



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE  
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**O QUE DETERMINA A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE BORBOLETAS  
NINFALÍDEAS (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) DA MATA ATLÂNTICA?**

**ROBERTO REZENDE GREVE**

Foz do Iguaçu  
2020



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS  
DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**O QUE DETERMINA A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE BORBOLETAS  
NINFALÍDEAS (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) DA MATA ATLÂNTICA?**

**ROBERTO REZENDE GREVE**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Michel Varajão Garey

Foz do Iguaçu  
2020

ROBERTO REZENDE GREVE

**O QUE DETERMINA A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE BORBOLETAS  
NINFALÍDEAS (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) DA MATA ATLÂNTICA?**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

**BANCA EXAMINADORA**



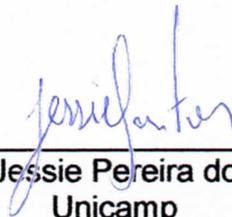
---

Prof. Dr. Michel Varajão Garey  
Orientador  
UNILA



---

Prof. Dr. Peter Löwenberg Neto  
UNILA



---

Prof. Dr. Jessie Pereira dos Santos  
Unicamp

Foz do Iguaçu, 30 de julho de 2020.

Catálogo elaborado pelo Setor de Tratamento da Informação  
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA - PTI

G837q

Greve, Roberto Rezende.

O que determina a estrutura das assembleias de borboletas ninfalídeas (Lepidoptera: Nymphalidae) da Mata Atlântica / Roberto Rezende Greve. - Foz do Iguaçu, 2020.

57 fls.: il.

Universidade Federal da Integração Latino-Americana (UNILA), Centro Interdisciplinar de Ciências da Vida (CICV), Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical (PPGBN).

Orientador: Prof. Dr. Michel Varajão Garey.

1. Riqueza. 2. Mata Atlântica. 3. Borboletas. I. Garey, Prof. Dr. Michel Varajão. II. Título.

CDU 595.78(815.6)

Dedico este trabalho aos meus avós (*In Memoriam*) Olenka Freire Greve e Henrique Ernesto Greve, com os quais tenho um débito impagável por todos os aportes que recebi nesta vida.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu professor orientador, Michel Garey, pela inestimável oportunidade de aprendizado, e pela paciência e o apoio nos momentos difíceis, sem os quais provavelmente eu não teria chegado ao final desta caminhada.

Ao professor André Freitas, pelo incentivo permanente, e por compartilhar material não publicado de diversas regiões que possibilitou este trabalho, além da assistência na resolução de diversos problemas taxonômicos na atualização e correção da base de dados.

A todos os professores e professoras do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical com os quais tive o privilégio de conviver e aprender durante este mestrado.

Aos professores Alexandre Soares, Augusto Rosa, Diego Dolibaina, Ezequiel Bustos, Junia Carreira e Marcio Uehara-Prado, por também compartilharem seus registros inéditos das diversas localidades em que fizeram levantamentos.

Aos professores Fernando César Vieira Zanella, Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr., Peter Löwenberg Neto e Jessie Pereira dos Santos pelas valiosas críticas e sugestões.

À minha amantíssima esposa Márcia dos Anjos, por todo o incentivo e apoio multimodo, especialmente nos momentos mais difíceis.

Aos meus pais Anna Maria Jardim de Rezende e Roberto Mauro Freire Greve, e meus avós (*In Memoriam*) Henrique Ernesto Greve e Olenka Freire Greve, por todos os recursos colocados à minha disposição durante a minha formação.

Aos amigos Roberto Leimig e Rafael Franco, biólogos fora-de-série, pelas numerosas oportunidades de conversas riquíssimas em aprendizado, em campo e fora dele, em especial, sobre a beleza da Ecologia.

Ao inesquecível professor Sergio Escarlata, pela inspiração nas aulas de Biologia ainda na época do ensino médio, quando ele escreveu, referindo-se à disciplina que lecionava, que “esse era um caminho para ser feliz”, e tinha toda a razão.

Ao amigo Bernardo Scarambone, pela assistência com a tradução do resumo.

À Universidade Federal da Integração Latino-Americana (UNILA), pela bolsa de estudos de número 10.01.05.19.

***Sit down before fact as a little child, be prepared to  
give up every conceived notion, follow humbly  
wherever and whatever abysses nature leads,  
or you will learn nothing. Thomas Huxley  
(naturalista inglês, 1825–1895)***

GREVE, Roberto Rezende. **O Que Determina a Estrutura das Assembleias de Borboletas Ninfalídeas (Lepidoptera: Nymphalidae) da Mata Atlântica?** 2020. 57 páginas. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2020.

## RESUMO

A variação espacial na estrutura das comunidades é um padrão (quase) universal. Diversas hipóteses foram propostas para explicar essa variação, algumas enfatizando processos baseados em nicho e outras enfatizando processos baseados em dispersão. Apesar de haver muitas pesquisas com esta abordagem, há uma carência de estudos com borboletas neotropicais. Borboletas são organismos megadiversos, ectotérmicos, com restrições fisiológicas a condições ambientais, e com poucas limitações em sua capacidade de dispersão. Deste modo, busquei verificar qual ou quais fatores ambientais (i.e., clima, produtividade primária e heterogeneidade ambiental) e espaciais são os melhores preditores da estrutura de assembleias de borboletas ninfalídeas da Mata Atlântica, decompondo-a em suas facetas riqueza e diversidade  $\beta$ . Para isso, utilizei listas de ninfalídeos de vinte remanescentes de Mata Atlântica, cobrindo a maior parte da extensão deste domínio. Para cada localidade extraí cinco preditores climáticos relacionados à temperatura e precipitação (hipótese climática), a evapotranspiração real (hipótese da produtividade primária) e a variação da altitude (hipótese da heterogeneidade ambiental). A partir das coordenadas geográficas das localidades foram gerados preditores espaciais. Utilizei o método de mínimos quadrados generalizados (GLS) e a Análise de Redundância Parcial Baseada na Distância (dbRDA), particionando a variação para testar as hipóteses. A produtividade foi o único fator a influenciar a determinação da riqueza, corroborando a hipótese da produtividade. Para a diversidade  $\beta$ , tanto fatores espaciais e ambientais foram importantes, com pouca estruturação espacial dos fatores ambientais, sendo explicada pela temperatura máxima do mês mais quente, corroborando a hipótese climática. Assim, demonstrei que para os ninfalídeos da Mata Atlântica, a produtividade primária determinou a riqueza de espécies, enquanto que o clima e limitações na dispersão foram responsáveis pela variação na composição das espécies entre as localidades.

**Palavras-chave:** Comunidades. Borboletas. Mata Atlântica. Riqueza. Diversidade  $\beta$ . Clima. Produtividade primária. Heterogeneidade ambiental. Dispersão.

GREVE, Roberto Rezende. **What drives the assemblages structure of brushfoot butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Atlantic Forest?** 2020. 57 pages. Master's thesis of the Graduate Program in Neotropical Biodiversity – Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2020.

### **ABSTRACT**

*The spatial variation in the structure of communities is a pattern almost universal. Several hypotheses have been proposed to explain this variation, some emphasize niche-based processes, and others emphasize dispersal-based processes. Even though there has been extensive research with this approach, there is a lack of research regarding Neotropical butterflies. Butterflies are megadiverse organisms, ectothermic, with physiological restrictions by environmental conditions, and possess little limitation in their dispersion capacity. Therefore, I aimed to verify which environmental (climate, primary productivity, and environmental heterogeneity) and spatial factors have driven the structure of nymphalid butterflies' assemblages in the Atlantic Forest, decomposing it into its facets richness and  $\beta$  diversity. For this, I used species lists of nymphalids from twenty forest remnants of the Atlantic Forest, covering the majority of the extension of this domain. For each locality, I extracted climatic predictors related to temperature and precipitation (climatic hypothesis), actual evapotranspiration (primary productivity hypothesis), and the variation in altitude (environmental heterogeneity hypothesis). Spatial predictors were generated with the distance-based Moran Eigenvector Maps. I used the Generalized Least Squares method and the Distance Based Redundancy Analysis, partitioning the variation in order to test the hypothesis. The productivity was the only factor to influence the richness, supporting the Productivity hypothesis. Regarding the taxonomic diversity  $\beta$ , both spatial and environmental factors were important, with little spatial structure of environmental factors, being explained by the maximum temperature of the warmest month, corroborating the climatic hypothesis. Therefore, I demonstrated that, for the Atlantic Forest nymphalids, the primary productivity determined the species richness, while the climate and limitations in dispersion were responsible for the variation in species composition between locations.*

**Keywords:** *Communities. Butterflies. Atlantic Forest. Richness.  $\beta$  Diversity. Climate. Primary productivity. Environmental heterogeneity. Dispersal.*

## LISTA DAS FIGURAS

- Figura 1** – Localidades com inventários representativos de ninfalídeos (Lepidoptera: Nymphalidae) na Mata Atlântica (*sensu* Olson et al. 2001) analisados no presente estudo. .... 22
- Figura 2** – Relação entre produtividade (mensurada em termos de evapotranspiração real anual) e riqueza de espécies de Nymphalidae da Mata Atlântica, com área sombreada representando o intervalo de confiança de 95%. .... 28
- Figura 3** – Análise NMDS (*stress* = 9,81%) realizada para a fauna de ninfalídeos da Mata Atlântica usando o Índice de Dissimilaridade de Jaccard. Localidades representadas mais próximas possuem composições faunísticas mais similares, com polígonos ou linhas agrupando as localidades conforme a sub-região biogeográfica (*sensu* Silva & Casteleti 2003) a que pertencem. .... 29
- Figura 4** – Diagrama de Venn mostrando os valores de  $R^2$  ajustado referente aos componentes espacial puro, ambiental puro, da variação ambiental espacialmente estruturada na variação espacial da diversidade  $\beta$  de ninfalídeos da Mata Atlântica e os resíduos. .... 30
- Figura 5** – Mapas das cinco variáveis ambientais selecionadas pela análise VIF na Mata Atlântica. .... 48

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Localidades das unidades amostrais, aqui ordenadas arbitrariamente de Sul para Norte, com os respectivos códigos de abreviação, coordenadas geográficas em graus decimais e referências. .... 21
- Tabela 2** – Comparação entre os modelos com diferentes estruturas de correlação espacial gerados pela GLS, em ordem crescente de valor de AIC. Df=graus de liberdade. logLik=Log-likelihood. .... 26
- Tabela 3** – Resultado da decomposição do primeiro modelo mais parcimonioso da GLS (modelo com estrutura de correlação espacial quadrática), avaliando o efeito dos preditores ambientais sobre a riqueza. Valor significativo de p (<0,05) da ANOVA em negrito. .... 27
- Tabela 4** – Resultado da decomposição do segundo modelo mais parcimonioso da GLS (modelo com estrutura de correlação espacial exponencial), avaliando o efeito dos preditores ambientais sobre a riqueza. Valor significativo de p (<0,05) da ANOVA em negrito. .... 27
- Tabela 5** – Resultado da Análise de Redundância Parcial Baseada em Distância (dbRDA) avaliando o efeito do modelo global com todos os preditores ambientais e espaciais sobre a diversidade  $\beta$ , e de cada preditor ambiental separadamente sobre a diversidade  $\beta$  de ninfalídeos da Mata Atlântica. Valores significativos de p (<0,05) da ANOVA em negrito. Df=graus de liberdade. .... 30
- Tabela 6** – Localidades com respectivas sub-regiões biogeográficas (Silva & Casteleti 2003), valores das variáveis e da riqueza (S), com média e desvio padrão. AET expressa em mm/ano e a variação da altitude expressa em metros. .... 46
- Tabela 7** – Valores de VIF das variáveis restantes. .... 46
- Tabela 8** – Mapas de Autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM), com o melhor subconjunto de vetores e respectivos valores de  $R^2$  em negrito, selecionado conforme o método de Bauman et al. (2018). .... 47
- Tabela 9** – Valores de  $R^2$  ajustado para as matrizes de ponderação espacial, com a matriz selecionada em negrito (maior valor de  $R^2$  ajustado). .... 47

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>13</b>
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>19</b>
<b>3 RESULTADOS.....</b>	<b>26</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>31</b>
<b>5 CONCLUSÃO.....</b>	<b>36</b>
<b>6 REFERÊNCIAS.....</b>	<b>37</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR.....</b>	<b>46</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Há bastante tempo a variação espacial na estrutura das comunidades vem intrigando os ecólogos. A estrutura da comunidade refere-se à quantidade de espécies que ocorrem em determinado local (riqueza), bem como suas identidades (composição) e a distribuição da abundância de indivíduos dentro das espécies (Adey & Loveland 2007), sendo a diversidade  $\beta$  a variação nas composições de espécies entre duas comunidades locais (Whittaker 1972). Os processos e mecanismos subjacentes à essa variação têm sido objeto de acirrado debate (Mittelbach 2012). Diversas hipóteses foram propostas na tentativa de explicar a variação da estrutura das comunidades ao longo do espaço, com a ênfase recaindo ora sobre processos baseados em nicho (i.e., seleção), ora sobre processos baseados em dispersão (e.g., Hutchinson 1957; Pianka 1966; Rahbek & Graves 2001; Chase 2003; Cottenie 2005), sendo que a Ecologia de Metacomunidades (Leibold et al. 2004; Leibold & Chase 2018) aborda ambos os processos de maneira integrada. O valor preditivo de cada processo pode variar conforme a escala espacial considerada, a região geográfica do estudo e o grupo taxonômico testado (Currie et al. 2004; Mittelbach et al. 2007; Emerson & Gillespie 2008; Soininen 2014; Soininen 2016; Viana & Chase 2019). Do ponto de vista da escala espacial por exemplo, processos seletivos envolvendo interação entre espécies (tais como competição, predação e mutualismo) ou filtragem ambiental mostram-se mais importantes em escala local, enquanto processos de dispersão tendem a ser mais relevantes em escalas mais amplas (Soininen 2014; Soininen 2016; mas ver Viana & Chase 2019). Contudo, em grandes escalas espaciais, as hipóteses que enfatizam a importância do clima (e.g., Pianka 1966; Gouveia et al. 2012), da produtividade primária (e.g., Mittelbach et al. 2001; Hawkins et al. 2003a, 2003b; Šímová & Storch 2017), da heterogeneidade ambiental (e.g., Tews et al. 2004; Stein & Kreft 2014; Stein et al. 2014) e do espaço (e.g., Leibold et al. 2004; Cadotte 2006) têm se mostrado especialmente relevantes na explicação da estruturação de comunidades de diferentes grupos de organismos, incluindo Lepidoptera (e.g., Gonçalves-Souza et al. 2014; Zellweger et al. 2017).

Em escalas espaciais amplas, parece bem estabelecido que os fatores climáticos estejam entre os principais determinantes das variações observadas nos padrões de diversidade (Pianka 1966; Rohde 1992; Qian et al. 2009; Gouveia et al. 2012). A relação entre fatores climáticos e riqueza é um padrão macroecológico amplamente reconhecido (Currie et al. 2004), com riqueza exibindo fortes correlações com temperatura e precipitação e suas variáveis derivadas (Hawkins et al. 2003a, 2003b; Currie et al.

2004). Dependendo da variável em questão, dois diferentes mecanismos podem explicar a relação entre clima e riqueza. Segundo Brown & Lomolino (2006), regimes climáticos menos sazonais (i.e., estações pouco demarcadas, com temperatura variando pouco ao longo do ano e alguma sazonalidade na precipitação, mas sem estação seca, nem extremos de temperatura) tendem a selecionar especialistas, resultando em nichos estreitos e viabilizando a coexistência de mais espécies no mesmo local; enquanto que regimes climáticos com sazonalidade pronunciada (i.e., estações bem demarcadas, com maior variação da temperatura ao longo do ano e estação seca, apresentando extremos de frio e/ou calor) tendem a favorecer generalistas, que ocupam nichos maiores (aumentando a probabilidade de sobreposição no nicho). Espécies generalistas exibem adaptações fisiológicas, ecológicas e comportamentais que as tornam capazes de lidar com maiores variações nas condições climáticas, dificultando a coexistência de muitas espécies (Brown & Lomolino 2006). Um outro mecanismo considera os limites de tolerância fisiológicos diferentes entre as espécies. Se considerarmos os extremos de temperatura, mais espécies devem estar adaptadas a regimes climáticos amenos, cujas condições seriam mais facilmente toleradas fisiologicamente, enquanto que em regimes climáticos mais extremos, teríamos menos espécies adaptadas a estas condições (Kerr 2001). Relações entre fatores climáticos e riqueza em grandes escalas foram encontradas em plantas terrestres (Francis & Currie 2003; Hawkins et al. 2003b), vertebrados (Rahbek & Graves 2001; Hawkins et al. 2003a, 2003b; Gouveia et al. 2012) e insetos (Hawkins et al. 2003b). Para a diversidade  $\beta$ , a hipótese climática prediz que a composição muda conforme a variação dos regimes climáticos, com espécies sendo substituídas ao longo do gradiente climático conforme seus requerimentos fisiológicos (Svenning et al. 2011). Contudo, como o clima tende a ser espacialmente estruturado, é esperado que a dissimilaridade também aumente conforme aumenta a distância geográfica entre as localidades (Chase 2003; Svenning et al. 2011).

A hipótese da produtividade primária é também frequentemente apontada como uma importante explicação da estrutura das comunidades em amplas escalas espaciais (e.g., Mittelbach et al. 2001; Hawkins et al. 2003a, 2003b; Gillman et al. 2015). Segundo Wright (1983), o que limita a riqueza é a energia fluindo através da cascata trófica. No relacionamento entre riqueza e produtividade, dois padrões têm sido encontrados mais frequentemente, conforme a escala: um relacionamento unimodal, onde a riqueza é maior em valores médios de produtividade (e.g., Grime 1973; Mittelbach et al. 2001, 2007), o qual parece ser mais frequente em escala local; enquanto um

relacionamento positivo e linear, onde riqueza e produtividade aumentam de maneira monotônica (e.g., Pianka 1966; Chase & Leibold 2002; Hawkins 2003b) parece ser mais comum em escalas regionais. Na revisão de Hawkins et al. (2003b), em amplas escalas espaciais, relações significativas entre riqueza e produtividade foram verificadas para plantas terrestres, vertebrados e invertebrados, incluindo borboletas, em diferentes regiões geográficas. No que tange à diversidade  $\beta$ , é esperado um relacionamento positivo com a produtividade, de maneira que a dissimilaridade entre as faunas locais aumenta junto com a produtividade primária (e.g., Chase & Leibold 2002; He & Zhang 2009). Segundo Chase & Leibold (2002) a relação positiva entre produtividade e diversidade  $\beta$  pode ser explicada com base em três mecanismos: (1) regiões com maior produtividade podem ser também mais heterogêneas com respeito à fatores ambientais, incluindo a própria produtividade; (2) regiões com maior produtividade também podem ter uma maior propensão a variação temporal na composição de espécies locais; e (3) comunidades com maior produtividade média podem ter maior chance de atingir diferentes estados estáveis de equilíbrio (Abramsky & Rosenzweig 1984), que ocorre quando a composição é determinada pela ordem em que as espécies chegam nas comunidades. Além disso, uma vez que as espécies diferem entre si, níveis mais baixos de produtividade também influenciam na diversidade  $\beta$ , porque nem todas conseguem sobreviver em locais com escassez de recursos (Grime 1973). Em escala regional, Chase & Leibold (2002), estudando lagos, encontraram relações positivas entre produtividade primária e diversidade  $\beta$  para plantas e animais, incluindo insetos aquáticos.

Heterogeneidade ambiental, heterogeneidade de habitat ou complexidade de habitat é outra hipótese que tem recebido apoio recorrente na literatura (Tews et al. 2004; Stein & Kreft 2014; Stein et al. 2014). Heterogeneidade diz respeito à diversidade de condições bióticas, abióticas e de recursos (Stein et al. 2014). A heterogeneidade de habitat tem sido mais frequentemente representada como a variação na altitude em uma localidade (Stein & Kreft 2014), naquilo que já foi chamado de complexidade topográfica ou heterogeneidade topográfica (Ruggiero & Hawkins 2008). É esperado um relacionamento positivo entre heterogeneidade de habitat e riqueza, porque maior diversificação nas condições e recursos disponíveis para os organismos (disponibilidade de nicho) possibilita a ocorrência de espécies com diferentes requisitos ambientais, o que predispõe à coexistência e à persistência de um maior número de espécies em uma mesma localidade (Tews et al. 2004; Stein & Kreft 2014). No caso da variação altitudinal, a influência sobre a riqueza poderia ser consequência do gradiente climático que a

acompanha (Ruggiero & Hawkins 2008), com topografias complexas implicando em gradientes climáticos igualmente complexos, e portanto, mais nichos disponíveis para serem ocupados. Alternativamente, maior complexidade topográfica pode ser responsável por uma maior riqueza ao promover isolamento geográfico local, o qual por sua vez pode levar à especiação alopátrica e à deriva de populações. Em Rahbek & Graves (2001), a heterogeneidade de habitat, medida como variação na altitude, mostrou uma relação consistente com a riqueza de aves na América do Sul; enquanto Kerr e Packer (1997) demonstraram que quando a evapotranspiração potencial anual (uma medida da energia ambiental disponível) era superior a 1000 mm/ano, a heterogeneidade do habitat, também medida em termos de variação na altitude, foi a melhor preditora da riqueza de mamíferos em escala ampla. Uma relação positiva entre heterogeneidade de habitat e diversidade  $\beta$  também é esperada, porque diferenças na composição do habitat levam a diferenças na composição de espécies (Kerr et al. 2001).

Com exceção da heterogeneidade de habitat medida em termos de variação na altitude, os fatores ambientais relacionados ao clima e à produtividade tendem a ser espacialmente estruturados, de forma que a importância dos efeitos espaciais não pode ser negligenciada em ecologia de comunidades (Chase 2003; Chave 2004; Cottenie 2005; Cadotte 2006). A autocorrelação espacial é inerente às variáveis ecológicas, e é definida como a propriedade que uma dada variável tem de assumir valores, em pares de localidades a uma certa distância geográfica, mais ou menos similares do que o esperado pelo acaso, violando a premissa de independência entre as amostras (Legendre 1993). Sendo assim, podemos esperar que comunidades mais próximas tenham valores mais próximos de riqueza e maior similaridade na composição (i.e., menor diversidade  $\beta$ ). Em termos da riqueza, esse padrão é explicável por duas causas: (1) comunidades mais próximas apresentam riquezas semelhantes como consequência de compartilharem a maioria das espécies; (2) localidades mais próximas podem exibir valores parecidos de riqueza porque estão sujeitas aos mesmos fatores ambientais que determinam essa riqueza, e nesse caso as localidades podem exibir composições de espécies diferentes (Diniz-Filho et al. 2003). Estudando a riqueza de aves terrestres na Europa, norte da África e Oriente Médio, Diniz-Filho et al. (2003) descobriram que o melhor modelo explicativo foi aquele no qual fatores climáticos estavam espacialmente estruturados, de maneira que foi verificada uma autocorrelação espacial na riqueza desses organismos. No caso da diversidade  $\beta$ , essa relação positiva com a distância geográfica pode ser explicada por três mecanismos (Soininen et al.

2007): (1) a similaridade entre as comunidades diminui porque a similaridade entre os ambientes também diminui, ou seja, variáveis ambientais podem estar espacialmente estruturadas (Diniz-Filho et al. 2003); (2) quando há mais barreiras à dispersão, a diversidade  $\beta$  tende a aumentar de forma mais abrupta em relação a áreas com menos barreiras; e (3) a limitação na capacidade de dispersão das espécies (Cottenie 2005; Soininen 2016). Portanto, fatores espaciais devem ser levados em consideração como importantes influenciadores da estruturação das comunidades, necessitando ser medidos e controlados a fim de se evitar relações espúrias entre fatores ambientais e espécies (Dray et al. 2012).

O *pool* regional de ninfálídeos na Mata Atlântica é de 471 espécies, sendo 461 espécies listadas em Brown Jr. & Freitas (2000b) e mais 10 espécies descritas posteriormente (Francini et al. 2004; Zacca et al. 2016; Pyrcz et al. 2018; Freitas et al. 2018; Dias et al. 2018). No que concerne a fatores climáticos, sabe-se que borboletas são animais ectotérmicos, dependendo quase que exclusivamente da luz solar para regular a própria temperatura corporal, ativar seu metabolismo e aumentar sua atividade, processo conhecido como termorregulação comportamental (Clench 1966). Turner et al. (1987) mostraram que a temperatura do verão foi positivamente correlacionada à riqueza de borboletas e mariposas na Grã-Bretanha. Borboletas também são sensíveis à dessecação em suas várias fases de vida (e.g., Stamp 1980; Mazer & Appel 2001), sugerindo estreita associação com a disponibilidade de água. Se a disponibilidade de energia é um fator limitante através das teias tróficas conforme proposto por Wright (1983), é esperado que assembleias de borboletas, quase todas fitófagas nas fases larval e adulta, sejam afetadas pela produtividade primária das plantas, uma vez que mais produtividade indicaria maior disponibilidade de recurso alimentar. Esse padrão já foi observado por Andrew et al. (2012), onde verificaram uma relação positiva entre produtividade e diversidade  $\beta$  de borboletas do Canadá. Com relação à heterogeneidade de habitat, é sabido que as borboletas são ecologicamente especializadas na exploração de recursos específicos (incluindo a planta hospedeira das larvas) e nas adaptações a determinadas condições abióticas (Brown Jr. & Freitas 2000b). Dessa maneira, é razoável esperar que suas assembleias sejam afetadas pela heterogeneidade de habitat, como aquele determinado pela amplitude da variação na altitude, o qual disponibiliza uma maior quantidade de nichos que podem ser ocupados. Heterogeneidade ambiental foi uma preditora da riqueza para vários grupos de borboletas da Mata Atlântica (Brown Jr. & Freitas 2000b). Do ponto de vista do espaço, sabe-se que à medida em que a distância

geográfica aumenta, o fator espacial passa a ter uma influência crescente na distribuição dos organismos, dada a capacidade limitada de dispersão (e.g., Nekola & White 1999; Soininen et al. 2007). Isso já foi constatado por Kerr (2001) em um estudo com borboletas do Canadá, apesar do assinalado por Gonçalves-Souza et al. (2014) de que borboletas são excelentes voadoras na fase adulta, capazes de dispersarem-se ativamente por grandes distâncias em busca das melhores condições ambientais.

A maioria dos trabalhos tem testado as hipóteses climática, da produtividade primária e da heterogeneidade ambiental usando como modelos plantas e vertebrados em regiões temperadas (e.g., Hawkins et al. 2003b; Stein et al. 2014; Fraser et al. 2015). Além disso, a maioria dos trabalhos que investigaram a variação espacial da diversidade focaram principalmente em riqueza, e ainda há menos trabalhos investigando os efeitos sobre a diversidade  $\beta$ , embora essa lacuna venha reduzindo ao longo dos anos (Mori et al. 2018). Insetos representam o maior grupo de organismos vivos (Wiens et al. 2015), sendo ainda pouco explorados como modelos, e a maior parte dessa diversidade está concentrada nos trópicos, sendo o domínio Mata Atlântica um dos *hotspots* mundiais da diversidade e da qual resta apenas cerca de 11,4% a 16% da sua cobertura original (Ribeiro et al. 2009). Borboletas, pertencendo a uma ordem megadiversa de insetos, são bons modelos biológicos, pois participam dos ecossistemas terrestres na condição de herbívoros, polinizadores, em anéis miméticos e em diversas outras modalidades de interações ecológicas, contribuindo também enquanto biomassa alimentar para níveis tróficos superiores (Freitas et al. 2003), além do seu valor como indicadores ambientais (Brown Jr. & Freitas 2000b). Contudo, ainda pouco se sabe sobre como determinados fatores afetam suas comunidades em escalas amplas na região neotropical. O presente estudo visa reduzir essa lacuna, ao testar como fatores ambientais e espaciais influenciam a riqueza e a diversidade  $\beta$  de assembleias de borboletas ninfalídeas na Mata Atlântica, contribuindo para uma melhor compreensão da variação espacial da diversidade em escala macroecológica.

Objetivando verificar qual ou quais fatores são os melhores preditores e como eles influenciam a estrutura de assembleias de borboletas ninfalídeas da Mata Atlântica, foram testadas as seguintes predições: (1) clima, produtividade primária e heterogeneidade ambiental influenciam positivamente a riqueza; (2) clima, produtividade primária, heterogeneidade ambiental e fatores espaciais estão positivamente associados à diversidade  $\beta$ ; e que (3), dada a escala espacial do nosso estudo, fatores espaciais são mais importantes que os ambientais na explicação da diversidade  $\beta$ .

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 ÁREA DE ESTUDO

A extensão do presente estudo é a Mata Atlântica, pois este domínio é o mais bem inventariado no Brasil, o que provavelmente se deve principalmente à proximidade dos grandes centros, onde se encontram a maior parte dos pesquisadores (Santos et al. 2008). A definição de Mata Atlântica aqui adotada refere-se ao conjunto de fitofisionomias encontradas ao longo da maior parte da costa brasileira, a partir do Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, avançando para o interior em alguns estados do Sul e Sudeste do país, e chegando ao leste do Paraguai e ao norte da Argentina (Ribeiro et al. 2009). Uma particularidade deste domínio é a sua enorme extensão geográfica, tanto em termos latitudinais (entre 3° e 31° de latitude Sul), quanto longitudinais (entre 35° e 60° de longitude Oeste) e altitudinais (de 0 a 3.000 metros) (Ribeiro et al. 2009), o que lhe confere uma ampla variação de regimes climáticos. Possui três principais tipos de formações vegetais: Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica *sensu stricto*), Floresta Ombrófila Mista (Mata de Araucária) e as Florestas Estacionais Semidecidual e Decidual (Mata Atlântica do Interior) (Ribeiro et al. 2009). A Mata Atlântica subdivide-se em oito sub-regiões biogeográficas (*sensu* Silva & Casteleti 2003) baseadas em áreas de distribuição conhecidas para aves, borboletas e primatas, sendo cinco centros de endemismo (Bahia, Brejos Nordestinos, Pernambuco, Diamantina e Serra do Mar) e três regiões de transição (São Francisco, Florestas de Araucária e Florestas de Interior). Os limites da Mata Atlântica no continente sul-americano não são absolutamente consensuais e neste trabalho utilizamos o limite definido pela *World Wildlife Fund* (WWF) (Olson et al. 2001).

### 2.2 DELINEAMENTO

Foram definidas como unidades amostrais, localidades da Mata Atlântica para as quais estão disponíveis listas de espécies das assembleias de borboletas ninfalídeas (Lepidoptera: Nymphalidae). Dentre as sete famílias reconhecidas de borboletas (*sensu* Kawahara & Breinholt 2014), Nymphalidae foi selecionada por ser uma família diversa e considerada relativamente fácil de inventariar, com predomínio de espécies conspícuas, tamanho médio a grande, hábito diurno e em geral mais fáceis de serem identificadas com segurança até o nível específico (Brown Jr. & Freitas 2000b). Devido a essas características, há maior disponibilidade de inventários locais, mais completos e com menor esforço amostral em relação ao requerido para se obter listas representativas de espécies de outras famílias de borboletas, especialmente Lycaenidae, Riodinidae e

Hesperiidae (Brown Jr. & Freitas 2000b). Outra vantagem na seleção desta família é que a riqueza de Nymphalidae é uma boa preditora da riqueza de todas as famílias de borboletas, usualmente representando entre 25 a 29% da fauna total em localidades bem amostradas, uma proporção que tem se mostrado consistente na maior parte do Neotrópico (Brown Jr. & Freitas 2000b).

A base de dados foi obtida através da busca de dados disponíveis na literatura, realizada em consulta aos portais Web of Science, Google Scholar e Jstor, a procura de listas já publicadas, usando duas combinações de palavras-chave: *butterflies* AND "*atlantic forest*" e *Papilionoidea* AND "*atlantic forest*". Também foram consultados especialistas (mencionados na Tabela 1) para disponibilização de inventários cujos dados não foram publicados. Os inventários foram considerados representativos da fauna de ninfalídeos local quando atendiam simultaneamente a dois critérios, adaptados de Santos et al. (2008): (1) no mínimo três anos de esforço amostral e (2) coletas realizadas em todas as estações do ano. A aplicação destes critérios resultou na seleção de 20 listas locais de ninfalídeos (Tabela 1; Figura 1). Algumas listas de espécies por localidade foram compiladas a partir de mais de uma publicação, e/ou ampliadas com dados não publicados de coletas posteriores à data da respectiva publicação, inseridos em coleções científicas; e outras ainda, compostas inteiramente por dados não publicados. No caso particular da lista para a Reserva Privada de Yacutinga (Bustos 2008), seus dados foram unificados à lista do mesmo autor para o Parque Nacional de Iguazú (Bustos 2009), uma vez que se trata de uma pequena localidade contígua àquele Parque.

Seguimos a classificação sistemática proposta por Wahlberg et al. (2009), e toda a base de dados teve a nomenclatura atualizada e/ou corrigida conforme os trabalhos de taxonomia mais recentes disponíveis na literatura, incluindo mudanças de gênero, e descrições de novos gêneros e espécies (e.g., Francini et al. 2004; Zacca et al. 2016; Ortiz-Acevedo et al. 2017; Pyrcz et al. 2018; Freitas et al. 2018; Dias et al. 2018). No caso de *Hermeuptychia hermes* (Fabricius, 1775), sabe-se que é na verdade um complexo de espécies crípticas (Seraphim et al. 2013), mas como não foi possível determinar com segurança qual ou quais espécies ocorrem em cada localidade, mantivemos um único táxon em todas as listas onde ela foi registrada. Foram suprimidos os registros duvidosos, de ocorrência improvável para a localidade conforme a área de distribuição conhecida para a espécie (provável erro de identificação ou etiquetagem).

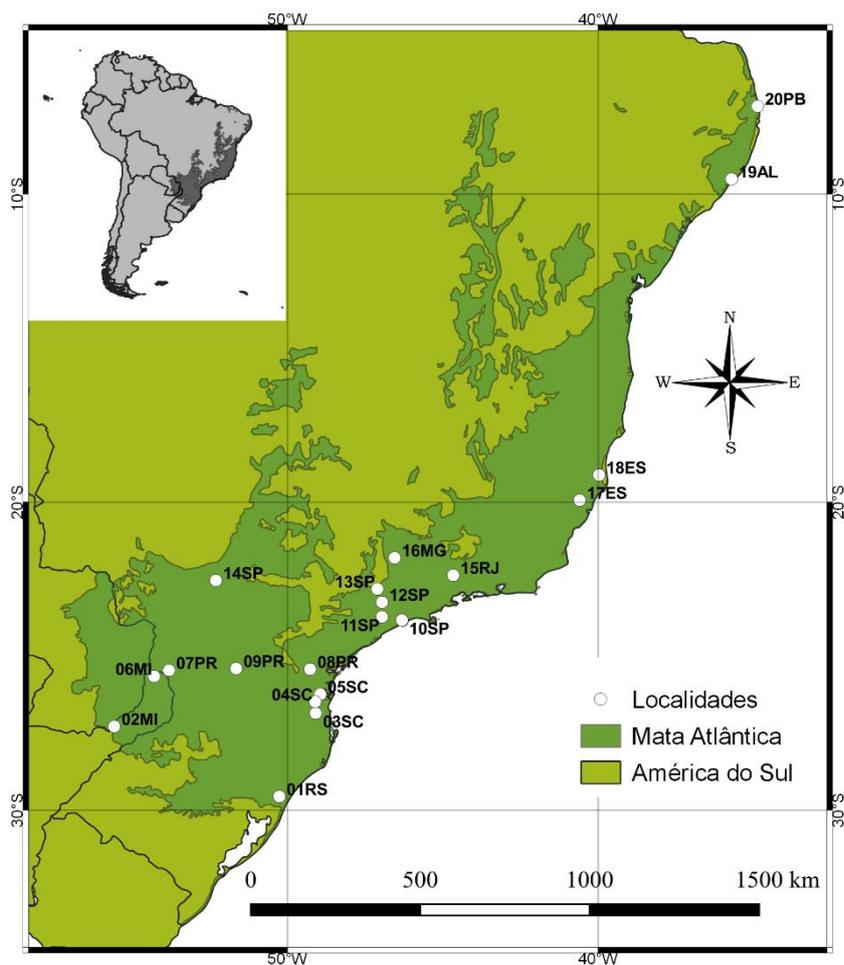
As coordenadas geográficas de Parques Nacionais, Parques Estaduais, Reservas

Privadas e correlatos foram obtidas marcando-se os pontos aproximadamente centrais de cada localidade utilizando o software Google Earth Pro v.7.3.2.5776 (Google 2019); no caso das localidades que são municípios, utilizamos a coordenada do marco zero de cada um deles.

**Tabela 1** – Localidades das unidades amostrais, aqui ordenadas arbitrariamente de Sul para Norte, com os respectivos códigos de abreviação, coordenadas geográficas em graus decimais e referências.

Localidade	Código	Latitude	Longitude	Referência
Vale do Rio Maquiné, Rio Grande do Sul, Brasil	01RS	-29.560145	-50.263703	Iserhard & Romanowski 2004
Reserva Privada Osununú e Parque Provincial Teyú Cuaré, Misiones, Argentina	02MI	-27.283333	-55.579167	Bustos et al. 2011
Blumenau (município), Santa Catarina, Brasil	03SC	-26.852056	-49.094746	Freitas et al. dados não publicados
Jaraguá do Sul (município), Santa Catarina, Brasil	04SC	-26.485385	-49.108144	Hoffmann 1934, 1935; Freitas et al. dados não publicados
Joinville (município), Santa Catarina, Brasil	05SC	-26.237262	-48.944212	Freitas et al. dados não publicados
Parque Nacional de Iguazú e Reserva Privada Yacutinga, Misiones, Argentina	06MI	-25.656055	-54.295545	Bustos 2008, 2009; dados não publicados
Parque Nacional do Iguaçu, Paraná, Brasil	07PR	-25.460508	-53.817784	Greve et al. dados não publicados
Curitiba (município), Paraná, Brasil	08PR	-25.427778	-49.273056	Pérez et al. 2017
Guarapuava (município), Paraná, Brasil	09PR	-25.403822	-51.651848	Dolibaina et al. 2011; dados não publicados
Baixada Santista, São Paulo, Brasil	10SP	-23.833333	-46.316667	Francini et al. 2011
Reserva Estadual do Morro Grande e Região de Caucaia do Alto, São Paulo, Brasil	11SP	-23.723516	-46.961091	Uehara-Prado et al. 2004; dados não publicados
Parque Estadual da Serra do Japi, São Paulo, Brasil	12SP	-23.248471	-46.957385	Brown Jr. 1992; Freitas et al. dados não publicados
Mata de Santa Genebra, São Paulo, Brasil	13SP	-22.821944	-47.108056	Brown Jr. & Freitas 2002; Freitas et al. dados não publicados
Parque Estadual do Morro do Diabo, São Paulo, Brasil	14SP	-22.543120	-52.306462	Mielke & Casagrande 1997; Freitas et al. dados não publicados

Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil	15RJ	-22.375278	-44.662222	Zikán 1928; Zikán & Zikán 1968; Freitas & Rosa dados não publicados; Soares dados não publicados
Poços de Caldas (município), Minas Gerais, Brasil	16MG	-21.810133	-46.551556	Ebert 1969
Santa Teresa (município), Espírito Santo, Brasil	17ES	-19.938458	-40.593569	Brown Jr. & Freitas 2000a
Reserva Natural Vale, Espírito Santo, Brasil	18ES	-19.118411	-39.969047	Freitas et al. 2016
Maceió (município), Alagoas, Brasil	19AL	-9.512146	-35.703000	Cardoso 1949
Mata do Buraquinho, Paraíba, Brasil	20PB	-7.146389	-34.861389	Kesserling & Ebert 1982



**Figura 1** – Localidades com inventários representativos de ninfalídeos (Lepidoptera: Nymphalidae) na Mata Atlântica (*sensu* Olson et al. 2001) analisados no presente estudo.

Para avaliar o poder explicativo das diferentes hipóteses sobre a riqueza e a diversidade  $\beta$ , nós escolhemos sete preditores ambientais (Tabela 5; Figura 5). Para a hipótese climática, foram escolhidos cinco preditores, obtidos em WorldClim 2.0 (Fick & Hijmans 2017) na resolução de 2.5 minutos ( $\sim 4.5 \text{ km}^2$ ), na condição de *proxies* das condições climáticas que afetam diferentes parâmetros fisiológicos em animais ectotérmicos: (1) sazonalidade da temperatura (BIO4) para a tolerância à variação da temperatura ao longo do ano; (2) temperatura máxima no mês mais quente (BIO5) e (3) temperatura mínima no mês mais frio (BIO6) para tolerância aos extremos de frio e calor; (4) precipitação anual (BIO12) para tolerância às limitações na disponibilidade de água; e (5) sazonalidade na precipitação (BIO15) para tolerância à variação na disponibilidade de água ao longo do ano. Para a hipótese da produtividade, foi mensurada a evapotranspiração real anual (AET), obtida em CGIAR-CSI (Trabucco & Zomer 2019) na resolução de 30 segundos ( $\sim 1.0 \text{ km}^2$ ), medida considerada um bom *surrogate* da produtividade primária (Šímová & Storch 2017). E para representar a hipótese da heterogeneidade de habitat foi escolhida a variação altitudinal de cada localidade, obtida na base de dados disponibilizada em Santos et al. (2018), por ser o *proxy* mais frequentemente utilizado para representar esta hipótese segundo Stein & Kreft (2014). A partir das coordenadas geográficas de cada localidade e dos *rasters* dos preditores climáticos e de produtividade primária, os valores para cada ponto foram extraídos através do software QGIS Desktop v.3.8.2 (QGIS Development Team 2018).

Para obtenção dos preditores espaciais para a diversidade  $\beta$ , inicialmente geramos Mapas de Autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM) (Dray et al. 2012) a partir da matriz de coordenadas geográficas das unidades amostrais (Tabela 1), utilizando os pacotes "spdep" (Bivand & Wong 2018) e "adespatial" (Dray et al. 2019), assumindo que a distância geográfica entre elas é um *proxy* de processos espaciais, inclusive da limitação na dispersão, como em Gonçalves-Souza et al. (2014). A partir da matriz com os dbMEMs, os melhores preditores espaciais foram selecionados segundo o método descrito em Bauman et al. (2018) (Tabela 7), cujo objetivo é minimizar a ocorrência do erro tipo I, porque a chance de detectar um sinal espacial para uma variável dependente é maior conforme aumentam o número de modelos candidatos. Para gerar uma lista de matrizes de ponderação espacial (SWM) (função "listw.candidates"), que são os modelos espaciais candidatos, utilizamos um conjunto de matrizes de conectividade e ponderação predefinidas a partir das coordenadas geográficas, com valor de  $p$  ajustado conforme a

correção de Šidák (Šidák 1967). Os modelos predefinidos para construção das matrizes de ponderação espacial foram os seguintes: “gab” (*Gabriel's graph*), “mst” (*minimum spanning tree*), “dnear” (*distance-based*) e “pcnm” (*principal coordinates of neighbour matrices*) (Tabela 8). Na sequência selecionamos o melhor subconjunto de autovetores com base nos maiores valores de  $R^2$  ajustados. Através desse método foram selecionados sete preditores espaciais para a diversidade  $\beta$  (Tabela 7).

## 2.3 ANÁLISES DOS DADOS

Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R (R Core Team 2019).

### 2.3.1 Multicolinearidade dos preditores ambientais e padronização

Para avaliar se havia colinearidade entre os preditores extraídos para as localidades, utilizamos a análise Fator de Inflação de Variância (VIF) (Quinn & Keough 2002), através da função “vifstep” do pacote “usdm” (Naimi et al. 2014), estabelecendo que valores superiores a três indicam a presença de multicolinearidade. Dentre os sete preditores do modelo original, a análise levou à retirada da sazonalidade da temperatura (BIO4) e da temperatura mínima no mês mais frio (BIO6), restando como preditores ambientais a temperatura máxima no mês mais quente (BIO5), a precipitação anual (BIO12), a sazonalidade na precipitação (BIO15), a evapotranspiração real anual (AET) e a variação da altitude (Tabela 6). Em seguida, os preditores foram padronizados através da estatística Z, de modo que cada variável apresente média igual a zero e desvio padrão igual a um.

### 2.3.2 Regressão linear entre riqueza e preditores ambientais

O método de mínimos quadrados generalizados (GLS) foi utilizado para identificar qual ou quais preditores ambientais explicam a variação na riqueza de espécies, levando em consideração a autocorrelação espacial inerente às variáveis ecológicas, sobretudo em escalas amplas (Legendre 1993; Dormann et al. 2007; Zurr et al. 2009). Dessa forma, nós geramos quatro diferentes modelos, com a riqueza enquanto variável resposta e as variáveis ambientais (BIO5, BIO12, BIO15, AET e variação da altitude) enquanto suas preditoras (riqueza ~ preditores ambientais), usando a função “gls” do pacote “nlme” (Pinheiro et al. 2019). Cada modelo incluiu uma diferente estrutura de autocorrelação espacial, a saber: exponencial, gaussiana, quadrática e esférica. Em seguida, o melhor modelo foi selecionado através da função “model.sel” do pacote “MuMIn” (Barton 2020), conforme o *Akaike Information Criterion* (AIC), o qual hierarquizou os modelos do menor

para o maior valor de AIC, pois quanto menor este valor, mais parcimonioso é o modelo em explicar a variação na riqueza. Uma vez selecionado o modelo com menor valor de AIC, foi usada a função “anova”, também do pacote “nlme” (Pinheiro et al. 2019), para checar a significância das variáveis preditoras.

### 2.3.3 Análise Espacial da Diversidade $\beta$

Usamos um Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) com o objetivo de visualizar em duas dimensões as diferenças entre as composições das assembleias de ninfalídeos dos remanescentes de Mata Atlântica, e verificar se os agrupamentos formados coincidem com as sub-regiões biogeográficas (BSRs) propostas por Silva & Casteleti (2003). Dentre as oito sub-regiões biogeográficas reconhecidas para a Mata Atlântica, cinco foram representadas em nossos dados: Florestas de Araucária, Florestas de Interior, Bahia, Pernambuco e Serra do Mar. Em nosso conjunto amostral não há localidades nas sub-regiões Brejos Nordestinos, Diamantina e São Francisco. Para executar o NMDS, usamos o pacote “vegan” (Oksanen et al. 2018). A partir da matriz de composição de espécies com dados de presença e ausência, usando a função “vegdist” foi criada uma matriz de dissimilaridade ranqueada da composição de espécies pelo método Jaccard, escolhido por trabalhar com dados binários. Em seguida, foi executado o NDMS através da função “metaMDS”, o qual foi plotado através da função “plot”, com as localidades pertencentes a uma mesma BSR agrupadas em polígonos através do uso da função “ordihull”.

Utilizamos a Análise de Redundância Parcial Baseada na Distância (dbRDA) (Legendre & Anderson 1999), juntamente com a técnica de Partição da Variação (Borcard et al. 1992), para avaliar a influência dos preditores ambientais e espaciais na variação na diversidade  $\beta$  de ninfalídeos na Mata Atlântica. A dbRDA possibilita avaliar o efeito dos preditores ambientais ao isolar o efeito do espaço sobre a variável resposta. Em seguida, aplicamos a técnica de Partição da Variação (Borcard et al. 1992), para quantificar a contribuição relativa de cada conjunto de preditores, atuando isolados e conjuntamente, e dos resíduos, que expressa a variação não explicada por nenhum dos dois conjuntos de preditores na diversidade  $\beta$ . Para executar essas análises utilizamos a função “rda” e a função “varpart” ambas do pacote “vegan” (Oksanen et al. 2018).

### 3. RESULTADOS

Nas 20 localidades amostradas foram encontradas 401 espécies de ninfalídeos (Anexo 1), com uma riqueza média de  $169,9 \pm 45,03$  espécies por localidade. Estas 401 espécies pertencem a 10 subfamílias: Satyrinae (S=146), Biblidinae (S=59), Danainae (S=52), Heliconiinae (S=40), Nymphalinae (S=33), Charaxinae (S=31), Limenitidinae (S=29), Apaturinae (S=6), Cyrestinae (S=4) e Libytheinae (S=1). A localidade que apresentou a maior riqueza foi o município de Santa Teresa (17ES), com 242 espécies, enquanto a menor riqueza foi verificada na Mata do Buraquinho (20PB), com 82 espécies de Nymphalidae conhecidas. Apenas 36 espécies (9,0%) exibiram ampla distribuição, ocorrendo em pelo menos 18 das 20 localidades, enquanto 50 espécies (12,5%) foram restritas a uma única localidade.

#### 3.1 Riqueza

Verificamos que o modelo com uma estrutura de correlação espacial quadrática foi o mais parcimonioso para explicar a variação da riqueza dos ninfalídeos na Mata Atlântica (AIC=192,8) (Tabela 2). Neste modelo, a evapotranspiração real anual foi a única variável ambiental a influenciar a variação da riqueza ( $p=0,040$ ) (Tabela 3), sendo observada uma relação positiva e linear entre estas variáveis, de maneira que a cada 100 mm/ano de aumento na produtividade primária a riqueza aumenta em 6,74 espécies (Figura 2). Entretanto, o modelo com uma estrutura de correlação espacial exponencial pode ser considerado igualmente preditivo (AIC=193,5), dado o baixo valor de delta AIC entre este e o primeiro modelo ( $\Delta AIC=0,70$ ) (Tabela 2). Neste modelo, a riqueza foi explicada apenas pelo intercepto ( $p=0,010$ ) (Tabela 4).

**Tabela 2** – Comparação entre os modelos com diferentes estruturas de correlação espacial gerados pela GLS, em ordem crescente de valor de AIC. Df=graus de liberdade. logLik=Log-likelihood.

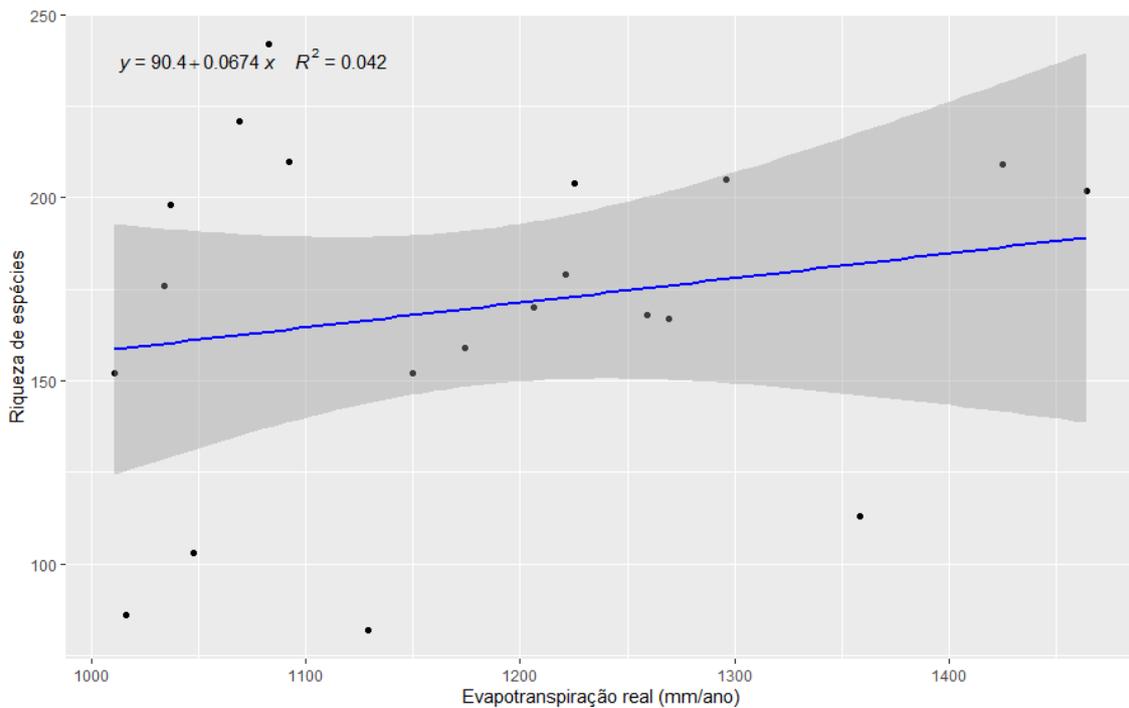
Modelo e estrutura de correlação espacial	Df	logLik	AIC	$\Delta AIC$	peso
BIO5+BIO12+BIO15+AET+variação da altitude, Quadrática	9	-78,401	192,8	0,00	0,453
BIO5+BIO12+BIO15+AET+variação da altitude, Exponencial	9	-78,749	193,5	0,70	0,320
BIO5+BIO12+BIO15+AET+ variação da altitude, Gaussiana	9	-78,747	195,5	2,69	0,118
BIO5+BIO12+BIO15+AET+ variação da altitude, esférica	9	-78,831	195,7	2,86	0,108

**Tabela 3** – Resultado da decomposição do primeiro modelo mais parcimonioso da GLS (modelo com estrutura de correlação espacial quadrática), avaliando o efeito dos preditores ambientais sobre a riqueza. Valor significativo de p (<0,05) da ANOVA em negrito.

<b>Preditor</b>	<b>Valor</b>	<b>Erro padrão</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Riqueza</b>				
Intercepto	126,716	76,815	1,650	0,154
Temperatura máxima no mês mais quente	-8,838	12,151	-0,727	0,625
Precipitação anual	-14,577	9,200	-1,584	0,593
Sazonalidade na precipitação	-2,104	15,149	-0,139	0,643
Evapotranspiração real anual	26,224	11,363	2,308	<b>0,040</b>
Variação na altitude	5,782	10,420	0,555	0,588

**Tabela 4** – Resultado da decomposição do segundo modelo mais parcimonioso da GLS (modelo com estrutura de correlação espacial exponencial), avaliando o efeito dos preditores ambientais sobre a riqueza. Valor significativo de p (<0,05) da ANOVA em negrito.

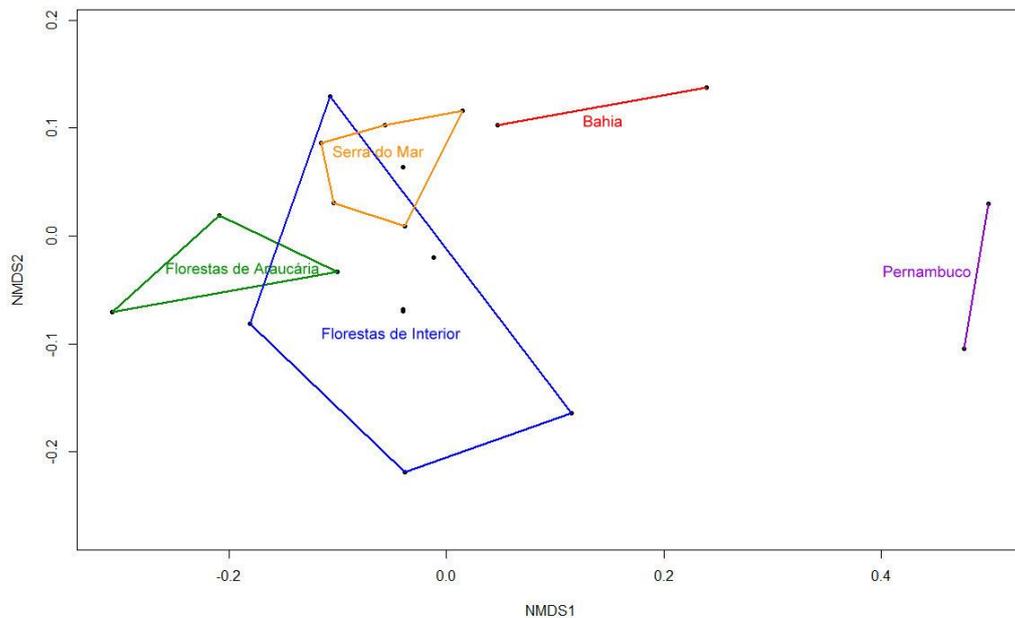
<b>Preditor</b>	<b>Valor</b>	<b>Erro padrão</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Riqueza</b>				
Intercepto	145,000	44,929	3,227	<b>0,010</b>
Temperatura máxima no mês mais quente	-9,358	12,949	-0,723	0,430
Precipitação anual	-12,208	9,993	-1,221	0,527
Sazonalidade na precipitação	4,709	17,387	0,271	0,977
Evapotranspiração real anual	22,503	12,931	1,740	0,108
Variação na altitude	5,176	12,256	0,422	0,679



**Figura 2** – Relação entre produtividade (mensurada em termos de evapotranspiração real anual) e riqueza de espécies de Nymphalidae da Mata Atlântica, com área sombreada representando o intervalo de confiança de 95%.

### 3.2 Diversidade $\beta$

O valor do *stress* (*Standard Residuals Sum of Squares*) reportado na análise NMDS foi de 9,81%, indicando um ajuste satisfatório (<20%), ou seja, as posições dos objetos representadas em duas dimensões desviaram-se pouco em relação às suas posições originais na matriz de dissimilaridade obtida pelo método Jaccard. No gráfico de dispersão da análise NMDS (Figura 3), verificamos que, de maneira geral, cada região biogeográfica abriga uma fauna típica de espécies de ninfalídeos, exceto a região de Florestas de Interior, a qual abriga uma fauna típica, porém com a presença de elementos das regiões biogeográficas das Florestas de Interior e de Araucária. Contudo, essas duas regiões tendem a abrigar uma fauna de ninfalídeos diferentes entre si. Por outro lado, as localidades pertencentes às sub-regiões biogeográficas de Pernambuco e Bahia mostraram-se substancialmente diferentes, entre si e em relação as outras localidades em termos de composição de espécies.

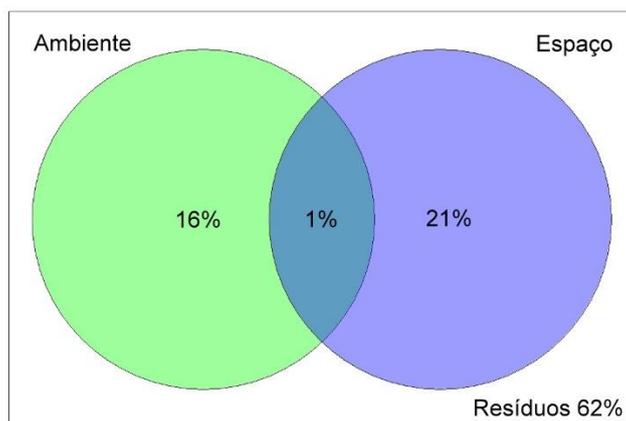


**Figura 3** – Análise NMDS (stress = 9,81%) realizada para a fauna de ninfalídeos da Mata Atlântica usando o Índice de Dissimilaridade de Jaccard. Localidades representadas mais próximas possuem composições faunísticas mais similares, com polígonos ou linhas agrupando as localidades conforme a sub-região biogeográfica (*sensu* Silva & Casteleti 2003) a que pertencem.

Finalmente, verificamos que tanto os fatores ambientais quando espaciais contribuíram para a variação na diversidade  $\beta$  entre as comunidades de ninfalídeos na Mata Atlântica ( $p=0,014$ ) (Tabela 4). Em termos de contribuição relativa, os fatores espaciais puros explicaram 21% da diversidade  $\beta$ , seguidos pelos fatores ambientais puros que explicaram 16% da diversidade  $\beta$ . É interessante notar que apenas 1% foi explicado pela variação ambiental espacialmente estruturada, e 62% da variação na diversidade  $\beta$  não pôde ser explicada por nenhum dos conjuntos de fatores analisados (Figura 4). Dentre os fatores ambientais, a diversidade  $\beta$  foi relacionada à temperatura máxima no mês mais quente ( $p=0,025$ ) (Tabela 4), de modo que quanto maior a variação na temperatura máxima do mês mais quente entre duas localidades, maior foi a diferença na composição de espécies entre essas localidades.

**Tabela 5** – Resultado da Análise de Redundância Parcial Baseada em Distância (dbRDA) avaliando o efeito do modelo global com todos os preditores ambientais e espaciais sobre a diversidade  $\beta$ , e de cada preditor ambiental separadamente sobre a diversidade  $\beta$  de ninfalídeos da Mata Atlântica. Valores significativos de  $p$  ( $<0,05$ ) da ANOVA em negrito. Df=graus de liberdade.

Preditor	Df	Variância	F	$p$
<b>Diversidade <math>\beta</math></b>				
Todos os preditores ambientais e espaciais	5	17,091	1,625	<b>0,014</b>
Temperatura máxima no mês mais quente	1	4,458	2,120	<b>0,025</b>
Precipitação anual	1	3,185	1,515	0,111
Sazonalidade na precipitação	1	3,363	1,599	0,081
Evapotranspiração real anual	1	2,863	1,362	0,180
Varição na altitude	1	3,221	1,532	0,091
Resíduos	7	14,721		



**Figura 4** – Diagrama de Venn mostrando os valores de  $R^2$  ajustado referente aos componentes espacial puro, ambiental puro, da variação ambiental espacialmente estruturada na variação espacial da diversidade  $\beta$  de ninfalídeos da Mata Atlântica e os resíduos.

#### 4. DISCUSSÃO

As 401 espécies de ninfalídeos representam 85,14% do *pool* regional conhecido para a Mata Atlântica. Nós verificamos que diferentes fatores influenciaram a estruturação das comunidades de ninfalídeos da Mata Atlântica, resultando em dois padrões principais da estrutura das comunidades. Primeiro, a produtividade primária e o intercepto influenciaram a riqueza de ninfalídeos. A riqueza aumenta linearmente à medida que a produtividade aumenta, corroborando a hipótese da produtividade (Pianka 1966). Segundo, verificamos que tanto os fatores espaciais quanto os ambientais (representado pela temperatura máxima no mês mais quente), explicaram a diversidade  $\beta$  de assembleias de ninfalídeos entre localidades de Mata Atlântica, restando corroboradas as hipóteses climática (Pianka 1966) e espacial (Cadotte 2006) na determinação da diversidade  $\beta$  de ninfalídeos de Mata Atlântica.

Nossos resultados corroboraram o papel chave da produtividade primária na distribuição espacial da riqueza de ninfalídeos na Mata Atlântica. Em sua revisão de estudos em escala global, Hawkins et al. (2003b) mostraram que produtividade primária esteve fortemente correlacionada à riqueza de borboletas nas regiões Paleártica, Afrotropical e Australiana. Até onde sabemos, nosso estudo é o primeiro a mostrar a importância da produtividade na distribuição espacial da riqueza de borboletas ninfalídeas em um domínio da região Neotropical. Produtividade e riqueza apresentaram um relacionamento positivo e linear, o padrão mais frequentemente encontrado em grandes escalas espaciais (Šímová & Storch 2017), já tendo sido observado para diversos grupos de organismos (e.g., Mittelbach et al. 2001; Hawkins et al. 2003a; Hawkins et al. 2003b). O aumento da produtividade associado ao aumento da riqueza, sugere que a produtividade limita a quantidade de recursos disponíveis para herbívoros, e conseqüentemente, o número de espécies capazes de manter populações viáveis (Šímová & Storch 2017). O padrão relatado por nós difere do encontrado anteriormente no único estudo já realizado em ampla escala com borboletas da Mata Atlântica (Brown Jr. & Freitas 2000b). Brown Jr. & Freitas (2000b) verificaram um efeito dos fatores climáticos, perturbações naturais e de origem antrópica na riqueza de borboletas, mas eles não incluíram um *proxy* específico para produtividade primária entre os preditores ambientais e nem foi considerada uma estruturação espacial dos fatores ambientais, o que poderia explicar a diferenças observadas em relação ao nosso estudo. Contudo, no modelo com uma estrutura de correlação espacial exponencial, o qual foi considerado igualmente preditivo, apenas o intercepto foi significativo, sugerindo que a riqueza de ninfalídeos da

Mata Atlântica poderia ser explicada por processos estocásticos, ou ainda por variáveis que não foram incluídas no modelo.

As composições das vinte localidades agruparam-se de maneira consistente conforme as cinco sub-regiões biogeográficas (Silva & Casteleti 2003) representadas em nosso conjunto amostral. Dentre as cinco, quatro incluíram localidades que apresentam composições bastante similares, enquanto a sub-região Florestas de Interior incluiu localidades com menor similaridade entre suas composições, embora a variação ainda tenha sido maior entre sub-regiões do que entre assembleias desta mesma sub-região. Essa menor similaridade poderia ser devido ao fato de que esta sub-região possui a maior abrangência geográfica em comparação às outras, representando sozinha 49% da Mata Atlântica, ao mesmo tempo em que ela é definida enquanto uma área de transição, caracterizada pela ocorrência de “zonas de contato entre espécies afins, ou complexos mosaicos de interação entre biotas com histórias evolutivas distintas” (Silva & Casteleti 2003).

Verificamos que tanto fatores espaciais quanto ambientais, atuando de maneira independente, contribuíram para a diversidade  $\beta$  de ninfalídeos ao longo da Mata Atlântica. Desta forma, tanto processos baseados em nicho quanto processos baseados em dispersão (Leibold et al. 2004; Cottenie 2005; Soininen 2014; Soininen 2016) influenciaram a diversidade  $\beta$  entre assembleias de ninfalídeos ao longo da Mata Atlântica. A influência de ambos os processos, baseados no nicho e na dispersão limitada, são recorrentes na literatura, já tendo sido visto em borboletas em escala similar (e.g., Gonçalves-Souza et al. 2014), mas também para outros grupos de organismos em diferentes escalas espaciais (e.g., Provete et al. 2014), mostrando que não existe uma prevalência de um processo, mas sim uma ação conjunta ao longo de um *continuum* na estruturação das assembleias de borboletas (Leibold & Chase 2018). Desta maneira, mesmo para organismos com boa capacidade de dispersão como as borboletas (Gonçalves-Souza et al. 2014), em amplas escalas espaciais a limitação na dispersão ainda teve um importante efeito na estruturação das assembleias. Por outro lado, a influência do fator ambiental na estruturação das assembleias de borboletas, reforça o papel do nicho na determinação da estruturação das assembleias de borboletas em escala espacial ampla. Portanto, a composição deve estar mudando porque as espécies de uma determinada localidade, adaptadas àsquelas condições ambientais particulares, ainda que consigam se dispersar para outra localidade com condições ambientais diversas, não conseguem se estabelecer, corroborando a noção de que os processos de

seleção e dispersão atuam simultaneamente (Soininen et al. 2007; Leibold & Chase 2018; Viana & Chase 2019).

O espaço foi um importante preditor da variação na composição de ninfalídeos da Mata Atlântica, explicando-a em 21%, evidenciando a importância da limitação na capacidade de dispersão dos ninfalídeos entre as unidades amostrais nesta escala. A limitação na capacidade de dispersão estruturando comunidades já foi observada em diversos outros estudos com diferentes táxons (ver revisão em Soininen et al. 2007). Os resultados corroboraram a nossa previsão de que fatores espaciais são mais importantes que os ambientais na variação da diversidade  $\beta$ , evidenciando que mesmo organismos alados, com poucas restrições à dispersão, também são influenciados por fatores espaciais em grandes escalas, como verificado para borboletas por Gonçalves-Souza et al. (2014) em escala semelhante. Por outro lado, Zellweger et al. (2017), estudando borboletas na Suíça, portanto numa escala espacial menor que a do presente estudo, não encontraram nenhum efeito preditivo da distância geográfica. Isso sugere que o nosso achado deve estar relacionado à escala do presente estudo, pois à medida em que as distâncias geográficas entre as localidades aumentam, o fator espacial ganha uma influência crescente na distribuição dos organismos (Nekola & White 1999; Soininen et al. 2007; Leibold & Chase 2018). Em amplas escalas espaciais, o efeito do espaço na diversidade  $\beta$  pode estar relacionado a três fatores não mutuamente excludentes que ocorrem com o aumento da distância espacial entre as assembleias: (1) aumenta a diferença nas características ambientais; (2) aumenta a chance de existir barreiras a dispersão; e (3) por aumentar a limitação na dispersão dos organismos, mesmo que em ambientes homogêneos e sem barreiras (Nekola & White 1999; Soininen et al. 2007; Chase & Leibold 2018). Para as assembleias de borboletas da Mata Atlântica é provável que os três mecanismos citados acima estejam ocorrendo simultaneamente, uma vez que também verificamos um efeito ambiental do clima na composição de espécies.

A variação na composição das comunidades locais de borboletas foi explicada em 16% pelos fatores ambientais, sendo a temperatura máxima no mês mais quente o principal fator responsável pela variação na diversidade  $\beta$ . Desse modo, localidades com temperaturas mais elevadas possuem composição diferente daquelas localidades com temperaturas mais amenas. As borboletas são organismos ectotérmicos e suas espécies diferem entre si quanto às adaptações fisiológicas que definem seus limites de tolerância às altas temperaturas em seus habitats (Addo-Bediako et al. 2000; Kerr 2001). Deste modo, a temperatura máxima no mês mais quente do ano parece estar atuando como

filtro ambiental, com as espécies menos tolerantes a temperaturas elevadas, presentes nas localidades com temperatura mais amena, sendo substituídas por aquelas capazes de tolerar fisiologicamente temperaturas mais altas que ocorrem em outras localidades, corroborando a importância do clima para a determinação das comunidades locais de borboletas ao longo da Mata Atlântica. O efeito do clima na diversidade  $\beta$  de borboletas já foi verificado por Zellweger et al. (2017), que, no entanto, notaram que fatores climáticos eram mais importantes para assembleias de plantas do que para as assembleias de borboletas, as quais foram mais afetadas pela estrutura da vegetação naquele trabalho. Dessa maneira, ainda que a limitação na capacidade de dispersão tenha mostrado uma contribuição maior na promoção da substituição de espécies na escala estudada, processos baseados em nicho ainda foram relevantes.

Apesar de termos trabalhado com os melhores dados disponíveis, reconhecemos algumas limitações na base de dados que poderiam ser fonte de diferentes vieses afetando nossos resultados. Primeiramente, não dispomos de uma lista na Bahia que atendesse aos critérios de representatividade, resultando em um *gap* de aproximadamente 1.160 km entre as listas da Reserva Natural Vale (Espírito Santo, Brasil) e Maceió (Alagoas, Brasil). No caso da produtividade, aqui mensurada como evapotranspiração real, o nosso conjunto amostral abrangeu apenas a metade superior deste gradiente na Mata Atlântica, não havendo unidades amostrais representando localidades com baixos valores de produtividade, o que pode ter influenciado a intensidade da relação entre a produtividade primária e a riqueza de espécies. Além disso, embora borboletas sejam menos afetadas pelo tamanho das áreas em comparação aos vertebrados (Freitas et al. 2006), em alguns casos comparamos localidades com áreas bastante diferentes, como por exemplo o Parque Nacional do Iguaçu (Paraná, Brasil), com 1.852,62 km<sup>2</sup>, e a Mata do Buraquinho (Paraíba, Brasil), com 5,15 km<sup>2</sup>. Isso eventualmente poderia ser uma fonte de distorção devido à bem conhecida relação espécie-área (Preston 1960), no entanto, informações sobre a área não estavam disponíveis para todas as localidades. E finalmente, localidades com áreas reduzidas e inseridas em matrizes urbanas, as quais podem atuar como barreiras para a dispersão, poderiam estar mais sujeitas à perturbação antrópica, afetando negativamente a riqueza, uma vez que poucas espécies do *pool* regional seriam adaptadas a estas condições (Brown Jr. & Freitas 2000b).

O fato de estar disponível uma quantidade limitada de listas representativas da fauna de borboletas expõe a carência de inventários de longo prazo em um país

megadiverso como é o caso do Brasil, como observado por Santos et al. (2008). Vale notar que as borboletas são um dos grupos de invertebrados mais bem conhecidos do ponto de vista taxonômico, e a Mata Atlântica o domínio mais intensamente inventariado dentre as florestas tropicais. Não obstante, ainda temos vastas regiões descobertas por inventários de longo prazo neste domínio (Santos et al. 2008). Para melhor compreensão dos padrões e processos que estruturam as comunidades de ninfalídeos da Mata Atlântica, seria desejável dispormos de mais inventários de comunidades, especialmente em localidades que apresentem baixos valores de produtividade, a fim de aumentar a cobertura deste gradiente e verificar a consistência da associação encontrada com a riqueza.

Uma fração substancial da diversidade  $\beta$  não foi explicada no presente estudo (62%), sugerindo que fatores estocásticos (não determinísticos), ou fatores não incluídos no modelo, poderiam ser parcialmente responsáveis pela variação na composição entre as assembleias de ninfalídeos ao longo da Mata Atlântica. Um desses fatores poderia ser a variação na estrutura da vegetação entre as localidades. Com efeito, Zellweger et al. (2017) mostraram que a estrutura da vegetação foi um importante fator ambiental para explicar a diversidade  $\beta$  de borboletas. Além disso, no presente estudo, nós consideramos apenas fatores contemporâneos, embora alguns estudos já constatarem a importância de fatores históricos na estruturação de comunidades (e.g., Hawkins et al. 2003a para aves; Hawkins & DeVries 2009 e Hawkins 2010 para borboletas). Dessa forma, para melhor compreender os fatores que afetam a diversidade  $\beta$  de ninfalídeos da Mata Atlântica, estudos futuros deverão incluir estrutura da vegetação e fatores históricos em seus modelos.

## 5. CONCLUSÃO

De maneira geral, podemos concluir que limitações na dispersão (processos baseados em dispersão) e fatores ambientais (processos baseados em nicho) atuam conjuntamente na estruturação das assembleias de ninfalídeos da Mata Atlântica. A hipótese da produtividade primária foi corroborada para a riqueza pela primeira vez para um domínio na região neotropical, semelhante ao que já foi verificado para borboletas em diversas outras regiões (Hawkins et al. 2003b), sendo a disponibilidade de recursos um importante determinante para a riqueza de borboletas em escalas amplas. No presente trabalho, a hipótese climática explicou a diversidade  $\beta$ . Uma vez que a riqueza de Nymphalidae é considerada boa preditora da fauna total de borboletas (Brown Jr. & Freitas 2000b), é provável que a produtividade também influencie os padrões de riqueza das outras famílias de borboletas na região Neotropical em amplas escalas espaciais. Contudo, para a diversidade  $\beta$ , o padrão encontrado pode não se repetir em outras famílias, uma vez que algumas apresentam maiores limitações à dispersão, como é o caso de vários membros da família Riodinidae, cujas espécies são frequentemente dependentes de condições microclimáticas específicas, não raro afastando-se na fase adulta muito pouco do local onde desenvolveram suas fases imaturas (Brown Jr. 1992). Para o futuro, quando inventários representativos para outras famílias de borboletas estiverem disponíveis, será interessante verificar se os mesmos padrões se repetem nessas assembleias, além de testar as mesmas hipóteses em outros domínios da região Neotropical.

## 6. REFERÊNCIAS

- Abramsky Z. & Rosenzweig M.L. (1984). Tilman's predicted productivity–diversity relationship shown by desert rodents. *Nature* 309(5964), 150–151. DOI: 10.1038/309150a0
- Addo-Bediako A., Chown S.L. & Gaston K.J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267(1445), 739-45. DOI: 10.1098/rspb.2000.1065
- Adey W.H. & Loveland K. (2007). *Dynamic Aquaria: Building and Restoring Living Ecosystems* (3rd ed.). London, United kingdom: Elsevier.
- Andrew M.E., Wulder M.A., Coops N.C. & Baillargeon G. (2012). Beta-diversity gradients of butterflies along productivity axes. *Global Ecology and Biogeography* 21, 352-364. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00676.x
- Barton K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bauman D., Drouet T., Fortin M.J. & Dray S. (2018). Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. *Ecology* 99(10), 2159-2166. DOI: 10.1002/ecy.2469
- Bivand R.S. & Wong D.W.S. (2018) Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *Test* 27(3), 716-748. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x>
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992). Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73(3), 1045-1055. DOI: 10.2307/1940179.
- Brown J.H. & Lomolino M.V. (2006). *Biogeografía* (2nd ed.). Ribeirão Preto, Brasil: Funpec.
- Brown Jr. K.S. & Freitas A.V.L. (2000a). Diversidade de Lepidoptera em Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12, 71-116.
- Brown Jr. K.S. & Freitas A.V.L. (2000b). Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32(4b), 934-956. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00631.x
- Brown Jr. K.S. & Freitas A.V.L. (2002). Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: Structure, instability, environmental correlates, and conservation. *Journal of Insect Conservation* 6(4), 217-231. DOI: 10.1023/A:1024462523826
- Brown Jr. K.S. (1992). Borboletas da Serra do Japi: Diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: Morellato L.P.C. (Ed.), *História natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (pp. 142-187). Campinas, Brasil: FAPESP.
- Bustos E.O.N. (2008). Diversidad de Mariposas Diurnas en la Reserva Privada Yacutinga, Provincia de Misiones, Argentina (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea). *Tropical Lepidoptera Research* 18(2), 78-87.

- Bustos E.O.N. (2009). Mariposas Diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) del Parque Nacional Iguazú, Provincia de Misiones, Argentina. *Tropical Lepidoptera Research* 19(2), 71-81.
- Bustos E.O.N., Favre P., Bertolini M.P., Turner J.D. & Sourakov A. (2011). Mariposas Diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) de la Reserva Privada Osununú-Parque Provincial Teyú Cuaré y Alrededores de San Ignacio, Provincia de Misiones, Argentina. *Tropical Lepidoptera Research* 21(1), 34-42.
- Cadotte M.W. (2006). Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *The American Naturalist* 167(6), 913-924. DOI: 10.2307/3844747
- Cardoso A. (1949). Lepidópteros de Alagoas. *Revista de Entomologia* 20(1/3), 427-436.
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2002). Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416(6879), 427-430. DOI: 10.1038/416427a
- Chase J.M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136(4), 489-498. DOI: 10.1007/s00442-003-1311-7
- Chave J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7(3), 241-253. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x
- Clench H.K. (1966). Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47(6), 1021-1034. DOI: 10.2307/1935649
- Cottenie K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8(11), 1175-1182. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J.F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E. & Turner J.R.G. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7(12), 1121-1134. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x
- Dias F.M.S., Janzen D., Hallwachs W., Chacón I., Ortiz-Acevedo E., Mielke O. & Casagrande M.M. (2018). DNA barcodes uncover hidden taxonomic diversity behind the variable wing patterns in the Neotropical butterfly genus *Zaretis* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* XX, 1-61. DOI: 10.1093/zoolinnean/zly036/5066255
- Diniz-Filho J.A.F., Bini L.M. & Hawkins B.A. (2003). Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology & Biogeography* 12(1), 53-64. DOI: 10.1046/j.1466-822X.2003.00322.x
- Dolibaina D.R., Mielke O.H.H. & Casagrande M.M. (2011). Borboletas (Papilionoidea e Hesperioidea) de Guarapuava e arredores, Paraná, Brasil: um inventário com base em 63 anos de registros. *Biota Neotropica* 11(1), 341-354. DOI: 10.1590/S1676-06032011000100031
- Dormann C.F., McPherson J.M., Araújo M.B., Bivand R., Bolliger J., Carl G., Davies R.G., Hirzel A.H., Jetz W., Kissling W.D., Kühn I., Ohlemüller R., Peres-Neto P.R., Reineking B., Schröder B., Schurr F.M. & Wilson R.J. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review.

- Dray S., Bauman D., Blanchet G., Borcard D., Clappe S., Guenard G., Jombart T., Larocque G., Legendre P., Madi N. & Wagner H.H. (2019). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-7. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Dray S., Péliissier R., Couteron P., Fortin M.-J., Legendre P., Peres-Neto P.R., Bellier E., Bivand R., Blanchet F.G., De Cáceres M., Dufour A.-B., Heegaard E., Jombart T., Munoz F., Oksanen J., Thioulouse J. & Wagner H.H. (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82(3), 257-275. DOI: 10.1890/11-1183.1
- Ebert H. (1969). On the frequency of butterflies in eastern Brazil, with a list of butterfly fauna of Poços de Caldas, Minas Gerais. *Journal of the Lepidopterist's Society* 23(3), 1-48.
- Emerson B.C. & Gillespie R.G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 23(11), 619-630. DOI: 10.1016/j.tree.2008.07.005
- Fick S.E. & Hijmans R.J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. DOI: 10.1002/joc.5086
- Francini R.B., Duarte M., Mielke O.H.H., Caldas A. & Freitas A.V.L. (2011). Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea) of the "Baixada Santista" region, coastal São Paulo, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55(1), 55-68. DOI: 10.1590/S0085-56262011000100010
- Francini R.B., Freitas A.V.L. & Penz C. (2004). Two New Species Of Actinote (Lepidoptera, Nymphalidae) From Southeastern Brazil. *Zootaxa* 719(719), 1-10. DOI: 10.5281/zenodo.158809
- Francis A.P. & Currie D.J. (2003). A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist* 161(4), 523–536. DOI: 10.1086/368223
- Fraser L.H., Pither J., Jentsch A., Sternberg M., Zobel M., Askarizadeh D., Bartha S., Beierkuhnlein C., Bennett J.A., Bittel A., Boldgiv B., Boldrini I.I., Bork E., Brown L., Cabido M., Cahill J., Carlyle C.N., Campetella G., Chelli S., Cohen O., Csergo A.-M., Díaz S., Enrico L., Ensing D., Fidelis A., Fridley J.D., Foster B., Garris H., Goheen J.R., Henry H.A.L., Hohn M., Jouri M.H., Klironomos J., Koorem K., Lawrence-Lodge R., Long R., Manning P., Mitchell R., Moora M., Müller S.C., Nabinger C., Naseri K., Overbeck G.E., Palmer T.M., Parsons S., Pesek M., Pillar V.D., Pringle R.M., Roccaforte K., Schmidt A., Shang Z., Stahlmann R., Stotz G.C., Sugiyama S., Szentes S., Thompson D., Tungalag R., Undrakhbold S., van Rooyen M., Wellstein C., Wilson J.B. & Zupo T. (2015). Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science* 349(6245), 302-305. DOI: 10.1126/science.aab3916
- Freitas A.V.L., Brown Jr. K.S., Mielke O.H.H., Santos J.P. & Vasconcellos-Neto J. (2016). Borboletas da Reserva Natural Vale, Linhares/ES. In: Rolim S.G., Menezes L.F.T. & Srbek-Araujo A.C. (Eds.), *Floresta Atlântica de Tabuleiro: Diversidade e Endemismos na Reserva Natural Vale* (pp. 317-328). Belo Horizonte, Brasil: Editora

Rona.

- Freitas A.V.L., Francini R.B. & Brown Jr. K.S. (2003). Insetos como indicadores ambientais. In: Cullen L., Rudran R. & Valladares-Pádua C. (Orgs.), *Métodos de estudo em Biologia da conservação e manejo da vida silvestre* (pp. 125-151). Curitiba, Brasil: Fundação Boticário e Editora da UFPR.
- Freitas A.V.L., Francini R.B., Paluch M. & Barbosa E.P. (2018). A new species of Actinote Hübner (Nymphalidae: Heliconiinae: Acraeini) from southeast Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 62(2), 135-147. DOI: 10.1016/j.rbe.2018.01.003
- Freitas A.V.L., Leal I.R., Uehara-Prado M. & Iannuzzi L. (2006). Insetos como Indicadores de Conservação da Paisagem. In: Rocha C.F.D., Bergallo H.G., Van Sluys M. & Alves M.A.S. (Eds.), *Biologia da Conservação: Essências* (pp. 357-384). São Carlos, Brasil: RiMa Editora.
- Gillman L.N., Wright S.D., Cusens J., McBride P.D., Malhi Y. & Whittaker R.J. (2015). Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 24, 107-117. DOI: 10.1111/geb.12245
- Gonçalves-Souza T., Romero G.Q. & Cottenie K. (2014). Metacommunity versus biogeography: a case study of two groups of Neotropical vegetation-dwelling arthropods. *PLoS ONE* 9(12), e115137. DOI: 10.1371/journal.pone.0115137
- Google. (2019). *Google Earth Pro* [computer software]. Mountain View: Google LLC.
- Gouveia S.F., Hortal J., Cassemiro F.A.S., Rangel T.F., Diniz-Filho J.A.F. (2012). Nonstationary effects of productivity, seasonality and historical climate changes on global amphibian diversity. *Ecography* 36, 104-113. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07553.x
- Grime J.P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242, 344-347. DOI: <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Hawkins B.A. & DeVries P.J. (2009). Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography* 36(9), 1698-171. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2009.02119.x
- Hawkins B.A. (2010). Multiregional comparison of the ecological and phylogenetic structure of butterfly species richness gradients. *Journal of Biogeography* 37(4), 647-656. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2009.02250.x
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guégan J.F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberforff T., O'Brien E.M., Porter E.E., Turner J.R.G. (2003b). Energy, Water, and Broad-scale Geographic Patterns of Species Richness. *Ecology* 84(12), 3105-3117. DOI: 10.1890/03-8006
- Hawkins B.A., Porter E.E. & Diniz-Filho J.A.F. (2003a). Productivity and History as Predictors of the Latitudinal Diversity Gradient of Terrestrial Birds. *Ecology* 84(6), 1608-1623. DOI: 10.1890/0012-9658(2003)084[1608:PAHAPO]2.0.CO;2
- He K.S. & Zhang J. (2009). Testing the correlation between beta diversity and differences in productivity among global ecoregions, biomes, and biogeographical realms. *Ecological Informatics* 4(2), 93-98. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2009.01.003

- Hoffmann, F. 1934. Beiträge zur Lepidopterenfauna von Sta. Catharina (Südbrasilien). *Entomologische Rundschau* 51(1), 13-15; (3), 25-28; (6), 62-64; (7), 71-74, (22), 248-251.
- Hoffmann, F. 1935. Beiträge zur Lepidopterenfauna von Sta. Catharina (Südbrasilien). *Entomologische Rundschau* 52(7), 82-85; (8), 103-104; (18), 237-239; 53(1), 10-12; (3), 46-48; (14), 206-207; (15), 221-224; (17), 240; (18), 243; (20), 278-279; (21), 287-288; 55, 152-154, 167-168.
- Hutchinson G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Iserhard C.A. & Romanowski H.P. (2004). Lista de espécies de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) da região do vale do rio Maquiné, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(3), 649-662. DOI <https://doi.org/10.1590/S0101-81752004000300027>
- Kawahara A.Y. & Breinholt (2014). Phylogenomics provides strong evidence for relationships of butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B* 281, 1-8.
- Kerr J. & Packer L. (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385(6613), 252-254. DOI: 10.1038/385252a0
- Kerr J. (2001). Butterfly Species Richness Patterns in Canada: Energy, Heterogeneity, and the Potential Consequences of Climate Change. *Conservation Ecology* 5(1). DOI: 10.5751/ES-00246-050110
- Kerr J., Southwood T.R.E. & Cihlar J. (2001). Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(2), 11365–11370. DOI: 10.1073/pnas.201398398
- Kesslerling J. & Ebert H. (1982). Relação das borboletas encontradas na “Mata do Buraquinho”, João Pessoa, Estado da Paraíba, Brasil. *Revista Nordestina de Biologia* 2(1/2), 105-118.
- Legendre P. & Anderson M.J. (1999). Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. *Ecological Monographs* 69(1), 1-24. DOI: 10.2307/2657192
- Legendre P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6), 1659-1673. DOI: 10.2307/1939924
- Leibold M.A. & Chase J.M. (2018). *Metacommunity Ecology*. Princeton, EUA: Princeton University Press. DOI: 10.1515/9781400889068
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601-613. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Mazer C.L. & Appel A.G. (2001). Water Loss and Desiccation Tolerances of Longwing Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Environmental Entomology* 30(4), 631-636. <http://dx.doi.org/10.1603/0046-225X-30.4.631>

- Mielke O.H.H. & Casagrande M.M. (1997). Papilionoidea e Hesperioidea (Lepidoptera) do Parque Estadual do Morro do Diabo, Teodoro Sampaio, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 14(4), 967-1001. DOI: 10.1590/S0101-81751997000400013
- Mittelbach G.G. (2012). *Community Ecology*. Sinauer Associates, MA, EUA.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M, Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B., Willig M.R., Dodson S.I. & Gough L. (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82(9), 2381-2396. DOI: 10.2307/2679922
- Mittelbach, G.G., Schemske D.W., Cornell H.V., Allen A.P., Brown J.M., Bush M.B., Harrison S.P., Hurlbert A.H, Knowlton N., Lessios H.A., McCain C.M., McCune A.R., McDade L.A., McPeck M.A., Near T.J., Price T.D., Ricklefs R.E., Roy K., Sax D.F., Schluter D., Sobel J.M. & Turelli M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10(4), 315-331. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x
- Mori A.S., Isbell F.I. & Seidl R. (2018).  $\beta$ -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution* 33(7), 1-16. DOI: 10.1016/j.tree.2018.04.012
- Naimi B., Hamm N.A., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37(2), 191-203. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x
- Nekola J.C. & White P.S. (1999). The Distance Decay of Similarity in Biogeography and Ecology. *Journal of Biogeography* 26(4), 867–878. DOI: 10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E. & Wagner H. (2018) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D'amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P. & Kassem K.R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51(11), 933–938. DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2
- Ortiz-Acevedo E., Bonfantti D., Casagrande M., Mielke O.H.H., Espeland M. & Willmott K.R. (2017). Using Molecules and Morphology to Unravel the Systematics of Neotropical Preponine Butterflies (Lepidoptera: Charaxinae: Preponini). *Insect Systematics and Diversity* 1(1), 48-56. DOI: 10.1093/isd/ixx002
- Pérez J.H., Gaviria-Ortiz F.G., Santos W.I.G., Carneiro E., Mielke O.H.H. & Casagrande M.M. (2017). Long term survey of the butterfly fauna of Curitiba, Paraná, Brazil: How does a scientific collection gather local biodiversity information? (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP* 45(179), 433-446.
- Pianka E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100, 33-43. DOI: 10.1086/282398

- Pinheiro J., Bates D.M., DebRoy S. & Sarkar D. (2019). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-147. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Preston F.W. (1960). Time and space and the variation of species. *Ecology* 41(4), 611-627. DOI: 10.2307/1931793
- Provete D.B., Gonçalves-Souza T., Garey M.V., Martins I.A. & Rossa-Feres D.C. (2014). Broad-scale spatial patterns of pond morphology and canopy cover affect the structure of Neotropical tadpole metacommunity. *Hydrobiologia* 734(1), 69-79. DOI: 10.1007/s10750-014-1870-0
- Pyrz T.W., Freitas A.V.L., Boyer P., Dias F.M.S, Dolibaina D.R., Barbosa E.P., Magaldi L.M., Mielke O.H.H., Casagrande M.M. & Lorenc-Brudecka J. (2018). Uncovered Diversity of a Predominantly Andean Butterfly Clade in the Brazilian Atlantic Forest: a Revision of the Genus *Praepedaliodes* Forster (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Satyrini). *Neotropical Entomology* 47(1), 1-45. DOI: 10.1007/s13744-017-0543-x
- QGIS Development Team. (2018). *QGIS Geographic Information System* [computer software]. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Qian H., Badgley C. & Fox D.L. (2009). The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography* 18(1), 111-122. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2008.00415.x
- Quinn G.P. & Keough M.J. (2002). *Experimental design and Data Analysis for Biologist*. (1st ed.). New York, EUA: Cambridge University Press. DOI: 10.1017/CBO9780511806384
- R Core Team (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. *R Foundation for Statistical Computing* [computer software]. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahbek C. & Graves G.R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(8), 4534-4539. DOI: 10.1073/pnas.071034898
- Ribeiro M.C., Metzger J.P., Martensen A.C., Ponzoni F.J. & Hirota M.M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142(6), 1141-1153. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Rohde K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65(3), 514-527. DOI: 10.2307/3545569
- Ruggiero A. & Hawkins B. (2008). Why do mountains support so many species of birds? *Ecography* 31(3), 306-315. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2008.05333.x
- Santos E.C., Mielke O.H.H. & Casagrande M.M. (2008). Inventários de borboletas no Brasil: estado da arte e modelo de áreas prioritárias para pesquisa com vistas à conservação. *Natureza & Conservação* 6(2), 68-90.
- Santos J.P., Freitas A.V.L., Brown Jr. K.S., Carreira J.Y.O, Gueratto P.E., Rosa A.H.B.,

Lourenço G.M., Accacio G.M., Uehara-Prado M., Iserhard C.A., Richter A.G.K., Romanowski H.P., Mega N.O., Teixeira M.O., Moser A., Ribeiro D.B., Araujo P.F., Filgueiras B.K.C., Melo D.H.A., Leal I.R., Beirão M.V., Ribeiro S.P., Cambuí E.C.B., Vasconcelos R.N., Cardoso M.Z., Paluch M., Greve R.R., Voltolini J.C., Galetti M., Regolin A.L., Souza T.S. & Ribeiro M.C. (2018). Atlantic butterflies: a data set of fruit-feeding butterfly communities from the Atlantic forests. *Ecology*. DOI: 10.1002/ecy.2507

Seraphim N., Marin M.A., Freitas A.V.L. & Silva-Brandão K.L. (2013). Morphological and molecular marker contributions to disentangling the cryptic *Hermeuptychia hermes* species complex (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina). *Molecular Ecology Resources* 14(1), 1-11. DOI: 10.1111/1755-0998.12161

Šidák Z. (1967). Rectangular confidence regions for the means of multivariate normal distributions. *Journal of the American Statistical Association* 62(318), 626-633. DOI: 10.1080/01621459.1967.10482935

Silva J.M.C. & Casteleti C.H.M. (2003). Status of the biodiversity of the Atlantic forest of Brazil. In: Galindo-Leal C. & Câmara I.G. (Eds), *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook* (pp. 43-59). Washington, EUA: Island Press.

Šímová I. & Storch D. (2017). The enigma of terrestrial primary productivity: measurements, models, scales and the diversity-productivity relationship. *Ecography* 40, 239-252. DOI: 10.1111/ecog.02482

Soininen J.M.R. (2014). A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. *Ecology* 95(12), 3284–3292. DOI: 10.1890/13-2228.1.sm

Soininen J.M.R. (2016). Spatial structure in ecological communities - a quantitative analysis. *Oikos* 125(2) 160–166. DOI: 10.1111/oik.02241

Soininen J.M.R., McDonald R. & Hillebrand H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30(1), 3-12. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x

Stamp N.E. (1980). Egg Deposition Patterns in Butterflies: Why Do Some Species Cluster Their Eggs Rather Than Deposit Them Singly? *The American Naturalist* 115(3), 367-380. DOI: 10.1086/283567

Stein A. & Kreft H. (2014). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews* 90, 815-836. DOI: 10.1111/brv.12135

Stein A., Gertner K. & Kreft H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7), 866-880. DOI: 10.1111/ele.12277

Svenning J.-C., Fløjgaard C. & Baselga A. (2011). Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology* 80(2), 393-402. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01771.x

Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M.C., Schwager M. & Jeltsch F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The

importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31(1), 79-92. DOI: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x

Trabucco A. & Zomer R.J. (2019). *Global High-Resolution Soil-Water Balance. figshare. Dataset*. CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI). Retrieved August 20, 2020, from <https://cgiarcsi.community>

Turner J.R.G., Gatehouse C.M. & Corey C.A. (1987). Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos* 48, 195-205. DOI: 10.2307/3565855

Uehara-Prado M., Freitas A.V.L., Francini R.B. & Brown Jr. K.S. (2004). Guia das borboletas frugívoras da Reserva Estadual do Morro Grande e Região de Caucaia do Alto, Cotia, São Paulo. *Biota Neotropica* 4(1), 1-25. DOI: 10.1590/S1676-06032004000100007

Viana D.S. & Chase J.M. (2019). Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. *Ecology* 100(2) 1-9. DOI: 10.1002/ecy.2576

Wahlberg N., Leneveu J., Kodandaramaiah U., Peña C., Nylin S., Freitas A.V.L. & Brower A.V.Z. (2009). Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1677), 4295-4302. DOI: 10.1098/rspb.2009.130

Whittaker R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3), 213–251. DOI: 10.2307/1218190

Wiens J.J., Lapoint R.T. & Whiteman H. (2015). Herbivory increases diversification across insect clades. *Nature communications* 6, 1-7. DOI: 10.1038/ncomms9370

Wright D.H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41(3), 496-506. DOI: 10.2307/3544109

Zacca T., Siewert R., Casagrande M.M., Mielke O.H.H. & Paluch M. (2016). Taxonomic revision of the “*Pierella lamia* species group” (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) with descriptions of four new species from Brazil. *Zootaxa* 4078(1), 366-386. DOI: 10.11646/zootaxa.4078.1.31

Zellweger F., Roth T., Bugmann H. & Bollmann K. (2017). Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure. *Global Ecology and Biogeography* 26(8), 898-906. DOI: 10.1111/geb.12598

Zikán J. F. & Zikán W. (1968). Inseto-fauna do Itatiaia e da Mantiqueira. III Lepidoptera. *Pesquisas Agropecuárias Brasileiras* 3, 45-109.

Zikán J.F. (1928). Die Macro-Lepidoptera des Itatiaia (Südabhang bei Campo-Bello). *Entomologische Rundschau* 45: 7-8, 10-11, 13-14, 19-20, 22-23, 26, 32, 35-36, 38-39, 46.

Zurr A., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A. & Smith G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in Ecology with R*. New York, EUA: Springer Science. DOI: 10.1007/978-0-387-87458-6\_1

## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Tabela 6** – Localidades com respectivas sub-regiões biogeográficas (Silva & Casteleti 2003), valores das variáveis e da riqueza (S), com média e desvio padrão. AET expressa em mm/ano e a variação da altitude expressa em metros.

Localidade	BSR	BIO4	BIO5	BIO6	BIO12	BIO15	AET	var. alt.	S
01RS	Araucária	318,685	26,194	9,440	1688,722	11,165	1048	200	103
02MI	Interior	385,496	31,754	9,992	1671,000	15,953	1358	100	113
03SC	Serra do Mar	328,154	29,409	10,804	1655,972	24,937	1259	100	168
04SC	Serra do Mar	315,460	28,947	11,136	1617,000	30,613	1269	50	167
05SC	Serra do Mar	296,700	28,072	11,718	1700,333	34,645	1225	50	204
06MI	Interior	359,337	30,204	9,114	1764,083	17,774	1464	130	202
07PR	Interior	353,110	29,630	8,197	1771,944	20,886	1425	570	209
08PR	Araucária	293,027	27,250	8,063	1546,417	29,935	1174	150	159
09PR	Araucária	290,058	26,466	6,457	1696,083	20,761	1296	300	205
10SP	Serra do Mar	239,148	27,830	11,979	2755,194	38,104	1221	190	179
11SP	Serra do Mar	239,393	25,319	8,436	1594,889	55,187	1206	220	170
12SP	Serra do Mar	229,514	25,708	9,483	1351,667	65,110	1069	300	221
13SP	Interior	235,470	28,856	11,429	1278,917	68,496	1092	10	210
14SP	Interior	254,561	31,107	11,679	1166,778	42,800	1011	200	152
15RJ	Interior	239,823	23,297	2,909	2067,028	71,387	1037	2400	198
16MG	Interior	229,213	27,175	7,456	1678,722	73,759	1150	500	152
17ES	Bahia	199,874	28,218	10,748	1331,500	49,782	1083	400	242
18ES	Bahia	189,941	30,920	16,625	1203,389	48,645	1034	40	176
19AL	Pernambuco	117,753	29,941	18,383	2032,889	64,345	1016	60	86
20PB	Pernambuco	91,608	30,628	19,983	1922,139	62,501	1129	25	82
Média		260,316	28,346	10,702	1674,733	42,339	1178,3	299,75	169,9
DP		±75,978	±2,214	±3,962	±356,526	±20,588	±136,104	±518,74	±45,033

**Tabela 7** – Valores de VIF das variáveis restantes.

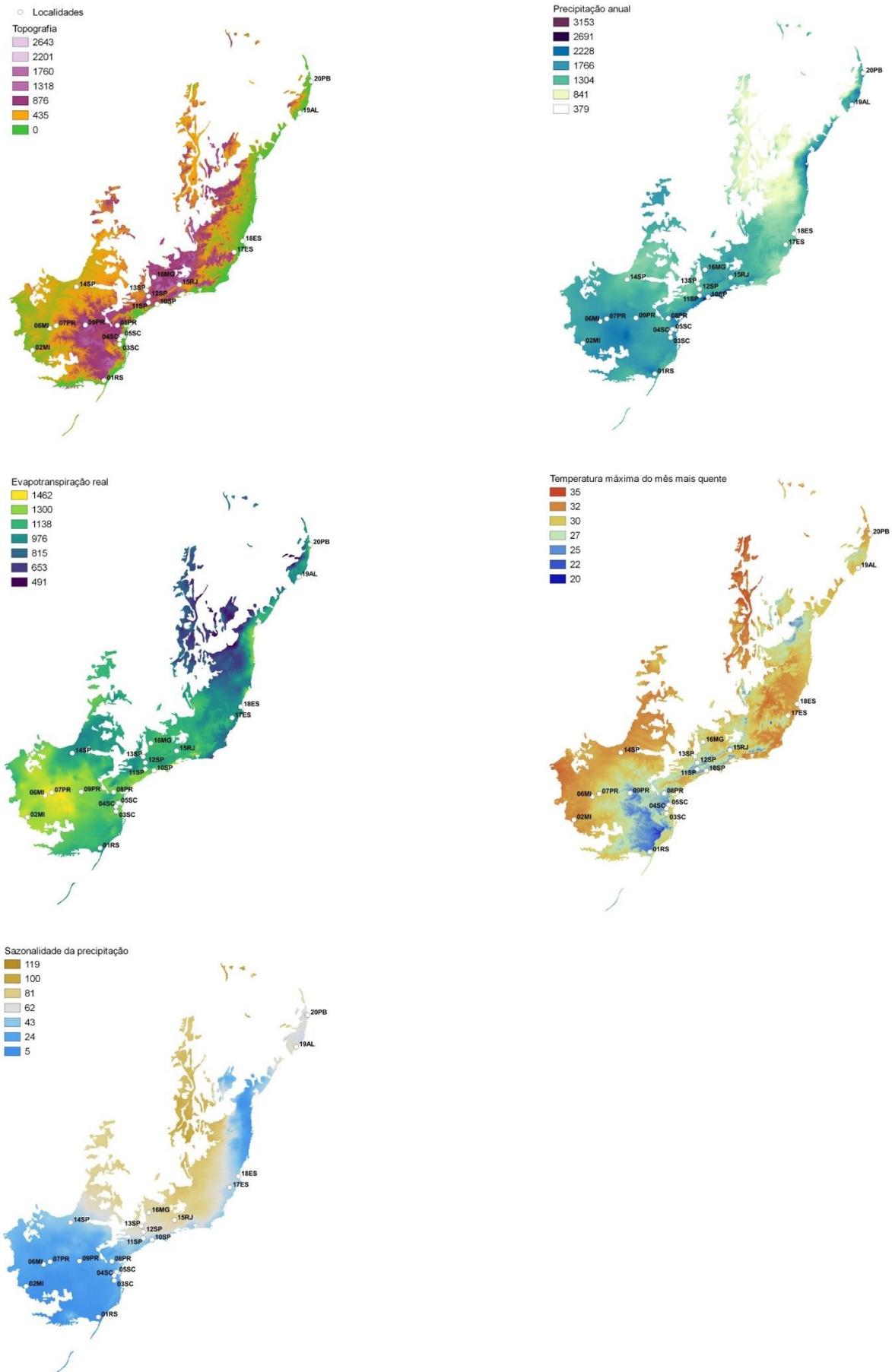
Variáveis	VIF
Temperatura máxima do mês mais quente	1.639
Precipitação anual	1.179
Sazonalidade da precipitação	1.834
Evapotranspiração real anual	1.868
Variação na altitude	1.712

**Tabela 8** – Mapas de Autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM), com o melhor subconjunto de vetores e respectivos valores de  $R^2$  em negrito, selecionado conforme o método de Bauman et al. (2018).

Localidade	MEM 1	MEM 2	MEM 3	MEM 4	MEM 5	MEM 6	MEM 7	MEM 8	MEM 9	MEM 10	MEM 11	MEM 12	MEM 13	MEM 14	MEM 15	MEM 16	MEM 17	MEM 18	MEM 19
$R^2$	<b>0,086</b>	<b>0,102</b>	<b>0,076</b>	<b>0,063</b>		<b>0,118</b>	<b>0,062</b>		<b>0,072</b>										
01RS	<b>0,754</b>	<b>1,443</b>	<b>0,043</b>	<b>0,966</b>	0,030	<b>2,202</b>	<b>0,000</b>	0,005	<b>1,718</b>	0,001	0,552	0,000	0,000	0,209	0,003	0,000	2,555	0,852	0,111
02MI	<b>0,976</b>	<b>1,494</b>	<b>0,034</b>	<b>1,877</b>	0,039	<b>0,805</b>	<b>0,000</b>	0,006	<b>0,333</b>	0,003	0,366	0,084	3,161	0,745	0,850	0,000	0,282	0,191	0,070
03SC	<b>0,901</b>	<b>1,681</b>	<b>0,052</b>	<b>0,882</b>	0,039	<b>1,261</b>	<b>0,000</b>	0,009	<b>1,749</b>	0,010	1,968	0,000	0,000	0,364	0,002	0,000	1,650	1,790	0,022
04SC	<b>1,059</b>	<b>1,772</b>	<b>0,061</b>	<b>0,324</b>	0,046	<b>0,127</b>	<b>0,000</b>	0,013	<b>1,339</b>	0,080	2,787	0,000	0,000	0,316	0,005	0,000	2,163	0,516	0,025
05SC	<b>0,902</b>	<b>1,419</b>	<b>0,051</b>	<b>0,152</b>	0,035	<b>1,830</b>	<b>0,000</b>	0,008	<b>2,659</b>	0,017	0,334	0,000	0,000	0,096	0,001	0,000	1,382	1,921	0,089
06MI	<b>0,976</b>	<b>1,494</b>	<b>0,034</b>	<b>1,877</b>	0,039	<b>0,805</b>	<b>0,000</b>	0,006	<b>0,333</b>	0,003	0,366	0,084	3,161	0,745	0,850	0,000	0,282	0,191	0,070
07PR	<b>1,365</b>	<b>1,801</b>	<b>0,052</b>	<b>0,056</b>	0,048	<b>0,579</b>	<b>0,000</b>	0,016	<b>0,571</b>	0,063	0,925	0,000	0,000	2,455	2,348	0,000	0,685	0,595	0,070
08PR	<b>0,946</b>	<b>0,796</b>	<b>0,049</b>	<b>1,429</b>	0,027	<b>2,384</b>	<b>0,000</b>	0,005	<b>1,589</b>	0,003	0,676	0,000	0,000	0,006	0,006	0,000	1,050	2,379	0,031
09PR	<b>1,078</b>	<b>0,718</b>	<b>0,046</b>	<b>2,371</b>	0,022	<b>0,341</b>	<b>0,000</b>	0,007	<b>0,857</b>	0,012	1,974	0,000	0,000	0,314	0,002	0,000	1,416	2,201	0,033
10SP	<b>0,911</b>	<b>0,050</b>	<b>1,062</b>	<b>0,019</b>	0,385	<b>0,009</b>	<b>2,690</b>	1,694	<b>0,002</b>	0,224	0,023	0,000	0,000	0,088	0,083	1,663	0,023	0,023	1,988
11SP	<b>0,872</b>	<b>0,045</b>	<b>1,514</b>	<b>0,012</b>	0,930	<b>0,010</b>	<b>1,663</b>	1,711	<b>0,005</b>	1,440	0,062	0,000	0,000	0,134	0,003	2,690	0,037	0,006	0,242
12SP	<b>1,017</b>	<b>0,054</b>	<b>1,684</b>	<b>0,017</b>	0,748	<b>0,013</b>	<b>0,000</b>	0,355	<b>0,007</b>	3,426	0,022	0,000	0,000	0,062	0,089	0,000	0,064	0,022	1,639
13SP	<b>0,872</b>	<b>0,045</b>	<b>1,514</b>	<b>0,012</b>	0,930	<b>0,010</b>	<b>1,663</b>	1,711	<b>0,005</b>	1,440	0,062	0,000	0,000	0,134	0,003	2,690	0,037	0,006	0,242
14SP	<b>0,938</b>	<b>1,022</b>	<b>0,036</b>	<b>1,856</b>	0,016	<b>1,664</b>	<b>0,000</b>	0,006	<b>1,149</b>	0,024	1,564	0,000	0,000	1,716	1,644	0,000	0,507	1,087	0,102
15RJ	<b>1,179</b>	<b>0,071</b>	<b>0,175</b>	<b>0,033</b>	2,476	<b>0,009</b>	<b>0,000</b>	1,328	<b>0,004</b>	1,468	0,070	0,000	0,000	0,183	0,063	0,000	0,092	0,036	2,734
16MG	<b>0,911</b>	<b>0,050</b>	<b>1,062</b>	<b>0,019</b>	0,385	<b>0,009</b>	<b>2,690</b>	1,694	<b>0,002</b>	0,224	0,023	0,000	0,000	0,088	0,083	1,663	0,023	0,023	1,988
17ES	<b>0,917</b>	<b>0,058</b>	<b>0,845</b>	<b>0,024</b>	2,246	<b>0,004</b>	<b>0,000</b>	2,124	<b>0,002</b>	1,101	0,034	0,000	0,000	1,575	1,669	0,000	0,201	0,007	1,167
18ES	<b>1,320</b>	<b>0,086</b>	<b>1,859</b>	<b>0,025</b>	0,281	<b>0,014</b>	<b>0,000</b>	1,009	<b>0,009</b>	0,684	0,073	0,000	0,000	2,426	2,441	0,000	0,278	0,013	0,551
19AL	<b>0,948</b>	<b>0,062</b>	<b>1,747</b>	<b>0,006</b>	1,753	<b>0,010</b>	<b>0,000</b>	0,701	<b>0,003</b>	0,292	0,018	3,161	0,084	0,735	0,886	0,000	0,139	0,008	0,226
20PB	<b>0,948</b>	<b>0,062</b>	<b>1,747</b>	<b>0,006</b>	1,753	<b>0,010</b>	<b>0,000</b>	0,701	<b>0,003</b>	0,292	0,018	3,161	0,084	0,735	0,886	0,000	0,139	0,008	0,226

**Tabela 9** – Valores de  $R^2$  ajustado para as matrizes de ponderação espacial, com a matriz selecionada em negrito (maior valor de  $R^2$  ajustado).

Matriz de ponderação espacial	$R^2$ ajustado
PCNM	0,167
Gabriel (binário)	0,330
<b>Gabriel (linear)</b>	<b>0,332</b>
MST (binário)	0,301
MST (linear)	0,309
Dnear (binário)	0,167
Dnear (linear)	0,200



**Figura 5** – Mapas das cinco variáveis ambientais selecionadas pela análise VIF na Mata Atlântica.

**Anexo 1** – Lista de espécies de Nymphalidae das vinte localidades na Mata Atlântica, classificadas por subfamília e tribo conforme Wahlberg et al. (2009).

## **NYMPHALIDAE**

### **Apaturinae**

- Doxocopa agathina* (Cramer, [1777])
- Doxocopa kallina* (Staudinger, 1886)
- Doxocopa laure* (Drury, 1773)
- Doxocopa laurentia* (Godart, [1824])
- Doxocopa linda* (C. Felder & R. Felder, 1862)
- Doxocopa zunilda* (Godart, [1824])

### **Biblidinae**

#### **Ageroniini**

- Ectima thecla* (Fabricius, 1796)
- Hamadryas amphinome* (Linnaeus, 1767)
- Hamadryas arete* (Doubleday, 1847)
- Hamadryas arinome* (Lucas, 1853)
- Hamadryas chloe* (Stoll, 1787)
- Hamadryas epinome* (C. & R. Felder, 1867)
- Hamadryas februa* (Hübner, [1823])
- Hamadryas feronia* (Linnaeus, 1758)
- Hamadryas fornax* (Hübner, [1823])
- Hamadryas iphthime* (H. Bates, 1864)
- Hamadryas laodamia* (Cramer, 1777)

#### **Biblidini**

- Biblis hyperia* (Cramer, 1779)
- Mestra hersilia* (Fabricius, 1776)

#### **Callicorini**

- Callicore astarte* (Cramer, 1779)
- Callicore hydaspes* (Drury, 1782)
- Callicore sorana* (Godart, [1824])
- Callicore texa* (Hewitson, [1855])
- Catagramma hydarnis* (Godart, [1824])
- Catagramma pygas* (Godart, [1824])
- Catagramma pyracmon* (Godart, [1824])
- Diaethria candrena* (Godart, [1824])
- Diaethria clymena* (Cramer, 1775)
- Diaethria eluina* (Hewitson, [1855])
- Haematera pyrame* Hübner, [1819]

#### **Cybdelini**

- Cybdelis phaesyia* (Hübner, [1831])
- Sea sophronia* (Godart, [1824])

#### **Eunicini**

- Eunica bechina* (Hewitson, 1852)
- Eunica caelina* (Godart, [1824])
- Eunica eburnea* Frühstorfer, 1907
- Eunica eurota* (Cramer, 1775)
- Eunica maja* (Fabricius, 1775)
- Eunica malvina* Bates, 1864
- Eunica margarita* (Godart, [1824])
- Eunica marsolia* (Godart, [1824])
- Eunica mygdonia* (Godart, [1824])

*Eunica sydonia* (Godart, [1824])  
*Eunica tatila* (Herrich-Schäffer, [1855])  
*Eunica volumna* (Godart, [1824])

### **Epicaliini**

*Catonephele acontius* (Linnaeus, 1771)  
*Catonephele numilia* (Cramer, 1775)  
*Catonephele sabrina* (Hewitson, 1852)  
*Myscelia orsis* (Drury, [1782])

### **Epiphilini**

*Epiphile hubneri* Hewitson, 1861  
*Epiphile orea* (Hübner, [1823])  
*Nica flavilla* (Godart, [1824])  
*Pyrrhogyra neaerea* (Linnaeus, 1758)  
*Temenis huebneri* Fruhstorfer, 1907  
*Temenis laothoe* (Cramer, 1777)

### **Eubagini**

*Dynamine aerata* (Butler, 1877)  
*Dynamine agacles* (Dalman, 1823)  
*Dynamine arene* Hübner, [1823]  
*Dynamine artemisia* (Fabricius, 1793)  
*Dynamine athemon* (Linnaeus, 1758)  
*Dynamine coenus* (Fabricius, 1793)  
*Dynamine ines* (Godart, [1824])  
*Dynamine meridionalis* Röber, 1915  
*Dynamine myrrhina* (Doubleday, 1849)  
*Dynamine postverta* (Cramer, 1779)  
*Dynamine tithia* (Hübner, 1823)

### **Charaxinae**

#### **Anaeini**

*Consul fabius* (Cramer, 1776)  
*Fontainea glycerium* (E. Doubleday, [1849])  
*Fontainea halice* (Godart, [1824])  
*Fontainea ryphea* (Cramer, 1775)  
*Hypna clytemnestra* (Cramer, 1777)  
*Memphis acidalia* (Hübner, [1819])  
*Memphis appias* (Hübner, [1825])  
*Memphis arginussa* (Geyer, 1832)  
*Memphis hirta* (Weymer, 1907)  
*Memphis leonida* (Stoll, 1782)  
*Memphis moruus* (Fabricius, 1775)  
*Memphis otrere* (Hübner, [1825])  
*Memphis philumena* (E. Doubleday, [1849])  
*Memphis polyxo* (H. Druce, 1874)  
*Polygrapha suprema* (Schaus, 1920)  
*Siderone galanthis* (Cramer, 1775)  
*Zaretis hurin* Dias, 2018  
*Zaretis isidora* (Cramer, 1779)  
*Zaretis itylus* (Westwood, 1850)  
*Zaretis strigosus* (Gmelin, [1790])

#### **Preponini**

*Archaeoprepona amphimachus* (Fabricius, 1775)  
*Archaeoprepona chalciope* (Hübner, [1823])

*Archaeoprepona demophon* (Linnaeus, 1758)  
*Archaeoprepona demophoon* (Hübner, [1814])  
*Archaeoprepona meander* (Cramer, 1775)  
*Mesoprepona pheridamas* (Cramer, 1777)  
*Prepona claudina* (Godart, [1824])  
*Prepona deiphile* (Godart, [1824])  
*Prepona dexamenus* Hopffer, 1874  
*Prepona laertes* (Hübner, [1811])  
*Prepona pylene* Hewitson, [1854]

## **Cyrestinae**

### **Cyrestini**

*Marpesia chiron* (Fabricius, 1775)  
*Marpesia petreus* (Cramer, [1776])  
*Marpesia themistocles* (Fabricius, 1793)  
*Marpesia zerynthia* Hübner, [1823]

## **Danainae**

### **Danaini**

*Danaus eresimus* (Cramer, 1777)  
*Danaus erippus* (Cramer, [1775])  
*Danaus gilippus* (Cramer, [1775])  
*Lycorea halia* (Hübner, 1816)  
*Lycorea ilione* (Cramer, [1775])

### **Ithomiini**

*Aeria olena* Weymer, 1875  
*Brevioleria aelia* (Hewitson, 1852)  
*Brevioleria seba* (Hewitson, 1872)  
*Callithomia lenea* (Cramer, 1779)  
*Dircenna dero* (Hübner, 1823)  
*Episcada carcinia* Schaus, 1902  
*Episcada doto* (Hübner, [1806])  
*Episcada hemixanthe* (Hübner, [1806])  
*Episcada hymenaea* (Prittwitz, 1865)  
*Episcada philoclea* (Hewitson, [1855])  
*Episcada striposis* Haensch, 1909  
*Episcada zajciwi* R.F. d'Almeida & O. Mielke, 1967  
*Epityches eupompe* (Geyer, [1832])  
*Heterosais edessa* (Hewitson, [1855])  
*Hyalenna pascua* (Schaus, 1902)  
*Hypoleria adasa* (Hewitson, [1855])  
*Hypoleria alema* (Hewitson, [1857])  
*Hypoleria lavinia* (Hewitson, [1855])  
*Hypoleria sarepta* (Hewitson, [1852])  
*Hypothyris euclea* (Godart, 1819)  
*Hypothyris ninonia* (Hübner, [1806])  
*Ithomia agnosia* Hewitson, [1855]  
*Ithomia drymo* Hübner, 1816  
*Ithomia lichyi* d'Almeida, 1939  
*Mcclungia cymo* (Hübner, [1806])  
*Mechanitis lysimnia* (Fabricius, 1793)  
*Mechanitis polymnia* (Linnaeus, 1758)  
*Melinaea ethra* (Godart, 1819)  
*Melinaea ludovica* (Cramer, 1780)

*Methona singularis* (Staudinger, [1884])  
*Methona themisto* (Hübner, 1818)  
*Napeogenes inachia* (Hewitson, 1855)  
*Napeogenes rhezia* (Geyer, [1834])  
*Oleria aquata* (Weymer, 1875)  
*Oleria astrea* (Cramer, 1775)  
*Oleria victorine* (Guérin-Méneville, [1844])  
*Placidina euryanassa* (C. & R. Felder, 1860)  
*Pseudoscada acilla* (Hewitson, 1867)  
*Pseudoscada erruca* (Hewitson, 1855)  
*Pseudoscada florula* (Hewitson, [1855])  
*Pteronymia carlia* Schaus, 1902  
*Pteronymia euritea* (Cramer, 1780)  
*Sais rosalia* (Cramer, 1779)  
*Scada karschina* (Herbst, 1792)  
*Scada reckia* (Hübner, [1808])  
*Thyridia psidii* (Linnaeus, 1758)  
*Tithorea harmonia* (Cramer, 1777)

### **Heliconiinae**

#### **Acraeini**

*Actinote alalia* (C. Felder & R. Felder, 1860)  
*Actinote brylla* Oberthür, 1917  
*Actinote canutia* (Hopffer, 1874)  
*Actinote carycina* Jordan, 1913  
*Actinote catarina* Penz, 1996  
*Actinote conspicua* Jordan, 1913  
*Actinote dalmeidai* Francini, 1996  
*Actinote discrepans* d'Almeida, 1958  
*Actinote eberti* Francini, Freitas & Penz, 2004  
*Actinote genitrix* d'Almeida, 1922  
*Actinote mamita* (Burmeister, 1861)  
*Actinote mantiqueira* Freitas, Francini, Paluch & Barbosa, 2018  
*Actinote melanisans* Oberthür, 1917  
*Actinote parapeles* Jordan, 1913  
*Actinote pellenea* Hübner, [1821]  
*Actinote pratensis* Francini, Freitas & Penz, 2004  
*Actinote rhodope* R.F. d'Almeida, 1923  
*Actinote surima* (Schaus, 1902)  
*Actinote thalia* (Linnaeus, 1758)

#### **Argynnini**

*Euptoieta hegesia* (Cramer, 1779)  
*Euptoieta hortensia* (Blanchard, 1852)

#### **Heliconiini**

*Agraulis vanillae* (Linnaeus, 1758)  
*Dione juno* (Cramer, 1779)  
*Dione moneta* Hübner, [1825]  
*Dryadula phaetusa* (Linnaeus, 1758)  
*Dryas iulia* (Fabricius, 1775)  
*Eueides aliphera* (Godart, 1819)  
*Eueides isabella* (Stoll, 1781)  
*Eueides pavana* Ménétriés, 1857  
*Eueides vibilia* (Godart, 1819)

*Heliconius besckei* Ménériés, 1857  
*Heliconius erato* (Linnaeus, 1758)  
*Heliconius ethilla* (Godart, 1819)  
*Heliconius melpomene* (Linnaeus, 1758)  
*Heliconius nattereri* C. Felder & R. Felder, 1865  
*Heliconius numata* (Cramer, 1780)  
*Heliconius sara* (Fabricius, 1793)  
*Heliconius wallacei* Reakirt, 1866  
*Philaethria dido* (Linnaeus, 1763)  
*Philaethria wernickei* (Röber, 1906)

### **Libytheinae**

*Libytheana carinenta* (Cramer, [1777])

### **Limenitidinae**

#### **Limenitidini**

*Adelpha abia* (Hewitson, 1850)  
*Adelpha barnesia* Schaus, 1902  
*Adelpha calliphane* Frühstorfer, 1915  
*Adelpha capucinus* (Walch, 1775)  
*Adelpha cocala* (Cramer, 1779)  
*Adelpha cytherea* (Linnaeus, 1758)  
*Adelpha epizygis* Frühstorfer, 1915  
*Adelpha erotia* (Hewitson, 1847)  
*Adelpha falcipennis* Frühstorfer, 1915  
*Adelpha gavina* Frühstorfer, 1915  
*Adelpha herbita* Weymer, 1907  
*Adelpha hyas* (Doyère, [1840])  
*Adelpha iphicleola* (H. Bates, 1864)  
*Adelpha iphiclus* (Linnaeus, 1758)  
*Adelpha lycorias* (Godart, [1824])  
*Adelpha malea* (C. Felder & R. Felder, 1861)  
*Adelpha melona* (Hewitson, 1847)  
*Adelpha mythra* (Godart, [1824])  
*Adelpha naxia* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Adelpha plesaura* Hübner, 1823  
*Adelpha poltius* A. Hall, 1938  
*Adelpha radiata* Frühstorfer, 1915  
*Adelpha serpa* (Boisduval, [1836])  
*Adelpha syma* (Godart, [1824])  
*Adelpha thesprotia* (C. & R. Felder, [1867])  
*Adelpha thessalia* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Adelpha thoasa* (Hewitson, 1850)  
*Adelpha viola* Frühstorfer, 1913  
*Adelpha zea* (Hewitson, 1850)

### **Nymphalinae**

#### **Coeini**

*Historis acheronta* (Fabricius, 1775)  
*Historis odius* (Fabricius, 1775)

#### **Junoniini**

*Hypolimnas misippus* (Linnaeus, 1764)  
*Junonia evarete* (Cramer, 1779)

#### **Melitaeini**

*Anthanassa drusilla* (C. Felder & R. Felder, 1861)

*Anthanassa hermas* (Hewitson, 1864)  
*Chlosyne lacinia* (Geyer, 1837)  
*Eresia eunice* (Hübner, [1807])  
*Eresia lansdorfi* (Godart, 1819)  
*Eresia perna* Hewitson, 1852  
*Ortilia dicoma* (Hewitson, 1864)  
*Ortilia ithra* (Kirby, 1900)  
*Ortilia orthia* (Hewitson, 1864)  
*Ortilia orticas* (Schaus, 1902)  
*Ortilia polinella* (A. Hall, 1928)  
*Ortilia sejona* (Schaus, 1902)  
*Ortilia velica* (Hewitson, 1864)  
*Phystis simois* (Hewitson, 1864)  
*Tegosa claudina* (Eschscholtz, 1821)  
*Tegosa orobia* (Hewitson, 1864)  
*Telenassa teletusa* (Godart, [1824])

### **Nymphalini**

*Colobura dirce* (Linnaeus, 1758)  
*Hypanartia bella* (Fabricius, 1793)  
*Hypanartia lethe* (Fabricius, 1793)  
*Smyrna blomfieldia* (Fabricius, 1781)  
*Tigridia acesta* (Linnaeus, 1758)  
*Vanessa braziliensis* (Moore, 1883)  
*Vanessa carye* (Hübner, [1812])  
*Vanessa myrinna* (Doubleday, 1849)

### **Victorinini**

*Anartia amathea* (Linnaeus, 1758)  
*Anartia jatrophae* (Linnaeus, 1763)  
*Siproeta epaphus* (Latreille, [1813])  
*Siproeta stelenes* (Linnaeus, 1758)

### **Satyrinae**

#### **Brassolini**

*Blepolenis bassus* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Blepolenis batea* (Hübner, [1821])  
*Blepolenis catharinae* (Stichel, 1902)  
*Brassolis astyra* Godart, [1824]  
*Brassolis sophorae* (Linnaeus, 1758)  
*Caligo arisbe* Hübner, [1822]  
*Caligo beltrao* (Illiger, 1801)  
*Caligo brasiliensis* (C. Felder, 1862)  
*Caligo idomeneus* (Linnaeus, 1758)  
*Caligo illioneus* (Cramer, 1775)  
*Caligo martia* (Godart, [1824])  
*Caligo teucer* (Linnaeus, 1758)  
*Catoblepia amphirhoe* (Hübner, [1825])  
*Catoblepia berecynthia* (Cramer, 1777)  
*Dasyophthalma creusa* (Hübner, [1821])  
*Dasyophthalma geraensis* Rebel, 1922  
*Dasyophthalma rusina* (Godart, [1824])  
*Dasyophthalma vertebralis* A. Butler, 1869  
*Dynastor darius* (Fabricius, 1775)  
*Dynastor napoleon* E. Doubleday, [1849]

*Eryphanis automedon* (Cramer, [1775])  
*Eryphanis reevesii* (E. Doubleday, [1849])  
*Narope cyllarus* Westwood, 1851  
*Narope cyllastros* Doubleday, [1849]  
*Narope cyllene* C. Felder & R. Felder, 1859  
*Narope panniculus* Stichel, 1904  
*Opoptera aorsa* (Godart, [1824])  
*Opoptera fruhstorferi* (Röber, 1896)  
*Opoptera sulcius* (Staudinger, 1887)  
*Opoptera syme* (Hübner, [1821])  
*Opsiphanes cassiae* (Linnaeus, 1758)  
*Opsiphanes invirae* (Hübner, [1808])  
*Opsiphanes quiteria* (Stoll, 1780)  
*Penetes pamphanis* E. Doubleday, [1849]  
*Selenophanes cassiope* (Cramer, 1775)

#### **Haeterini**

*Haetera piera* (Linnaeus, 1758)  
*Pierella hyalinus* (Gmelin, [1790])  
*Pierella keithbrowni* Siewert, Zacca & Casagrande, 2016  
*Pierella kesselringi* Zacca, Siewert & Paluch, 2016  
*Pierella nereis* (Drury, 1782)

#### **Melanitini**

*Manataria hercyna* (Hübner, [1821])

#### **Morphini**

*Antirrhoea archaea* Hübner, [1822]  
*Morpho aega* (Hübner, [1822])  
*Morpho anaxibia* (Esper, [1801])  
*Morpho epistrophus* (Fabricius, 1796)  
*Morpho helenor* (Cramer, 1776)  
*Morpho hercules* (Dalman, 1823)  
*Morpho menelaus* (Linnaeus, 1758)  
*Morpho portis* (Hübner, [1821])  
*Morpho richardus* Fruhstorfer, 1898

#### **Satyrini**

*Amphidecta calliomma* (C. Felder & R. Felder, 1862)  
*Amphidecta pignerator* A. Butler, 1867  
*Amphidecta reynoldsi* Sharpe, 1890  
*Archeuptychia cluena* (Drury, 1782)  
*Atlanteuptychia ernestina* (Weymer, 1911)  
*Caeruleuptychia helena* (Anken, 1994)  
*Caeruleuptychia penicillata* (Godman, 1905)  
*Capronnieria galesus* (Godart, [1824])  
*Carminda griseldis* (Weymer, 1911)  
*Carminda paeon* (Godart, [1824])  
*Carminda umuarama* Ebert & Dias, 1997  
*Cepheuptychia angelica* (A. Butler, 1874)  
*Chloreuptychia arnaca* (Fabricius, 1776)  
*Chloreuptychia chlorimene* (Hübner, [1819])  
*Chloreuptychia herseis* (Godart, [1824])  
*Cissia myncea* (Cramer, 1780)  
*Cissia phronius* (Godart, [1824])  
*Erichthodes antonina* (C. Felder & R. Felder, 1867)

*Erichthodes narapa* (Schaus, 1902)  
*Eteona tisiphone* (Boisduval, [1836])  
*Euptychia atlantica* S. Nakahara & A.V.L. Freitas, 2017  
*Euptychia bouletti* Le Cerf, 1919  
*Euptychia westwoodi* A. Butler, 1867  
*Foetterleia schreineri* (Foetterle, 1902)  
*Forsterinaria necys* (Godart, [1824])  
*Forsterinaria pronophila* (A. Butler, 1867)  
*Forsterinaria quantius* (Godart, [1824])  
*Godartiana byses* (Godart, [1824])  
*Godartiana muscosa* (Butler, 1870)  
*Hermeuptychia hermes* (Fabricius, 1775)  
*Magneuptychia lea* (Cramer, 1777)  
*Magneuptychia libye* (Linnaeus, 1767)  
*Magneuptychia ocnus* (A. Butler, 1867)  
*Magneuptychia ocypete* (Fabricius, 1776)  
*Magneuptychia pallema* (Schaus, 1902)  
*Moneuptychia castrensis* (Schaus, 1902)  
*Moneuptychia soter* (Butler, 1877)  
*Pampasatyrus glaucope* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Pareuptychia ocirrhoe* (Fabricius, 1776)  
*Paryphthimoides grimon* (Godart, [1824])  
*Paryphthimoides melobosis* (Capronnier, 1874)  
*Paryphthimoides numeria* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Paryphthimoides numilia* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Paryphthimoides poltys* (Prittwitz, 1865)  
*Paryphthimoides terrestris* (Butler, 1867)  
*Pharneuptychia innocentia* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Pharneuptychia phares* (Godart, [1824])  
*Pharneuptychia pharnabazos* (Bryk, 1953)  
*Pharneuptychia pharnaces* (Weymer, 1911)  
*Posttaygetis penelea* (Cramer, [1777])  
*Praepedaliodes amussis* (Thieme, 1905)  
*Praepedaliodes duartei* Dias, Dolibaina & Pyrcz, 2018  
*Praepedaliodes exul* (Thieme, 1905)  
*Praepedaliodes francinii* Freitas & Pyrcz, 2018  
*Praepedaliodes pawlaki* Pyrcz & Boyer, 2018  
*Praepedaliodes phanias* (Hewitson, 1862)  
*Praepedaliodes sequeirae* Pyrcz, Dias & Dolbaina, 2018  
*Pseudodebis celia* (Cramer, 1779)  
*Pseudodebis euptychidia* (Butler, 1868)  
*Pseudodebis rectifascia* (Weymer, 1907)  
*Splendeuptychia ambra* (Weymer, [1911])  
*Splendeuptychia cosmophila* (Hübner, 1823)  
*Splendeuptychia doxes* (Godart, [1824])  
*Splendeuptychia hygina* (Butler, 1877)  
*Splendeuptychia latia* (A. Butler, 1867)  
*Splendeuptychia libitina* (Butler, 1870)  
*Splendeuptychia pagyris* (Godart, [1824])  
*Stegosatyrus ocelloides* (Schaus, 1902)  
*Stegosatyrus periphas* (Godart, [1824])  
*Taydebis peculiaris* (A. Butler, 1874)

*Taygetina kerea* (A. Butler, 1869)  
*Taygetis acuta* Weymer, 1910  
*Taygetis echo* (Cramer, 1775)  
*Taygetis laches* Fabricius, 1793  
*Taygetis larua* C. Felder & R. Felder, 1867  
*Taygetis leuctra* A. Butler, 1870  
*Taygetis mermeria* (Cramer, 1776)  
*Taygetis rufomarginata* Staudinger, 1888  
*Taygetis sosis* Hopffer, 1874  
*Taygetis tripunctata* Weymer, 1907  
*Taygetis virgilia* (Cramer, 1776)  
*Taygetis ypthima* (Hübner, [1821])  
*Yphthimoides affinis* (Butler, 1867)  
*Yphthimoides angularis* (A. Butler, 1867)  
*Yphthimoides borasta* (Schaus, 1902)  
*Yphthimoides celmis* (Godart, [1824])  
*Yphthimoides maepius* (Godart, [1824])  
*Yphthimoides manasses* (C. Felder & R. Felder, 1867)  
*Yphthimoides mimula* (Hayward, 1954)  
*Yphthimoides ochracea* (A. Butler, 1867)  
*Yphthimoides ordinaria* A.V.L. Freitas, L. Kaminski & O.H.H. Mielke, 2012  
*Yphthimoides renata* (Stoll, 1780)  
*Yphthimoides straminea* (A. Butler, 1867)  
*Yphthimoides viviana* (Romieux, 1927)  
*Yphthimoides ypthima* (C. & R. Felder, [1867])  
*Zischkaia pacarus* (Godart, [1824])