Neighbor Distance (NNDist); distance to the nearest forest fragment (m);
3. Nearest Neighbor Area (NNA); the respective area of the nearest forest fragment (m²);
4. Proximity Index (PROX); an index of patch connectivity accounting for the amount (i.e. area) and proximity (i.e., distance) of neighboring patches of the same patch type (or class) surrounding a focal patch, calculated for each discrete patch and then summarized across all patches in the landscape as a simple arithmetic mean;
5. Area Weighted Mean Patch Fractal Dimension (AWM); since larger patches tend to be more complex than smaller patches, this index quantifies shape complexity by weighting patches according to their size;
6. Percentage of landscape; the percentage of the landscape comprised of a particular patch type, corresponding to its proportion related to the entire landscape area (buffer of 200 m= 12.4 ha; buffer of 400 m= 50.2 ha).
NC: percentage of natural forest; CF: percentage of coffee plantations; SC: percentage of sugarcane plantations; PS: percentage of pastures.

Table 1 Landscape metrics at two buffer scales of the sites containing fragments of semi-deciduous rainforest in the Alfenas region, Southeastern Brazil

SITES	Forest Fragment and Total area	Buffer scale																	
		200 m									400 m								
		AREA	NC	CF	SC	PS	NND	NNA	PROX	AWM	AREA	NC	CF	SC	PS	NND	NNA	PROX	AWM
1	Cemitério (22.99 ha)	12.4	99	1	0	0	228.0	0.3	0.4	1.2	36.8	73	0	27	0	209.5	3.9	2.6	1.2
2	São José (28.57 ha)	10.2	81	19	0	0	154.5	0.0	5.6	1.2	21.8	43	6	37	1	0.0	0.0	1.7	1.3
3	Paraíso (36.85 ha)	11.9	94	6	0	0	154.5	0.0	0.0	1.2	24.2	48	49	0	2	317.7	16.9	0.1	1.2
4	I (37.05 ha)	10.9	87	0	5	0	154.5	0.0	0.7	1.2	20.4	41	0	37	0	112.3	2.7	0.6	1.3
5	Porto (87.18 ha)	11.4	91	0	9	0	228.0	0.3	0.0	1.2	36.8	73	0	27	0	209.5	3.9	2.6	1.2
6	M (56.05 ha)	8.0	64	0	28	8	0.0	0.0	0.3	1.3	21.8	43	6	37	14	0.0	0.0	1.7	1.3
7	Matão (20.91 ha)	11.4	91	0	0	6	228.0	0.3	0.1	1.2	25.9	52	0	0	31	345.2	15.1	0.2	1.3
8	N (27.72 ha)	12.6	100	0	0	0	0.0	0.0	1.6	1.2	24.9	49	0	25	26	0.0	0.0	2.8	1.2
9	Gaspar (81.55 ha)	12.6	100	0	0	0	154.5	0.0	0.1	1.2	44.0	88	5	5	0	317.7	16.9	0.0	1.2

Sites= number of the correspondent landscape studied; AREA (ha)= area of the forest fragment; NC= percentage of natural forest; CF= percentage of coffee plantations; SC= percentage of sugarcane plantations; PS= percentage of pastures; NND= Nearest Neighbor Distance (m); NNA= Nearest Neighbor Area (ha); PROX= Proximity index mean of landscape; AWM= forest fragment shape complexity

Butterfly surveys

Frugivorous butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) were captured with attraction traps (Shuey 1997), containing fermented banana and sugarcane juice bait prepared at least 48 h before setting traps. We conducted 12 trapping sessions from October/ 2011 to September/2012, 6 sessions over the wet season and 6 over the dry season. In each session, the traps remained open in the field during three consecutive days and were visited daily. Bait was placed at 7:00 am and refreshed after 24 hours. Catch effort at each sampling session consisted of 54 traps open simultaneously at the nine sites. Most of the traps were placed in shaded areas and were hung from tree branches or wood poles with the base at about 90–110 cm from the ground. Traps were placed 50 m from the border within the forest fragments using an orthogonal setting rule, whenever feasible. Distances between traps were around 30 m, along a linear transect. On each visit, the butterflies captured were killed by compression of the thorax, placed in a small envelope for subsequent identification. The voucher specimens were deposited in the Entomology Collection of Universidade Federal de Alfenas.

Functional groups

To identify the factors that best explained the distribution of frugivorous butterflies to their habitats, we modeled regression trees for butterfly richness (response variable) using habitat type, habitat preference as predictor variables. Habitat preference was calculated using individual abundances. Optimal tree size was determined via the change in deviance explained with increasing tree size. Performance of the regression tree was assessed via a correlation of observed and expected values and the R^2 (De'ath and Fabricius 2000). Regression trees were modeled using Statistica v7.0 (StatSoft). Habitat specificity appears to be one of the key predictor variables associated with variation in butterfly richness. Differences occurred further along the successive node partitioning. Habitat preference and habitat type were the secondary predictor variable for butterfly richness with the highest richness recorded for habitat specialist species and generalists without habitat preference (Fig. 2). The functional groups obtained in this analysis were: (1) Generalists with forest preference, (2) Forest specialists, (3) Generalists without habitat preference, (4) Matrix specialists, and (5) Generalists with matrix preference (Table 2).

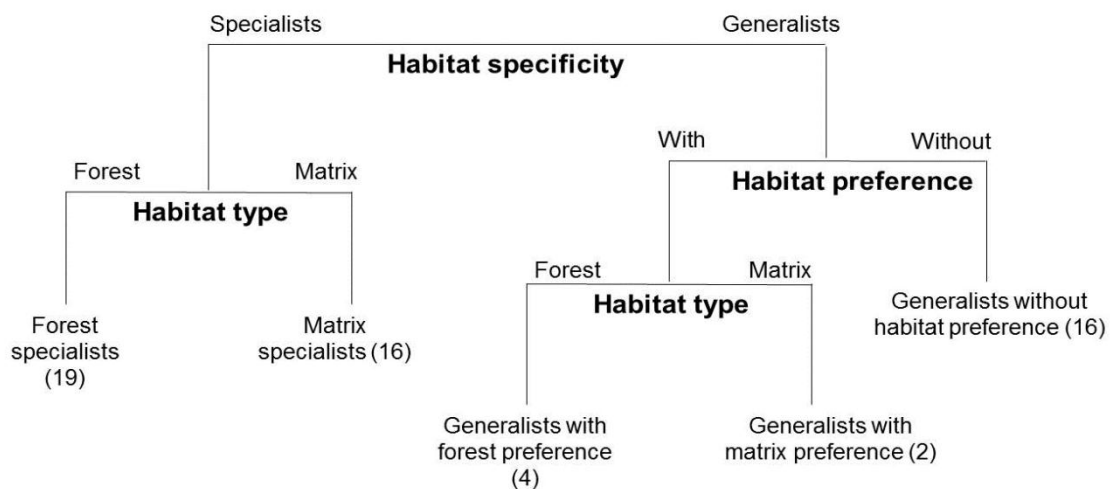


Fig. 2 Regression tree analysis for butterfly richness. Habitat specificity, habitat preference and habitat type were the predictor variables. Species were sorted by traits into groups at the tips of the regression trees and the value between parentheses signifies the number of species in that group which were present in the landscape

Table 2 Butterfly species classified according to the functional groups obtained by regression tree analysis

Functional group	Subfamily	Species
Group 1. Generalists with forest preference	<i>Satyrinae</i>	<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])
	<i>Satyrinae</i>	<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Taygetis ypthima</i> (Hübner, 1816)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Ypthimoides straminea</i> (Butler, 1867)
Group 2. Forest specialists	<i>Biblidinae</i>	<i>Hamadryas epinome</i> (Felder and Felder, 1867)
	<i>Morphinae</i>	<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)
	<i>Charaxinae</i>	<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])
	<i>Brassolinae</i>	<i>Caligo arisbe</i> (Hübner, [1822])
	<i>Brassolinae</i>	<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1776)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Callicore astarte</i> (Guenée, 1872)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Carminda griseldis</i> (Weymer, 1910)
	<i>Nymphalinae</i>	<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Brassolinae</i>	<i>Eryphanis reevesi</i> (Doubleday, 1849)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Eunica sydonia</i> (Godart, 1824)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Hamadryas chloe</i> (Stoll, 1787)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Hamadryas sp.</i>
	<i>Nymphalinae</i>	<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Moneuptychia soter</i> (Butler, 1877)
<i>Biblidinae</i>	<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)	
<i>Brassolinae</i>	<i>Ooptera syme</i> (Hübner, 1822)	
<i>Satyrinae</i>	<i>Taygetis acuta</i> (Weymer, 1910)	
<i>Satyrinae</i>	<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	
<i>Satyrinae</i>	<i>Ypthimoides angularis</i> (Butler, 1867)	
Group 3. Generalists without habitat preference	<i>Charaxinae</i>	<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1780)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Carminda peon</i> (Godart, 1823)
	<i>Brassolinae</i>	<i>Catoblepia berecynthia</i> (Cramer, 1777)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Fosterinaria necys</i> (Godart, 1823)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Godartiana muscosa</i> (Butler, 1870)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, 1823)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Hermeuptychia atalanta</i> (Butler 1867)
	<i>Charaxinae</i>	<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)
	<i>Brassolinae</i>	<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])
	<i>Satyrinae</i>	<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1823)
	<i>Nymphalinae</i>	<i>Smyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Ypthimoides affinis</i> (Butler, 1867)
<i>Satyrinae</i>	<i>Ypthimoides ochracea</i> (Butler, 1867)	
<i>Satyrinae</i>	<i>Ypthimoides renata</i> (Stoll, [1780])	
Group 4. Matrix specialists	<i>Brassolinae</i>	<i>Blepolenis batea</i> (Hübner, 1822)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Callicore hydaspes</i> (Drury, 1782)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Callicore sorana</i> (Godart, 1823)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Capronnieria galesus</i> (Godart, [1824])
	<i>Biblidinae</i>	<i>Epiphile huebneri</i> Hewitson, 1867
	<i>Biblidinae</i>	<i>Eunica tatila</i> (Rerrich-Schäffer, 1855)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Hermeuptychia sp.</i>
	<i>Charaxinae</i>	<i>Memphis acidalia</i> (Hübner, [1819])
	<i>Charaxinae</i>	<i>Memphis appias</i> (Hübner, 1825)
	<i>Brassolinae</i>	<i>Ooptera aorsa</i> (Godart, 1824)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Pharneuptychia pharella</i> (Butler, 1866)
	<i>Biblidinae</i>	<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)
	<i>Charaxinae</i>	<i>Zaretis isidora</i> (Cramer, 1777)
<i>Biblidinae</i>	<i>Diaethria candrena</i> (Godart, 1821)	
<i>Charaxinae</i>	<i>Memphis arginussa</i> (Geyer, 1832)	
Group 5. Generalists with matrix preference	<i>Charaxinae</i>	<i>Fountainia ryphea</i> (Cramer, 1775)
	<i>Satyrinae</i>	<i>Pharneuptychia sp.</i>

Data analysis

We used additive partitioning of species diversity to identify patterns of beta diversity between forest fragments and the agricultural matrices (Veech et al. 2002). Beta diversity was calculated as the average number of species not present in each site, defined as $\beta = \gamma - \alpha$, where γ is the sum of species sampled in all the sites (gamma diversity) and α is the average number of species present at a given site (alpha diversity). The sampling efficiency was assessed by calculating the number of observed species as a percentage of the total species richness, which was estimated based on the average of two parametric estimators Chao 1 and Jackknife 2 (Colwell 2005). We used individual-based rarefaction curves obtained using EstimateS 9.1.0 (Colwell et al. 2012) to compare patterns of species richness between forest fragments and the matrices. Comparison was carried out visually with a 95 % confidence interval of the forest fragment assemblage. To investigate differences among taxonomic groups, we analyzed the distributions of species among forest fragments and the adjacent matrices by subfamily with a G test.

To examine the similarity of species composition among sites and sites types, we calculated Sorensen similarity coefficients for each pair of sites. We then used an ordination analysis by non-metric multidimensional scaling (NMDS) to reveal clustering by site type and calculated dissimilarity by Bray-Curtis index (Hammer et al. 2001). The robustness of the groups obtained by NMDS was verified with a one-way analysis of similarity ANOSIM performed with 10.000 permutations. The one-way ANOSIM was also calculated with Bray-Curtis index and results in an R statistic with a corresponding p value, which indicate the dissimilarity among the sites (Clarke and Green 1988). SIMPER analysis was employed to determine which species were good discriminators of the differences in composition between the forest fragments and the matrices. All the analyses were carried out using PAST program (Hammer et al. 2001).

We analyzed the patterns of monthly abundance of the total assemblage and functional groups of fruit-feeding butterflies in the two habitats types (fragments and matrices) using circular statistics (Morellato et al. 2000). We converted the dates of the abundance peaks to angles, from 0° to 240° are for the months of January to September 2012, and the angles of 270° to 330° are for October to December 2011, the intervals are 30° per month (Ramos and Santos 2005; Morellato et al. 2010). We used the Rayleigh test to assess the occurrence (or absence) of seasonal patterns within the two study sites (Batschelet 1981). To compare seasonal patterns among interior of fragments and matrix, and between functional groups, we performed the Watson-Williams Multisampling Test that compares whether variables had the same data distribution over the year (Zar 1996). All circular statistical analyses were performed using Oriana 3 (Kovach 2010).

In order to test whether habitat fragmentation alters butterfly functional diversity, we used richness and abundance as response variables in our models. Generalized linear models (GLM) were used to detect the effects of landscape metrics (see above) on observed and estimated species butterfly richness and abundance of the total assemblage and functional groups. Model selection was based on Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc). The best model has the lowest AIC value. We evaluated the support for each alternative model by calculating: (1) AICc differences Δ_i , where models with $\Delta_i \leq 2$ are considered to have substantial support and (2) Akaike weights (wAIC) which describe the weight of evidence that model i is the best model from the set of alternative models (Burnham and Anderson 2002).

Results

We captured 650 frugivorous butterflies representing 57 species and 5 subfamilies as follows: Satyrinae (twenty species, nine genera), Biblidinae (sixteen species, eight genera) and Charaxinae (eight species, four genera). Forest fragments exhibited the highest number of species (41) followed by their adjacent areas (38). The most abundant genera was *Paryphthimoides* (78 individuals) and *Taygetis* (77 individuals) both belonging to the subfamily Satyrinae. The most abundant species inside the fragments were *Taygetis ypthima* (52 individuals), *Paryphthimoides poltys* (45 individuals) and *Hamadryas epinome* (42 individuals). In the matrices, the most abundant species were *Pharneuptychia sp.* (65 individuals), *Diaethria candrena* (37 individuals) and *Fountainea ryphea* (22 individuals) (see Supplementary material). Twenty two species found in the forest fragments were shared with the matrices. The richest functional group was Forest Specialists (19), followed by Matrix Specialists (16), Generalist without habitat preference (16), Generalists with forest preference (4) and Generalist with matrix preference (2) (Table 2). Except for Morphinae which was captured only in the forest fragments, all the frugivorous butterfly subfamilies were found in the entire landscape, but they differed significantly in their distribution between forest fragments and their adjacent matrices ($G_{adj} = 51.52$; $df = 4$; $p < 0.001$). Butterfly richness varied markedly between forest fragments from 6 (fragment area with 81.55 ha) to 19 species (fragment areas with 27.72 ha and 87.18 ha) and also in the surrounding matrices from 6 to 22. Sampling efficiency was close to 98 % for both systems and the richness was not different between forest fragments and the adjacent matrices. Beta diversity contributed to 15.79 and 45.61 % of the total gamma diversity for forest fragments and surrounded matrices, respectively. The rarefaction showed that the richness of some forest fragments and agricultural matrices were inside the confidence interval for the total sampled assemblage, while the remaining presented lower species richness than expected (Fig. 3).

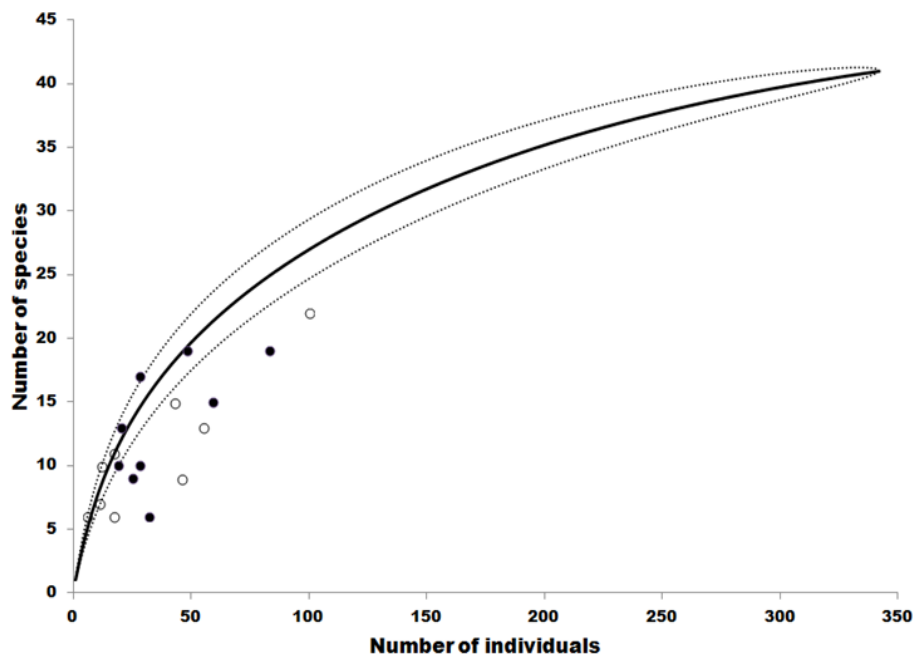


Fig. 3 Individual-based rarefaction curve on the assemblage of frugivorous butterflies in fragmented landscape in Alfenas region, MG, Brazil. The dotted lines represent the 95% confidence interval. Filled circles: forest fragments. Empty circles: agricultural matrices

We found significant differences in butterfly composition between forest fragments and the adjacent matrices ($R= 0.71$; $p< 0.001$; ANOSIM). Average similarity among all forest fragments and the matrices for Sorensen index was 38.4% and 35.1%, respectively (Fig. 4).

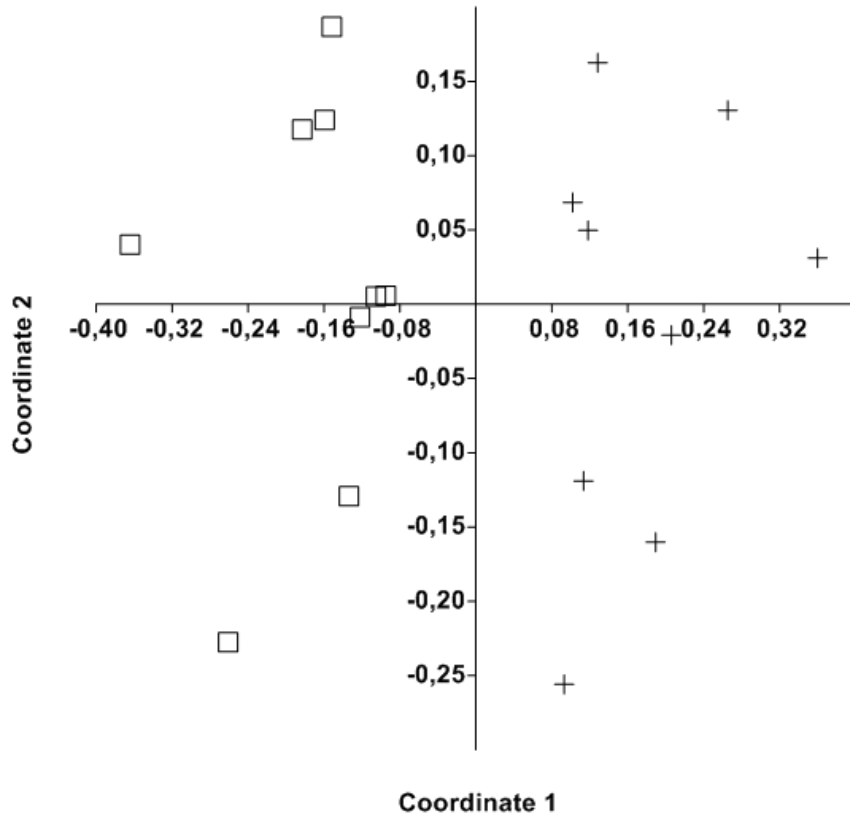


Fig. 4 Results of the ordination by non-metric multidimensional scale (NMDS) based on a binary matrix of species presence-absence data and Bray-Curtis dissimilarity calculated index. The squares represent forest fragments and crosses agricultural matrices. (Stress = 0.10)

According to SIMPER analysis, the average dissimilarity between forest fragments and the agricultural matrices was 80.69 %. Forest Specialists and Generalists without preference were the butterfly species that more contributed to dissimilarity between forest fragments and the adjacent matrices (Table 3).

Table 3 Fruit-feeding butterfly species and functional group contribution to average dissimilarity between forest fragments and agricultural matrices determined by SIMPER analysis

Species	Functional group	Dissimilarity contribution (%)
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder and Felder, 1867)	Forest Specialist	3.90
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)	Forest Specialist	3.46
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	Forest Specialist	2.19
<i>Taygetis acuta</i> (Weymer, 1910)	Forest Specialist	2.09
<i>Eryphanis reevesi</i> (Doubleday, 1849)	Forest Specialist	1.90
<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)	Forest Specialist	1.82
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	Forest Specialist	1.82

<i>Hamadryas chloe</i> (Stoll, 1787)	Forest Specialist	1.79
<i>Hermeuptychia</i> sp.	Matrix Specialist	2.43
<i>Memphis appias</i> (Hübner, 1825)	Matrix Specialist	3.43
<i>Diaethria candrena</i> (Godart, 1821)	Matrix Specialist	2.32
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1823)	Generalist without preference	2.37
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1780)	Generalist without preference	2.23
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, 1823)	Generalist without preference	2.22
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	Generalist without preference	2.20
<i>Ypthimoides renata</i> (Stoll, [1780])	Generalist without preference	1.84
<i>Pharneuptychia</i> sp.	Generalist with matrix preference	2.34
<i>Fountainea ryphea</i> (Cramer, 1775)	Generalist with matrix preference	2.33
<i>Taygetis ypthima</i> (Hübner, 1816)	Generalist with forest preference	2.49

The degree of seasonality in the peaks of abundance of the total assemblage of fruit-feeding butterflies was different between forest fragments and the surrounded matrices ($F = 265.24$; $p < 0.001$; Watson-Williams Multisampling Test; Fig. 5). Peaks of abundance occurred in late October in forest fragments, while occurred in July in the surrounding matrices.

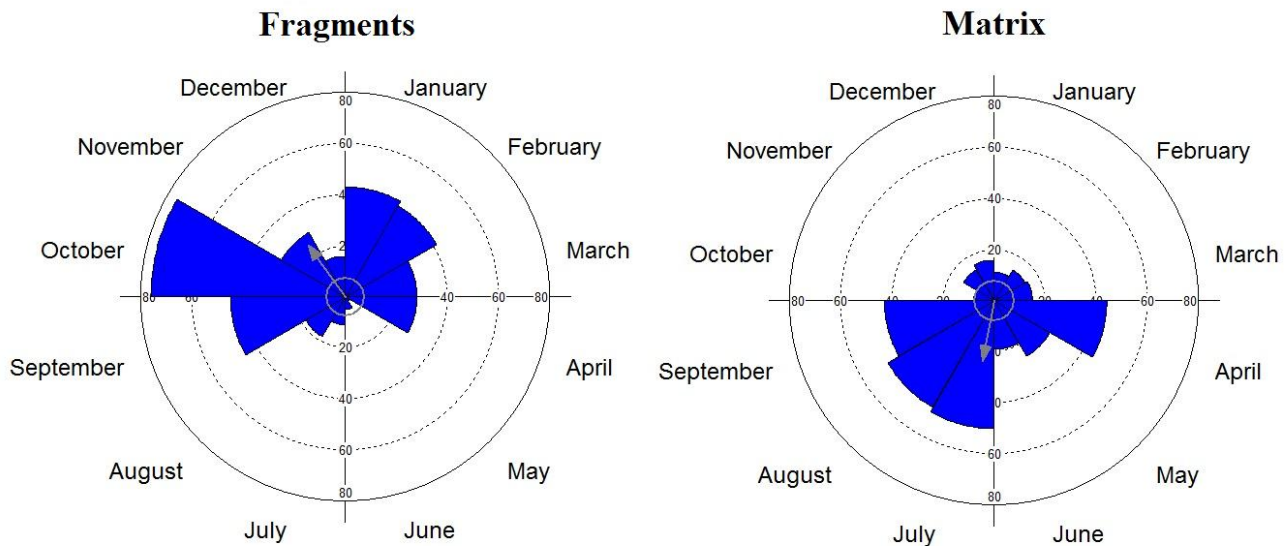


Fig. 5 Monthly abundances of fruit-feeding butterflies inside the fragments and the surrounding matrices from October 2011 to September 2012. Each triangle represents the number of individuals found in each month. The arrows represent the average vector length (r) of abundance. See Table 4 for statistical analyses

All the functional groups showed different degrees of seasonality in their peaks of abundance around the collection period. Forests specialists and generalists with forest preference showed the highest abundance in October. Moreover, matrix specialists and generalists with matrix preference showed their highest abundances between March and August. The generalists without habitat preference showed low seasonality around the collection period, reaching the highest peak of abundance in April (Fig. 6; Table 4).

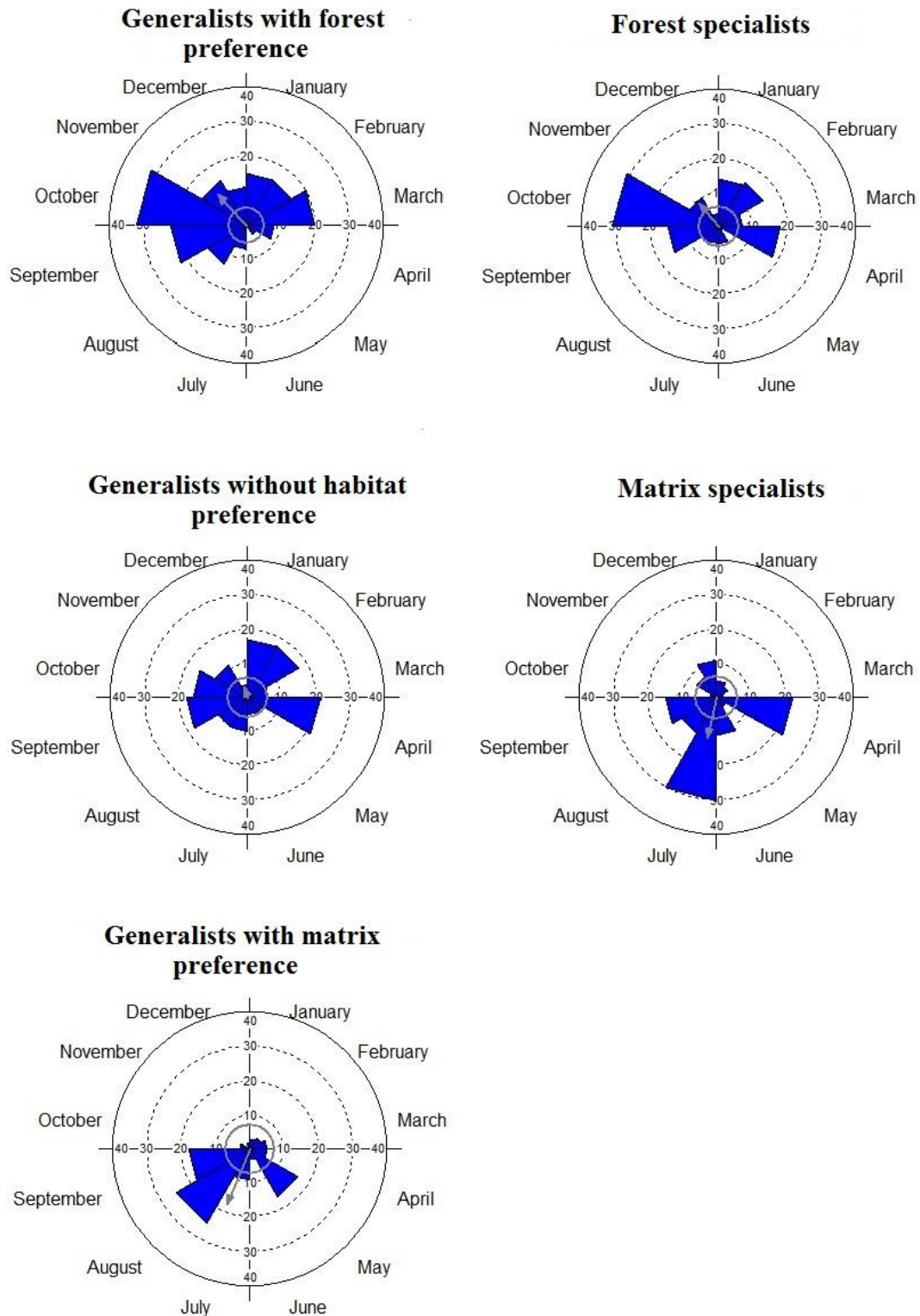


Fig. 6 Monthly abundances of fruit-feeding butterflies for functional groups from October 2011 to September 2012. Each triangle represents the number of individuals found in each month. The arrows represent the average vector length (r) of abundance, and the small circles represent the Rayleigh critical values. See Table 4 for statistical analyses

Table 4 Results of circular statistical analyses for the occurrence of seasonality of fruit feeding butterflies in two different habitat types and for functional groups. Angular deviation (s) indicates synchrony of abundance distributions. Rayleigh Test (Z) was used to determine whether seasonality was statistically significant

Habitat type ^a	N	Mean angle ^b (α)	Mean date	Angular deviation (s)	Rayleigh test (z)	p
Forest	342	309.68°	13/11/2011	67.40°	32.41	<0.001
Matrix	307	176.35°	28/07/2012	67.84°	27.43	<0.001
Functional Groups	N	Mean angle ^b (α)	Mean date	Angular deviation (s)	Rayleigh test (z)	p
Forest Specialists	131	335.9°a	07/12/2011	71.69°	6.140	0.002
Generalists with forest preference	161	330.8°a	01/12/2011	67.94°	14.228	<0.001
Generalists without habitat preference	140	354.4°a	26/12/2011	77.63°	0.935	0.392
Matrix Specialists	124	208.0°b	28/07/2012	67.94°	10.963	<0.001
Generalists with matrix preference	93	217.8°b	07/08/2012	60.96°	17.532	<0.001

^a total assemblage of fruit-feeding butterflies for each habitat type

^bdifferent letters indicate significant differences of abundance distribution among functional groups of fruit-feeding butterflies. Watson-Williams Multisampling Test, $p < 0.05$

GLM models indicated that the response variables of all the functional groups can be predicted by some landscape metrics of the study site. The percentage of pasture cover in the surrounding 200 m radius was the best model description of the variation of richness and abundance of the total assemblage of matrix-tolerant and generalists without habitat preference species. For generalists with forest preference, the area of the nearest forest fragments was the best predictor of species richness. Additionally, the abundance of matrix specialists was also explained, at least, by the percentage of surrounding sugarcane plantations ($\Delta AICc = 1.58$). For forest specialists and the total assemblage of butterflies collected in the forest fragments, there was a positive relationship between fragment connectivity and species richness and abundance at the buffer scale of 400 m. Fragment shape and the percentage of coffee plantations were the best predictors of butterfly abundance for Matrix Specialists and Generalists with matrix preference, respectively, at 400 m (Table 5).

Table 5 Results of the GLM valid models ($\Delta AICc < 2$) for the effects of landscape metrics on richness and abundance of the total observed assemblage and functional groups of fruit-feeding butterflies collected from nine sites in the Alfenas region. Models are ranked from best to worst according to $\Delta AICc$ at two buffer scales. AREA (ha)= area of forest fragment of each site; Natural cover= percentage of natural forest; Coffee= percentage of coffee plantations; Sugarcane= percentage of sugarcane plantations; Pasture= percentage of pastures; NNA= Nearest Neighbor Area (ha); PROX= Proximity index; AWM= forest fragment shape complexity

Functional Groups	Parameters	Buffer	Models	$\Delta AICc$	wAICc	β	
Total matrix assemblage	Richness	200	Pasture	0.0	0.91	1.403	
			Null	8.3	0.01		
	Abundance	200	Pasture	0.0	0.43	7.323	
			Natural cover	1.3	0.22	-1.915	
				Null	3.4	0.08	
Richness	400		AWM	0.0	0.78	170.1	
			Null	3.7	0.12		
Abundance	400		AWM	0.0	0.60	939.0	
			Null	2.1	0.21		
Total forest assemblage	Richness	400	PROX	0.0	0.70	3.186	
			Null	3.0	0.16		
	Abundance	400	PROX	0.0	0.53	14.13	
			Null	2.3	0.17		
Generalists with forest preference	Richness	200	NNA	0.00	0.73	8.206	
			Null	4.10	0.10		
Generalists without habitat preference	Richness	200	Pasture	0.00	0.90	0.646	
			Null	6.50	0.04		
Generalists without habitat preference	Abundance	200	Pasture	0.00	0.91	1.667	
			Null	6.84	0.02		
Matrix Specialists	Abundance	200	Pasture	0.00	0.57	5.173	
			Sugar Cane	1.58	0.26	1.745	
			Null	8.70	0.006		
Forest Specialists	Abundance	400	PROX	0.00	0.61	5.517	
			Null	2.92	0.14		
Matrix Specialists	Abundance	400	AWM	0.00	0.92	666.7	
			Null	6.20	0.04		
Generalists with matrix preference	Abundance	400	Coffee	0.00	0.77	0.443	
			Null	3.86	0.11		

Discussion

Our study investigated how forest fragments, habitat type and landscape metrics influence composition and functional diversity of fruit-feeding butterflies in a fragmented landscape of semi-deciduous seasonal rain forest in southeastern Brazil. This study showed that species composition differed significantly between the

forest fragments and the surrounding matrices. Especially, forest fragments harbored more species than the matrices and beta diversity contributed to almost 50 % of the total diversity in deforested areas. A similar pattern is reported by Uehara-Prado et al. (2007) and Ribeiro et al. (2012) in a fragmented landscape of the Atlantic Plateau. By using habitat predictors on richness and abundance, 23 species were classified into forest specialists or generalists with forest preference, 18 were matrix-tolerant species (matrix specialists or generalists with preference for agricultural matrices) and 16 did not show habitat preferences (generalists without habitat preference). The number of species sampled in the forest fragments (41) and in the surrounding matrices (38) is close to the estimated total number of species, indicating that the sampling was adequate to provide an accurate representation of the local assemblage (Magurran 2004). The most abundant species sampled were matrix-tolerant and generalist without habitat preference species. This finding indicates forest fragmentation favored organisms more tolerant to sunlight and drought, conditions that are typical of these environments (Otero 1971; Devries 1987; Hogue 1993; Brown Jr. 1992).

Butterfly species respond in different ways to the environment and knowledge of their distribution is crucial for understanding the dynamics of biological communities (Walla et al. 2004). In this study the majority of species, including the most abundant Satyrinae (*Pharneuptychia* sp, *Paryphthimoides poltys* and *Tayetis ypthima*); Biblidinae (*Diaethria candrena*) and Charaxinae (*Fontainea ryphea* and *Archaeoprepona demophon*) were habitat generalists and have larvae that feed on plants typical of forest edges and early stages of succession (Brown Jr. 1992; Beccaloni et al. 2008). Similarly to what was observed in the study site, Morphinae is also poorly represented in other deciduous forests (Devries 1987). Although there is little information about the biology of most of the collected species, most Satyrinae feed on grasses (Poaceae) and the adults feed on fermented fruit, nectar, plant sap, and animal excrement (Devries 1987; Freitas and Brown 2004; Beccaloni et al. 2008; Peña and Wahlberg 2008). Moreover, Charaxinae butterflies are good dispersers since they have a large mass proportion of flight muscles and are very active during the warmest times of the day (Marini-Filho and Martins 2010, and references therein). All these characteristics may predispose some matrix-tolerant and generalist species to colonize and exploit the agricultural matrices in the fragmented landscape of the study site.

The temporal distribution of organisms is related to different aspects of their foraging strategies, mating, predator avoidance, and their consequent reproductive success. In the present study, the circular analyses showed that fruit-feeding butterflies are not uniformly distributed throughout the year, but rather concentrated between September to March (rainy season) for forest species and between April to August (dry season) for matrix-tolerant species. One of the most important findings of the present study was the distribution throughout the year of the functional groups abundances: specialists showed stronger seasonality than generalist without habitat preference. In general, seasonal variation in resource availability, as decaying fruits and larval host plants, are both subject to seasonal variation of climate in the forests of southeastern Brazil (Morellato et al. 2000). Seasonal variation in the availability of leaf biomass determines the optimum period for butterfly larval development (Murakami et al. 2008). For adults, which obtain the majority of their nutritional requirements from decaying fruits, the temporal availability of these resources can also influence their seasonal pattern of activity (Hamer et al. 2006). Larval host plants in the study region typically respond to increased precipitation by producing new leaves and fruits, which could explain the seasonality of forest specialist species from September to March (rainy season). On the other hand, matrices of pastures and coffee plantations could offer a continuous availability of resources to both larvae and adults of matrix-tolerant species. Since the resources of

generalist species without habitat preference existed in both site types, they may have been able to easily disperse from the forest fragments and colonize matrices. It is possible that generalist species without habitat preference fruit-feeding butterflies synchronize their cycles with the highest offering of fruits and host plants in the two types of habitats (Brown Jr. 1992; Ribeiro et al. 2010).

The results show the importance of forest fragment isolation, fragment shape and the percentage of matrix cover and their relationship with taxonomic and functional composition of fruit-feeding butterflies in the fragmented landscape of a Neotropical forest. Precisely, richness and abundance of forest species had a positive relationship with the proximity and size of surrounding forest fragments, while matrix-tolerant and generalists without habitat preference were particularly sensitive to forest fragment shape and the percentage of surrounding matrices, especially pastures. Generalist insects can be assumed to move more between forest fragments than specialists (Rosch et al. 2013) and responses to isolation could differ between matrix-tolerant species and forest specialists since host plant resources of feeding generalists are distributed over a wide range of habitats, so they may be able to move between fragments and matrices regardless of the underlying environmental heterogeneity. Moreover, forest fragment shape is an interacting factor whereby more complex fragments are subject to more edge-effects (Dove and Settele 2009) increasing habitat heterogeneity and availability the resources for generalist species, which explain the positive relationship of fragment shape with richness and abundance of matrix-tolerant species found in this study. In contrast, forest specialists are less likely to move across adjacent forest fragments, therefore, the positive relationship between forest specialists and isolation may reflect their limited dispersal ability. In this study, generalists without habitat preference seem to be more successful in the fragmented landscape than specialists. Additionally, the species favored by more intensive agriculture in this study were typically mobile users or have grasses as host plants (Devries 1987). It seems that generalists without habitat preference are able to compensate for a loss of their natural forest habitat by moving into the agricultural matrices remaining stable throughout the year in the landscape. Similar results in habitats dominated by agricultural matrices were found also in isolated forest fragments of Europe, North America, and Asia (Bergman et al. 2004; Summerville and Crist 2004; Soga and Koike 2013).

This study shows that habitat generalist and specialist species reacted to landscape influences in different ways and this could be accentuated by species' specific characteristics related to the availability of resources of the fragmented landscape. Forest connectivity only affects forest specialists while matrix-tolerant species depended on fragment shape and pasture cover area. According to Ricketts (2001), modifying the matrix in order to increase its permeability to dispersing butterflies may be an easier approach to restoring connectivity than creating/restoring corridors. Therefore, maintaining the connectivity among forest fragments will be important for the conservation of forest specialists. However, our results suggest that management recommendations may have different impacts depending on which functional group of fruit-butterflies is being considered. Our results show that forest fragment connectivity is the more important variable influencing forest specialist butterflies, but some species are favored by characteristics of the surrounding agricultural matrices. This implies that the focus in conservation and management should also incorporate the matrix perspective on functional groups of organisms and the patterns of temporal distribution of these groups will be also helpful in planning future studies on fruit-feeding butterflies of the Atlantic forests of Brazil.

Acknowledgments

The authors thank André Freitas for their great help in identifying the butterflies and making possible the access to the collections of the University of Campinas (Unicamp). We also thank Alexandre M. Dos Santos and Eduardo Loureiro Abreu who helped throughout the collection field. This research was financially supported by a grant from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior to M. Monteiro.

References

Batschelet E (1981) *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London

Beccaloni GW, Hall SK, Vilorio AL, Robinson GS (2008) Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies/ Catálogo de las plantas huésped de las mariposas Neotropicales. In: Ribesceda SEA (ed.) *The Natural History Museum, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, Vol. 8*

Bender D, Fahrig L (2005) Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86:1023–1033. doi: 10.1890/03-0769

Bergman KO, Askling J, Ekberg O, Ignell H, Wahlman H, Milberg P (2004) Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27:619–628. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03906.x

Brown Jr. KS (1992) Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: Morellato LPC (ed) *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma área Florestal no Sudeste do Brasil*. Editora Unicamp, Campinas, pp 142–186

Brown Jr. KS, Brown GG (1992) Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: Whitmore TC, Sayer JA (eds) *Tropical deforestation and species extinctions*. Chapman and Hall, Londres, pp 119-140

Brower LP (1996) Monarch butterfly orientation: missing pieces of a magnificent puzzle. *J Exp Biol* 199:93–103

Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York

Clarke KR, Green RH (1998) Statistical design and analysis for a ‘biological effects’ study. *Mar Ecol Prog Ser* 46:213-226. doi: 10.3354/meps046213

Colwell RK (2005) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User’s guide. University of Connecticut. <http://purl.oclc.org/estimates>. Accessed 22 May 2013

Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *J Plant Ecol* 5:3-21. doi: 10.1093/jpe/rtr044

Costa CMR (1998) Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para a sua conservação. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte

De'ath G, Fabricius E (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81:3178–3192. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[3178:CARTAP]2.0.CO;2

Dennis RLH, Hardy PB (2007) Support for mending the matrix: resource seeking by butterflies in apparent non-resource zones. *J Insect Conserv* 11:157–168. doi: 10.1007/s10841-006-9032-y

Devries PJ (1987) The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton

Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, Davis AJ (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol Evol* 11:255–260. doi: 10.1016/0169-5347(96)20047-3

Dormann CF, McPherson JM, Araujo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, Davies RG, Hirzel A, Jetz W, Kissling WD, Kuhn I, Ohlemuller R, Peres-Neto PR, Reineking B, Schroder B, Schurr FM, Wilson R (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30:609–628. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x

Dover J, Settele J (2009) The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *J Insect Conserv* 13:3–27. doi: 10.1007/s10841-008-9135-8

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

Fahrig L (2007) Non-optimal animal movement in human- altered landscapes. *Funct Ecol* 21:1003–1015. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x

Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. *Science* 309:570–574. doi: 10.1126/science.1111772

Freitas AVL, Brown Jr. KS (2004) Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Syst Biol* 53:363–383. doi: 10.1080/10635150490445670

Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (2009) Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2005-2008. Fundação SOS Mata Atlântica & São Jose dos Campos, INPE, São Paulo

- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 4:1–9
- Hamer KC, Hill JK, Mustaffa N, Benedick S, Sherratt TN, Chey VK, Maryati M (2005) Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forests: opposite impacts of logging recorded in different seasons. *J Trop Ecol* 21:1–9. doi: 10.1017/S0266467405002361
- Hamer KC, Hill JK, Benedick S, Mustaffa N, Chey VK, Mohamed M (2006) Diversity and ecology of carrion and fruit-feeding butterflies in Bornean rainforest. *J Trop Ecol* 22: 25–33. doi: 10.1017/S0266467405002750
- Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Hogue CL (1993) *Latin American: insects and entomology*. Berkeley, University of California Press
- IBGE (2004) Mapa de biomas do Brasil. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro. <http://mapas.ibge.gov.br/biomas2/viewer.htm>. Accessed 15 August 2011
- Jokimaki J, Huhta E (1996) Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: a multi-scale approach. *Ornis Fenn* 73:97–113
- Knowlton JL, Graham CH (2010) Using behavioral landscape ecology to predict species' responses to land use and climate change. *Biol Conserv* 143:1342–1354. doi: 10.1016/j.biocon.2010.03.011
- Kovach WL (2010) *Oriana for Windows, Version 3.0*. Kovach Computer Services, Pentraeth, Wales
- Laurance WF, Delamonica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836. doi: 10.1038/35009032
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside F, Ribeiro JELS, Capretz RL (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–482. doi: 10.1890/05-0064
- Lomolino M, Perault D (2001) Island biogeography and landscape ecology of mammals inhabiting fragmented, temperate rain forests. *Glob Ecol Biogeogr* 10:113–132. doi: 10.1046/j.1466-822x.2001.00221.x
- Lopes AV, Girão LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M (2009) Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biol Conserv* 142:1154–1165. doi: 10.1016/j.biocon.2009.01.007
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, London

- Marini-Filho OJ, Martins RP (2010) Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *J Insect Conserv* 14:401-411. doi: 10.1007/s10841-010-9271-9
- McIntire EJB, Schultz CB, Crone EE (2007) Designing a network for butterfly habitat restoration: where individuals, populations and landscapes interact. *J Appl Ecol* 44:725-736. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01326.x
- Molleman F, Kop A, Brakefield PM, DeVries PJ, Zwaan BS (2006) Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodivers Conserv* 15:107-121. doi: 10.1007/s10531-004-3955-y
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32:786-792. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x
- Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB (2000) Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x
- Morellato LPC, Alberti LF, Hudson IL (2010) Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: Hudson IL, Keatley MR (eds) *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*. Springer, Netherlands, pp 339-359
- Munguira ML, García-Barros E, Cano MJ (2009) Butterfly herbivory and larval ecology. In: Settele J, Shreeve T, Konvička M, Van Dyck H (eds.) *Ecology of Butterflies in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 43-54
- Murakami M, Ichie T, Hirao T (2008) Beta-diversity of lepidopteran larval communities in a Japanese temperate forest: Effects of phenology and tree species. *Ecol Res* 23:179-187. doi: 10.1007/s11284-007-0353-4
- Otero LS (1971) *Insetos brasileiros e seu meio*. Koyo Shoin Comp. Ltda, Tokyo
- Peres CA, Gardner TA, Barlow J, Zuanon J, Michalski F, Lees AC, Vieira ICG, Moreira FMS, Feeley KJ (2010) Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biol Conserv* 143:2314-2327. doi: 10.1016/j.biocon.2010.01.021
- Perfecto I, Vandermeer J (2002) Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conserv Biol* 16:174-182. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.99536.x
- Peña C, Wahlberg N (2008) Prehistorical climate change increased diversification of a group of butterflies. *Biol Lett* 4: 274-278. doi:10.1098/rsbl.2008.0062

- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair RE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:20770–20775. doi: 10.1073/pnas.0806080105
- Ramos FN, Santos FAM (2005) Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments. *Can J Bot* 83:1305–1316. doi: 10.1139/b05-106
- Ribeiro DB, Prado PI, Brown KS Jr, Freitas AVL (2010) Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the Atlantic forest. *Biotropica* 42:710–716. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00648.x
- Ribeiro DB, Batista R, Prado P I, Brown Jr. KS, Freitas AV (2012) The importance of small scales to the fruit-feeding butterfly assemblages in a fragmented landscape. *Biodivers Conserv* 21:811–827. doi: 10.1007/s10531-011-0222-x
- Ricketts NT (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Am Nat* 158: 87–99. doi: 10.1086/320863
- Ries L, Debinski DM (2001) Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *J Anim Ecol* 70:840–852. doi: 10.1046/j.0021-8790.2001.00546.x
- Rosch V, Tschamtker T, Scherber C, Batáry P (2013) Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *J App Ecol* 50:387–394. doi: 10.1111/1365-2664.12056
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5:18–32. doi: 10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x
- Shuey JA (1997) An optimizing portable bait trap for quantitative sampling of butterflies. *Trop Lepid* 8:1–4
- Soga M, Koike S (2013) Mapping the potential extinction debt of butterflies in a modern city: implications for conservation priorities in urban landscapes. *Anim Conserv* 16:1–11. doi: 10.1111/j.1469-1795.2012.00572.x
- Summerville KS, Crist TO (2004) Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* 27:3–12. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03664.x
- Uehara-Prado M, Brown KS, Freitas AVL (2007) Species richness, composition and abundance of fruitfeeding butterflies in the Brazilian Atlantic forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Glob Ecol Biogeogr* 16:43–54. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00267.x
- Umetsu F, Metzger JP, Pardini R (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31:359–370. doi: 10.1111/j.0906-7590.2008.05302.x

Veech JA, Summerville KS, Crist TO, Gering JC (2002) The additive partitioning of diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99:3-9. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.990101.x

Vos CC, Berry P, Opdam P, Baveco H, Nijhof B, O'Hanley J, Bell C, Kuipers H (2008) Adapting landscapes to climate change: examples of climate-proof ecosystem networks and priority adaptation zones. *J Appl Ecol* 45:1722–1731. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01569.x

Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey

Walla TR, Engen S, DeVries PJ, Lande R (2004) Modeling vertical beta-diversity in tropical butterfly communities. *Oikos* 107:610–618. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.13371.x

Watling JI, Nowakowski AJ, Donnelly MA, Orrock JL (2011) Meta- analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Grob Ecol Biogeogr* 20:209–217. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00586.x

Wirth R, Meyer ST, Leal IR, Tabarelli M (2008) Plant-herbivore interactions at the forest edge. *Prog Bot* 68:423–448. doi: 10.1007/978-3-540-72954-9_17

Wolda H (1989) Seasonal cues in tropical organisms: Rainfall? Not necessarily! *Oecologia* 80:437–442. doi: 10.1007/BF00380064

Supplementary material List of the 57 fruit-feeding butterfly subfamilies and species that were recorded on 9 sites. Abundances of the species of forest fragments (F) and agricultural matrices (M) sites are shown separately

SUBFAMILIES	SITES																	
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
Biblidinae	2	6	-	6	-	-	5	12	3	6	48	10	5	4	5	22	8	3
Brassolinae	-	1	-	3	-	2	-	5	-	2	3	2	10	2	-	3	1	-
Charaxinae	3	1	11	3	1	3	3	4	3	5	42	2	2	1	4	2	3	2
Morphinae	-	2	-	2	-	7	-	-	-	5	-	2	-	-	-	2	-	1
Nymphalinae	-	1	-	1	-	-	2	1	-	3	2	1	-	1	-	-	-	-
Satyrinae	50	18	36	44	16	13	2	6	-	62	5	2	26	12	2	19	5	26
SPECIES	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	-	3	-	2	1	4	1	4	2	-	1	1	-	2	-	-
<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1780)	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	8	-	1	1	2	1	-	-
<i>Blepolenis batea</i> (Hübner, 1822)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caligo arisbe</i> (Hübner, [1822])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1776)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Callicore astarte</i> (Guenée, 1872)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Callicore hydaspes</i> (Drury, 1782)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-
<i>Callicore sorana</i> (Godart, 1823)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2	-
<i>Capromieria galesus</i> (Godart, [1824])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-
<i>Carminda griseldis</i> (Weymer, 1910)	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carminda peon</i> (Godart, 1823)	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Catoblepra berecynthia</i> (Cramer, 1777)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	-	1	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Diaethria candrena</i> (Godart, 1821)	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	30	-	1	-	-	-	4	-
<i>Epiphile huebneri</i> Hewitson, 1867	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eryphanis reevesi</i> (Doubleday, 1849)	-	1	-	-	-	-	-	4	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-
<i>Eunica sydonia</i> (Godart, 1824)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Eunica tatila</i> (Rerrich-Schäffer, 1855)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Forsterinaria quantius</i> (Godart, [1824])	-	8	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1

<i>Fosterinaria necys</i> (Godart, 1823)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Fountainea ryphea</i> (Cramer, 1775)	-	-	6	-	1	1	-	-	1	1	13	-	-	-	1	-	2
<i>Godartiana muscosa</i> (Butler, 1870)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	2	-
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	-	1	-	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Hamadryas chloe</i> (Stoll, 1787)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	5	-
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder and Felder, 1867)	-	3	-	3	-	-	-	8	-	3	-	9	-	1	-	12	3
<i>Hamadryas februa</i> (Hübner, 1823)	-	1	-	2	-	-	2	1	-	2	3	-	3	-	2	1	1
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Hamadryas sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Hermeuptychia atalanta</i> (Butler 1867)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-
<i>Hermeuptychia sp.</i>	4	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	1	-	1
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Memphis acidalia</i> (Hübner, [1819])	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Memphis appias</i> (Hübner, 1825)	-	-	3	-	-	-	1	-	1	-	5	-	1	-	3	-	2
<i>Memphis arginussa</i> (Geyer, 1832)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19	-	-	-	-	-	-
<i>Memphis moruus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-
<i>Moneuptychia soter</i> (Butler, 1877)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)	-	1	-	2	-	7	-	-	-	5	-	2	-	-	-	2	-
<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-
<i>Opoptera aorsa</i> (Godart, 1824)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Opoptera syme</i> (Hübner, 1822)	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1823)	4	2	1	1	5	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	2
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittowitz, 1865)	4	1	1	16	4	4	1	6	-	12	-	1	1	1	1	4	-
<i>Pharneuptychia pharella</i> (Butler, 1866)	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pharneuptychia sp.</i>	32	1	26	-	5	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Smyrna blomfildia</i> (Fabricius, 1781)	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-
<i>Taygetis acuta</i> (Weymer, 1910)	-	2	-	8	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)	-	1	-	1	-	5	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2	-
<i>Taygetis ypthima</i> (Hübner, 1816)	-	1	-	-	-	1	-	-	-	19	-	-	-	8	-	-	1
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-

<i>Ypthimoides affinis</i> (Butler, 1867)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	7	-	-	-	1	-
<i>Ypthimoides angularis</i> (Butler, 1867)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	3	-	-
<i>Ypthimoides ochracea</i> (Butler, 1867)	1	1	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Ypthimoides renata</i> (Stoll, [1780])	-	-	-	5	-	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	5	-	-
<i>Ypthimoides straminea</i> (Butler, 1867)	3	-	-	2	-	-	-	-	-	21	1	-	3	-	-	-	-	-
<i>Zaretis isidora</i> (Cramer, 1777)	-	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ABUNDANCE	55	28	47	59	17	25	12	28	6	83	100	19	43	20	11	48	17	32
RICHNESS	13	17	9	15	6	9	10	10	6	19	22	10	15	13	7	19	11	6

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desse trabalho sugerem que a matriz pode ser parte do habitat funcional para algumas espécies de borboletas. Nossos resultados também sugerem que os regimes agroambientais favorecem as espécies generalistas. Esse cenário só poderá ser alterado a menos que os sistemas sejam projetados possibilitando fragmentos bem conectados e com quantidade suficiente de habitat, permitindo a colonização por especialistas. Vários estudos têm demonstrado que a matriz pode realmente representar um importante elemento que vai fornecer habitat para uma variedade de espécies, permitindo o fluxo de indivíduos entre fragmentos.

Para a preservação da biodiversidade, é preciso priorizar ações para espécies especialistas e com baixa tolerância a matriz e não apenas incidir sobre todas as espécies. Para isso, é importante entender que a configuração dos fragmentos e a composição da paisagem são importantes para a conservação do habitat de espécies especialistas. Com base em nossos resultados, o tamanho dos fragmentos, complexidade da sua forma e a conectividade entre eles pode ser importante para a persistência das espécies. Isto será particularmente importante para a sobrevivência em longo prazo de espécies especialistas de florestas em paisagens altamente fragmentadas.