

ECOLOGIA

Sara Cavalcanti Marques

Cobertura de vegetação nativa altera morfologia de voo em populações de borboletas numa paisagem recém-fragmentada?



Rio Claro
2016

Sara Cavalcanti Marques

A cobertura de vegetação nativa altera morfologia de voo em populações de borboletas numa paisagem recém-fragmentada?

ORIENTADOR: TADEU SIQUEIRA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau de Ecóloga

Rio Claro

2016

595.789 Marques, Sara Cavalcanti
M357c A cobertura de vegetação nativa altera morfologia de voo
em populações de borboletas numa paisagem
recém-fragmentada? / Sara Cavalcanti Marques. - Rio Claro,
2016
32 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots., mapas

Trabalho de conclusão de curso (Ecologia) -
Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de
Rio Claro
Orientador: Tadeu Siqueira

1. Borboleta. 2. Fragmentação de habitat. 3. Capacidade
dispersiva. 4. *Geitoneura klugii*. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

AGRADECIMENTOS

Sou grata às forças do vento que me trazem aqui, não há lugar se quer melhor que o presente, e essa jornada tem sido pra mim um presente. Sou grata por onde têm me carregado, pelas vivências todas que me mostram cada vez mais quem eu não sou. Pelas pessoas ao longo do percurso com quem compartilhei sinceros momentos, por mais breves e eternos que sejam.

Por ter como meus pais, Margarida e Ricardo, duas almas queridas que me ensinam o que é o amor incondicional, e que doar é a mesma coisa que receber. Por ter uma fortaleza como amigo-irmão, Mateus, e seu infinito apoio. Pelas tantas famílias, escolhidas ou não. Pelas flores mais lindas com quem compartilho o cada dia, e cada amigo que faz dessa vida mais vida.

Pela oportunidade de realizar essa pesquisa e toda a aprendizagem que voltou na bagagem. Pela paciente supervisão do Raphael Didham no lado de lá, na University of Western Australia e de todo o pessoal do lab que tanto me ajudou. Pelo meu orientador, Tadeu, no lado de cá por todo seu auxílio e discernimento, e sua baita compreensão.

Por ter ido pra lá e encontrado o homem que eu amo, meu partner in crime. Por tudo aquilo que cultivamos juntos e o que ainda há de florescer.

“A maior riqueza do homem
É a sua incompletude.
Nesse ponto sou abastado.
Palavras que me aceitam como sou – eu não aceito.

Não aguento ser apenas um sujeito que abre portas,
que puxa válvulas, que olha o relógio,
que compra pão às 6 horas da tarde,
que vai lá fora, que aponta lápis,
que vê a uva etc. etc.

Perdoai
Mas eu preciso ser Outros.
eu penso renovar o homem usando borboletas.”

- Manoel de Barros

RESUMO

A modificação de paisagens tem sido extensivamente demonstrada a causar inúmeros efeitos sobre comunidades biológicas em diversas escalas. Fragmentação de habitat pode levar a variações morfológicas entre indivíduos, alterando dinâmicas e comportamentos populacionais. Este estudo verificou se caracteres relacionados a morfologia de voo na borboleta *Geitoneura klugii* variam ao longo de um gradiente de integridade de paisagem. Nós usamos vinte e sete remanescentes de bosques inseridos numa paisagem periurbana nos arredores de Perth, Austrália Ocidental, modificada intensamente nas últimas 3 décadas. Borboletas foram amostradas nesses fragmentos durante os três meses de maior locomoção da espécie. Caracteres ligados a capacidade de dispersão, como o comprimento e largura da asa dianteira, assim como largura do tórax dos espécimes coletados foram medidos, o sexo identificado. Nós analisamos essas variáveis em função de área dos fragmentos e porcentagem de cobertura vegetal nativa na paisagem circundante através de modelos lineares generalizados mistos (GLMM), selecionando os mais adequados através de uma abordagem de teoria de informação. Os resultados mostram que existe uma variação na envergadura de asa em função da cobertura vegetal da matriz. Isto é, em fragmentos mais isolados, borboletas apresentam maior envergadura do que em fragmentos mais conectados, indicando uma capacidade dispersiva elevada em ambientes intensamente alterados. Este estudo indica que mudanças morfológicas de voo já são selecionadas mesmo em paisagens modificadas recentemente dependendo da composição e configuração da matriz.

Palavras-chave: Fragmentação de habitat. Morfologia de voo. Capacidade dispersiva. *Geitoneura klugii*

ABSTRACT

Landscape modification has been extensively shown to cause countless effects upon ecological communities at various scales of interaction. Habitat fragmentation can lead to intra-specific morphological variations, altering population dynamics and behaviors. In this study, we aimed to see if variations in *Geitoneura klugii* wing length could be linked to landscape and patch attributes. Twenty-seven Banksia woodland remnants inserted in a recently fragmented landscape in the outskirts of Perth, Western Australia were sampled for butterflies throughout late spring. The specimens collected were measured for wing length, width and thorax width. Linear mixed effect models were tested associating such measurements to an increasing gradient of patch area and landscape cover of the surrounding matrix in an information theoretic approach. Our results show a significant trend between total wingspan and the landscape cover gradient, where isolated patches present larger individuals than the small ones found in connected woodlands. Butterfly wing length is often positively correlated with dispersal capacity, suggesting a shift in traits depending on the composition and configuration of the matrix even in recent decades of landscape modification.

Keywords: Habitat fragmentation. Flight morphology. Dispersal capacity. *Geitoneura klugii*

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	7
2 MATERIAL E MÉTODOS	10
2.1 Área de Estudo.....	10
2.2 Desenho experimental	12
2.3 Atributos da borboleta	14
2.4 Atributos da paisagem	15
2.5 Análise estatística.....	15
3 RESULTADOS	17
3.1 Sexo	17
3.2 Cobertura vegetal da matriz.....	18
3.3 Área do fragmento.....	18
4 DISCUSSÃO	22
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	26
REFERÊNCIAS	27

1 INTRODUÇÃO

A crescente modificação de paisagens tem levado a um complexo conjunto de processos que atuam sobre comunidades biológicas ao longo de todas as escalas de interação. O legado da extensa remoção de vegetação nativa é uma colcha de retalhos de remanescentes com características próprias, variando em tamanho, forma, posição e isolamento (SAUNDERS; HOBBS; MARGULES, 1991). Este fenômeno conhecido como fragmentação de habitat consiste num conjunto de mecanismos que levam à descontinuidade espacial da distribuição de recursos e condições numa dada área (FAHRIG et al., 2011), que por sua vez afeta a ocupação, reprodução e sobrevivência de certas espécies (FRANKLIN et al., 2002). Essa perda rápida de habitat e a sua conseqüente fragmentação estão entre as principais ameaças à biodiversidade em todo o mundo (SODHI et al., 2004), trazendo-as ao cerne da questão da biologia da conservação (MEFFE; CARROLL, 1997).

A melhoria na qualidade da matriz pode diminuir significativamente os limiares de extinção no cenário de diminuição de habitat (FAHRIG, 2001). Isto segue a teoria de biogeografia de ilhas postulado por MacArthur e Wilson (1967), onde fragmentos bem conectados são previstos a conter e suportar mais espécies do que os pequenos e isolados. Paisagens heterogêneas promovem conectividade entre fragmentos que se tornaram isolados, facilitando a dispersão de espécies, e a sua persistência através da matriz (STEVENS; TURLURE; BAGUETTE, 2010), aumentando a probabilidade de colonização em manchas vizinhas (HOLLING, 1973). Embora a modificação de paisagens possa alterar a sua capacidade de resistência, afetando a capacidade das comunidades a se organizarem após distúrbios e de manter suas funções ecológicas (SNYDER et al., 2006), a heterogeneidade composicional, por sua vez, pode criar mais nichos a serem ocupados, e assim permitir maior resistência geral na paisagem (PEROVIC et al., 2015). Por outro lado, habitats cada vez mais fragmentados, rodeados por uma matriz em que não se preze a conectividade, podem atuar como uma pressão seletiva sobre as espécies que ali residem, gerando assim possíveis alterações morfológicas frente ao novo cenário imposto (THOMAS et al., 1998).

Dito isto, fragmentação e degradação de habitat podem levar a novas pressões de seleção que por sua vez tem o potencial de gerar evolução contemporânea (STOCKWELL; HENDRY; KINNISON, 2003). A maioria das pesquisas considera que o processo de evolução traga preocupações a longo prazo, no entanto, evidências de evolução contemporânea sugerem que estão presentes a curto prazo também, podendo ser reveladas até mesmo numa escala temporal pequena de alguns séculos a poucas décadas (BURGER; LYNCH, 1995). Muitos

desses casos são associados a fragmentação em escalas locais (REZNICK; GHALAMBOR, 2001), sugerindo que algumas espécies possam se adaptar as novas circunstâncias na paisagem, enquanto outras estão a mercê de riscos mais elevados de extinção (KINGSOLVER et al., 2001). Redução em tamanho populacional e o aumento em isolamento são frequentes consequências da fragmentação de habitats, muitas vezes impedindo respostas adaptativas à seleção (STOCKWELL; HENDRY; KINNISON, 2003). Contudo, na literatura encontram-se estudos que relatam mudanças morfológicas e comportamentais frente à mudanças antrópicas na paisagem, que servem como indícios de possíveis alterações que caminham em direção a processos evolutivos contemporâneos (KINNISON; HAIRSTON JR, 2007; REZNICK; GHALAMBOR, 2001).

A fragmentação de habitats terrestres pode afetar a morfologia de espécies ou populações de formas sutis, e.g. por meio dos custos e benefícios envolvidos nas mudanças em padrões de dispersão (VAN DYCK; MATTHYSEN, 1999). Em paisagens recentemente fragmentadas, dinâmicas de extinção e colonização de populações podem selecionar mudanças importantes na capacidade de dispersão (OLIVIERI; GOUYON, 1997). Já que demandas de voo de longa distância representam uma força operacional seletiva importante sobre as características físicas de espécies, resultados evolutivos diferentes são esperados entre espécies ou populações com diferentes tendências migratórias, dependendo das características da paisagem em que estão inseridas (ALTIZER; DAVIS, 2010). Em paisagens altamente fragmentadas, dispersores devem se locomover a maiores distâncias a fim de acessar outros remanescentes (SHTICKZELLE; MENNECHEZ; BAGUETTE, 2006), já que a dispersão é um processo chave na dinâmica e persistência de metapopulações (HANSKI; SAASTAMOINEN; OVASKAINEN, 2006). O desempenho de voo tem sido fortemente associado a características morfológicas (BERWAERTS; VAN DYCK; AERTS, 2002), e a morfologia de adultos é muitas vezes correlacionada ao sucesso de colonização em muitos insetos alados (HILL; THOMAS; BLAKELEY, 1999).

Visto que borboletas são um grupo consideravelmente móvel, a sua persistência não é explicada exclusivamente pelas características de um fragmento (DENNIS, 2004), mas também pela integridade da matriz ao redor (JONASON et al., 2010). Devido à curta duração de seu tempo de geração e a especificidade dos recursos de habitat, populações reagem rapidamente a modificações ambientais (THOMAS et al., 2004), e por isso constituem indicadores úteis para uma melhor compreensão do funcionamento dos mosaicos de paisagem (NATUHARA; HASHIMOTO, 2009). Diversos estudos já constataram mudanças na morfologia de voo de borboletas, modificando sua capacidade dispersiva entre fragmentos, em função de alterações

ocorridas em nível de paisagem (BERWAERTS et al., 1997; HILL; THOMAS; BLAKELEY, 1999; MERCKX; VAN DYCK, 2006). Não são apenas indicadores de mudanças ambientais, Thomas (2005) afirma que as estratégias implementadas para a conservação de comunidades de borboletas também podem beneficiar outras comunidades que habitam o mesmo ambiente.

Já foi visto que dinâmicas de extinção e colonização, assim como isolamento de populações, podem gerar rápidas mudanças morfológicas em paisagens modificadas, mas tais mudanças são claramente importantes para a sobrevivência de espécies (HILL; THOMAS; BLAKELEY, 1999). Essas mudanças aceleradas podem ser mais difundidas do que se pensava anteriormente, afetando principalmente espécies ou populações ameaçadas (VAN DYCK; MATTHYSEN, 1999). Apesar disso, o potencial de mudanças evolutivas em habilidades dispersivas ocorrerem em populações fragmentadas não tem recebido a atenção devida (HILL; THOMAS; BLAKELEY, 1999), considerando sua relevância para melhorias na implementação de práticas de gestão da conservação. Desta forma, estimativas de variação intraespecífica são de grande importância para descrever parâmetros de movimentação de populações entre fragmentos e paisagens (BERGEROT et al., 2012), levando a uma maior compreensão da escala espacial e temporal em que essas alterações morfológicas operam.

Com base na literatura, que indica que mudanças morfológicas afetam habilidades dispersivas em insetos alados e portanto podem estar atreladas a alterações evolutivas nessas espécies, buscamos através deste estudo saber se variações na morfologia de voo de uma borboleta generalista ocorrem mesmo em paisagens modificadas ao longo de apenas algumas décadas de intervenção. Observando os padrões de morfologia de voo numa espécie bastante difundida em uma paisagem recentemente modificada pode auxiliar no melhor entendimento de dinâmicas populacionais até mesmo em espécies mais raras, oferecendo *insights* a respeito de formas de conservação e manejo mais adequadas tendo em vista a questão da alteração na capacidade de dispersão.

Nós tivemos como objetivo analisar se os traços ligados a morfologia de voo: envergadura de asa, razão comprimento/largura de asa dianteira e largura do tórax na borboleta Australiana *Geitoneura klugii* diferem ao longo de um gradiente de integridade de paisagem, variando desde fragmentos pequenos e isolados até trechos contínuos de vegetação nativa. Com os resultados obtidos buscamos desvendar se paisagens recentemente modificadas podem gerar alterações na morfologia de populações.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

A coleta do material para esse estudo foi realizada em fragmentos ao longo de aproximadamente 152 km² de extensão na região da Floresta Estadual Gnangara-Moore (31,77 ° S, 115,93 ° E), localizada nos arredores de Perth, Austrália. A área está contida no hotspot de biodiversidade do Sudoeste da Austrália, com altas concentrações de endemismo (MYERS et al., 2000). Antes que a colonização europeia chegasse a Planície Costeira 'Swan', vastos territórios contínuos de baixas florestas e bosques abertos de Banksia e eucalipto (Banksia Woodlands) cobriam a região (BEARD, 1990) (Figura 1). Desmatamento e urbanização intensiva devido principalmente á intensificação da mineração (Mining Boom) ao longo das últimas décadas reduziu a vegetação nativa a 18% da sua extensão original, sendo que tais bosques resguardam altos índices de endemismo, além de 67,6% das espécies encontradas em todo o estado de Western Austrália (GOVERNO DA AUSTRÁLIA OCIDENTAL, 2000). Sendo uma das regiões com crescimento mais acelerado do país, a região oferece um exemplo de paisagens intensamente modificadas recentemente com complexas composições em mosaico e diferentes níveis de perturbação antrópica, variando desde fragmentos intactos de bosques de Banksia e áreas úmidas significativas, até fazendas, plantações exóticas de Pinus e intenso desenvolvimento urbano (WILLIAMS, 2011).

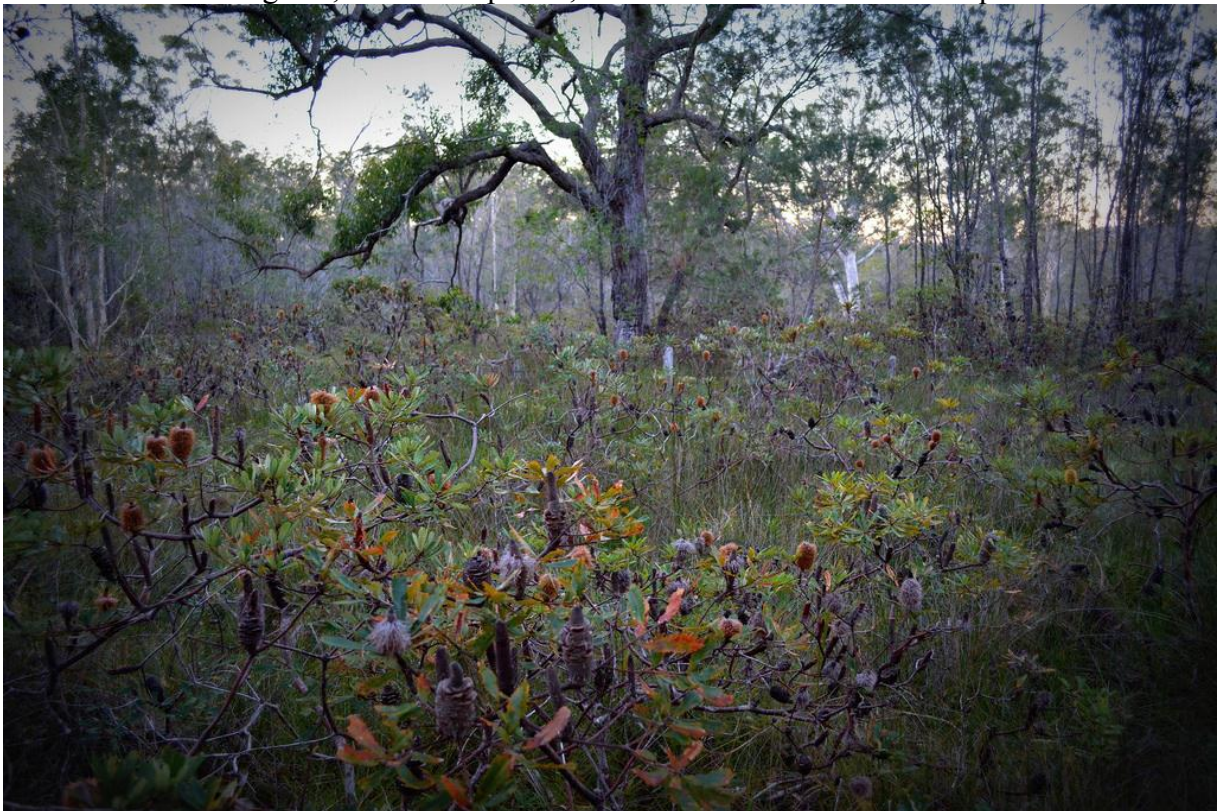
Figura 1 - O mapa à direita mostra a divisão do estado da Austrália Ocidental, e a região sudoeste destacada em verde claro. À esquerda, esquema revela as subdivisões geográficas do sudoeste australiano, inclusive a Planície Costeira Swan aonde foram feitas as coletas deste estudo.



A partir de Agosto de 2016, os bosques de Banksia de Perth foram incluídos como comunidades ecológicas ameaçadas sob a Lei de Proteção Ambiental e Conservação da Biodiversidade do governo federal australiano, a fim de aumentar os esforços de conservação e manejo dos poucos fragmentos que rapidamente diminuem. De acordo com o Urban Bushland Council de WA, esses bosques são pouco conhecidos e valorizados, necessitando com urgência de estudos que relatam a diversidade e vulnerabilidade desta biota tão importante para a região (URBAN BUSHLAND COUNCIL OF WA INC., 2016) (Figura 2).

A área pertence a um clima de tipo mediterrâneo ameno, definido por verões quentes e invernos chuvosos, muitas vezes suscetíveis a incêndios periódicos durante os meses mais secos (MCCAW; HANSTRUM, 2003). A precipitação anual vem seguindo uma tendência de queda, sendo a precipitação média anual 780 mm na região de Perth (VAN OMMEN; MORGAN, 2010). A área é imersa na Planície Costeira 'Swan' da Austrália Ocidental, constituída principalmente por solos arenosos inférteis, revelando uma paisagem plana com ocasionais declives suaves, não ultrapassando 100m do nível do mar (AUSTRALIAN HEIGHT DATUM - AHD).

Figura 2 - Imagem retrata bosques de Banksia, com presença de *Eucaliptus sp.* e *Banksia sp.* no estrato emergente, bastante esparsos, e um estrato denso de sub-bosque arbustivo.



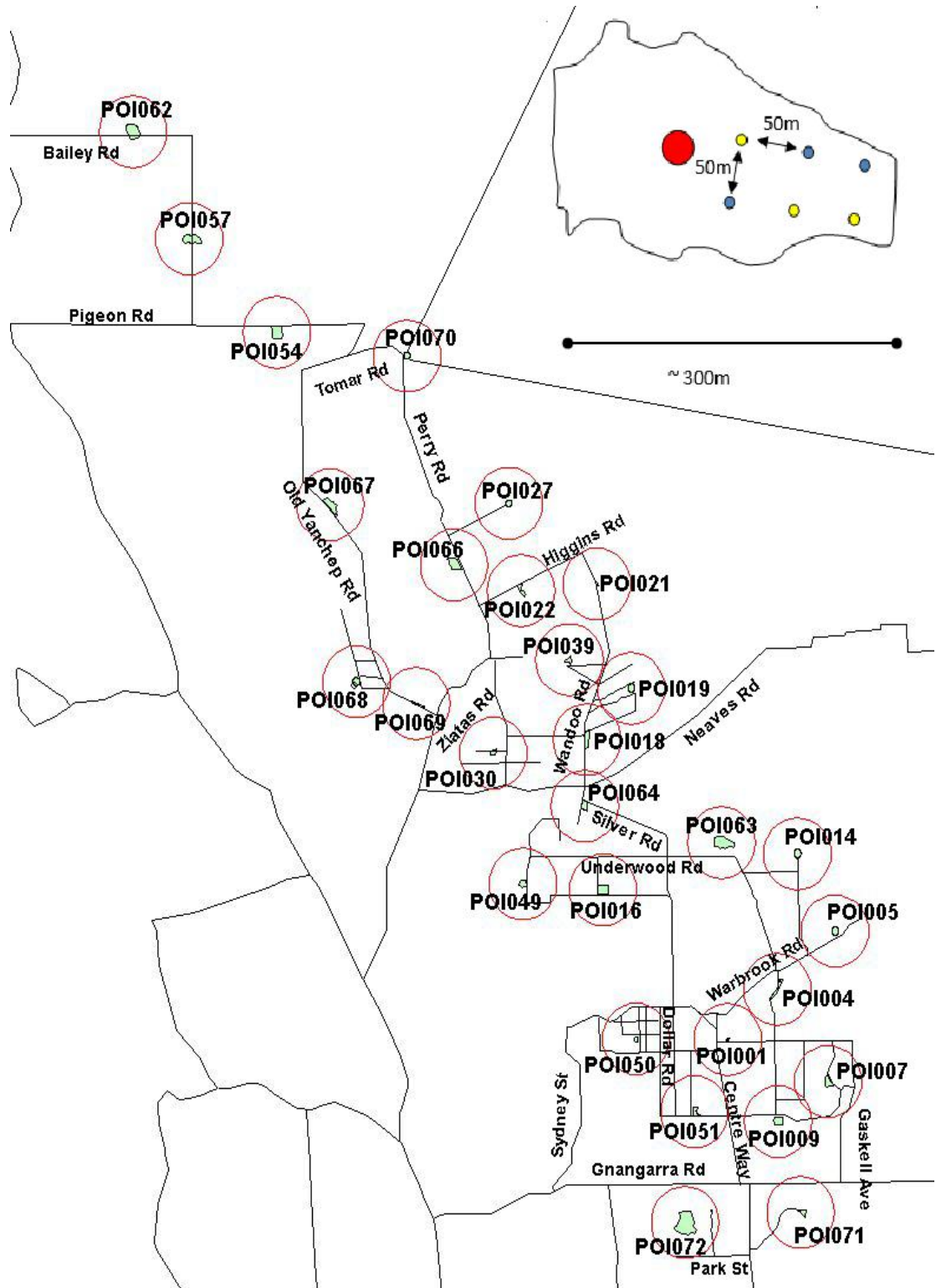
Fonte: Foto por Dustaway, 2014.

2.2 Desenho experimental

Os dados utilizados neste estudo foram coletados ao longo de 2012 como parte do *Gnangara Project* da University of Western Australia, e disponibilizados para análise durante 2015 como parte de uma iniciação científica em intercâmbio pelo programa Ciências sem Fronteiras do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Cada um dos vinte e sete fragmentos foram escolhidos a se alinharem em um gradiente de diferentes tamanhos e cobertura de vegetação nativa na paisagem circundante, de modo que incluísse desde pequenas manchas isoladas até paisagens contínuas. Apesar destas diferenças, todos os fragmentos se encontram em condições de conservação semelhantes, permitindo controlar possíveis variáveis ambientais que poderiam afetar a persistência da população de borboletas estudadas. Esses fragmentos foram amostrados com armadilhas reflexivas ultravioleta amarelas e azuis. Seis armadilhas, três de cada cor, foram dispostas há mais de 5m de qualquer fronteira do fragmento, em duas fileiras de três armadilhas, espaçadas a 50m entre si em cada fragmento (Figura 3). Um buffer com raio equivalente a 1.000m foi traçado a partir da borda de cada fragmento escolhido no qual foram dispostas pontos de coleta, a fim de constatar a configuração da matriz diretamente circundante à mancha de habitat. O conteúdo coletado foi reunido semanalmente ao longo de um ano. Para efeitos desta pesquisa, foram analisados apenas espécimes de borboletas pertencentes à espécie-alvo recolhidas das armadilhas azuis do dia 23 de Outubro a 27 de Novembro de 2012, quando a espécie é mais abundante (ORR; KITCHING, 2010), e apenas conteúdos colhidos em fragmentos de habitat, não incluindo as amostras da matriz.

Figura 3 - Mapa da área de estudo com os fragmentos seleccionados representados por manchas verdes, ao lado do código designado. Os círculos vermelhos demonstram os buffers traçados para calcular a porcentagem de cobertura nativa na paisagem ao redor. À direita, uma ilustração do desenho experimental e da disposição das armadilhas em dois transectos em cada fragmento amostrados.



2.3 Atributos da borboleta

A 'Marbled Xenica', *Geitoneura klugii*, está presente em todas as regiões costeiras do sul da Austrália (BRABY, 2000), encontrada na maioria dos fragmentos da área metropolitana de Perth (WILLIAM, 2011). Como demonstrado por William (2011), o maior período de amostragem detectável dessa espécie está concentrada entre meados de Outubro a início de Dezembro, o que coincide com as semanas de amostragem escolhidas neste estudo. Adultos apresentam um voo lento e brusco, mantendo-se perto do substrato e se assentando com frequência entre a serrapilheira de clareiras. Os indivíduos dessa espécie habitam tipicamente florestas abertas de *Banksia* e eucalipto e matas com sub-bosque gramíneo, tendo preferência por áreas abertas e iluminadas pelo sol (ORR; KITCHING, 2010); apresentam sutil dimorfismo sexual, machos sendo ligeiramente menores do que as fêmeas, exibindo uma faixa androconial oblíqua na asa dianteira (BRABY; NOVA, 1999). O fato de que a espécie pode ser encontrada na maioria dos fragmentos urbanos, sendo assim uma espécie relativamente generalista, mas também exigindo certas plantas hospedeiras para seu desenvolvimento larval, coloca a *G. klugii* como espécie-alvo deste projeto, permitindo uma análise da sua morfologia de voo em relação a cobertura vegetal da matriz e as características dos fragmentos.

Comparações entre espécies mostram que a velocidade de voo é positivamente correlacionada com o tamanho corporal, largura do tórax e carga alar de borboletas (DUDLEY; SRYGLEY, 1994). A fim de cumprir com os objetivos propostos nesta pesquisa, o comprimento da asa dianteira foi medido, uma vez que é a medida mais comumente usada de tamanho corporal em Lepidoptera (MILLER, 1991) não variando com o teor de líquidos ou de água. As medições foram tomadas para cada espécime recolhida com a ajuda de um paquímetro de calibre digital com a precisão de 0,1 milímetros, seguindo o protocolo padronizado de medição do comprimento da asa definido por Hook et al. (2012) para uma borboleta pertencente à mesma família (Nymphalidae). Largura da asa dianteira e do tórax também foram tomados, conforme o mesmo protocolo, já que estas medidas podem contribuir para descrever o corpo e a morfologia de voo das borboletas, sendo que asas maiores e mais alongadas descritas pela razão comprimento por largura (CL) são associadas a uma capacidade superior de voo de longa distância (CALMAESTRA; MORENO, 2001). Além disso, foi considerada também a envergadura da borboleta, somando a largura do tórax a duas vezes o comprimento da asa (DUDLEY, 1990). O sexo foi identificado, tendo em vista que há uma diferença em tamanho entre machos e fêmeas. Por fim, as variáveis resposta deste estudo foram: envergadura de asa, razão CL e largura do tórax.

Figura 4 - A foto abaixo mostra a diferença entre machos e fêmeas da borboleta *Geitoneura klugii*. À esquerda, tem-se exemplares de fêmeas, com padrão de asa e tamanho diferente dos machos, à direita. Pode-se notar a variação em morfologia encontrada mesmo entre indivíduos do mesmo sexo.



Fonte: Foto tirada pela autora

2.4 Atributos da paisagem

A área do fragmento e a cobertura de vegetação nativa na paisagem foram selecionadas como variáveis preditoras que poderiam influenciar características morfológicas nas populações de borboletas, como tem sido demonstrado em vários estudos anteriormente (BERWAERTS et al., 1997; HILL; THOMAS; BLAKELEY, 1999; MERCKX; VAN DYCK, 2006). Os cálculos para a área dos fragmentos e a porcentagem de cobertura de vegetação condita nos buffers foram realizados em 2011 utilizando a camada de vetor GIS de vegetação nativa através do *software ArcGIS*, mantidas pelo Departamento de Agricultura e Alimento da Austrália Ocidental (DAFWA, 2011) e disponibilizadas para o efeito desta pesquisa.

Os fragmentos variaram de 9.293m² em área do menor exemplar até 387.100m² no mais extenso, e paisagens abrangeram desde 0,76% de cobertura de vegetação nativa em regiões altamente fragmentadas, até 98,95% em áreas mais contínuas. Assim, um vasto gradiente foi preenchido cobrindo desde pequenos e isolados fragmentos até grandes remanescentes envoltos por paisagens quase contínuas, permitindo correlações discretas com as tendências encontradas de acordo com as variáveis resposta.

2.5 Análise estatística

Uma abordagem baseada na teoria da informação foi executada, visto que apresenta diversas vantagens em relação ao tradicional teste de hipóteses, uma vez que vários modelos são classificados e pesados afim de proporcionar medidas quantitativas de suporte relativo a cada hipótese em jogo (GRUEBER et al., 2011).

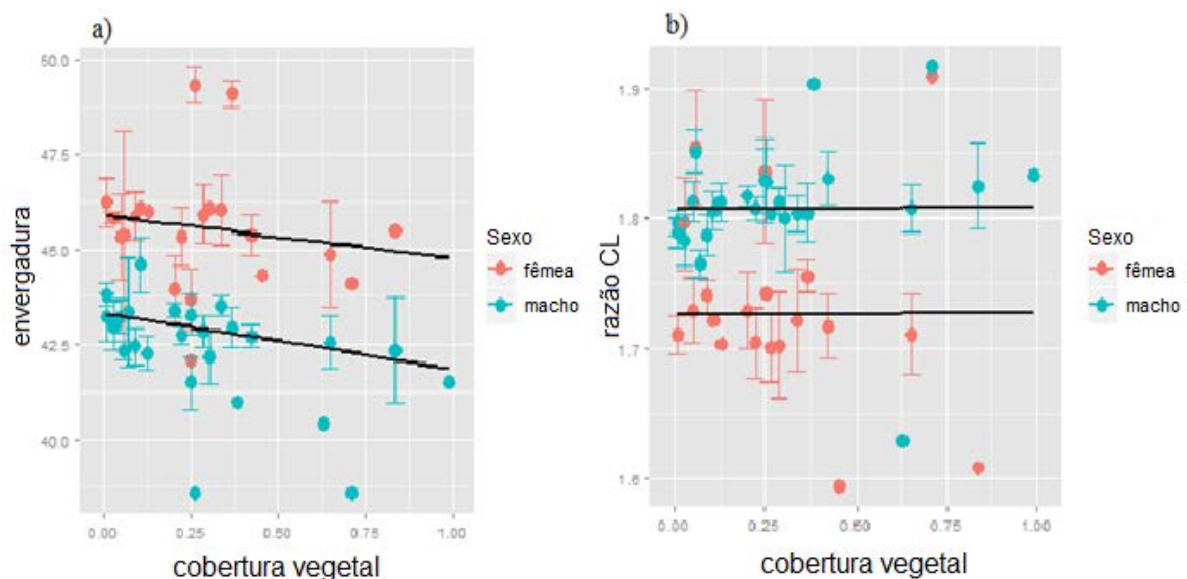
Dessa forma, efeitos independentes e interativos de sexo, área de fragmento e cobertura de vegetação (variáveis preditoras) sobre a razão CL, largura torácica e envergadura de *G. klugii* (variáveis resposta) foram testados através da análise de modelos lineares mistos utilizando o programa R versão 3.2.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015). A variável fragmento foi mantida como um efeito aleatório para incorporar aos resultados um possível efeito não-controlado dessa variável, já que tínhamos 6 amostras por fragmento. As três variáveis preditoras, sexo, área do fragmento (m²) e cobertura de vegetação (%), assim como interações entre sexo e as variáveis seguintes foram então incluídas como efeitos fixos nos modelos mistos. Após os resíduos do modelo global serem testados com distribuição Gaussiana para conferir normalidade e heterocedasticidade, cada um dos efeitos fixos foi padronizado manualmente. O modelo global foi então aplicado novamente com as variáveis padronizadas, adotando máxima verossimilhança como modo de estimar parâmetros, por motivos de comparação entre modelos. Pela função *'dredge'* no pacote *'MuMIn'*, do modelo global foi gerado um conjunto de submodelos, inclusive um modelo nulo sem nenhuma variável preditora.

Os modelos com o melhor ajuste foram selecionados de acordo com os menores valores de Akaike (AIC), baseados então nos coeficientes de máxima verossimilhança restrita (entre duas unidades AIC), através da função *'get.models'* do pacote *'AICcmodavg'*, assim representando o mínimo desvio não explicado do conjunto de dados. Essa abordagem permite que múltiplos modelos com subconjuntos reduzidos de efeitos fixos e suas interações sejam comparados, possibilitando os modelos mais prudentes a serem identificados (DIDHAM; EWERS, 2014).

3 RESULTADOS

Ao longo das seis semanas amostradas no final da primavera (que antecediam o verão), 589 borboletas pertencendo ao gênero *Geitoneura* foram identificadas e medidas. Destas, 431 indivíduos foram identificados como *G. klugii*, dos quais 355 eram machos e 76, fêmeas. Uma discrepância entre sexos já era esperada, como descrito por Barby e New (1999), no entanto, tamanho contraste foi imprevisto. Correlações significativas foram encontradas entre a envergadura das borboletas e as variáveis predictoras (Figura 5), enquanto que a razão CL não exibiu uma tendência significativa, assim como a largura torácica, a variação presente sendo descrita somente pelo dimorfismo sexual em ambos os casos.

Figura 5 - Medidas de asas foram plotadas contra cobertura vegetal para ambos os sexos. O primeiro gráfico demonstra que conforme paisagens apresentam porcentagens mais altas de vegetação nativa no eixo x, a envergadura (cm) no eixo y se mostra significativamente menor do que o encontrado em fragmentos mais isolados (a). O segundo gráfico não apresenta relação significativa entre cobertura vegetal e alongamento da asa (cm), dado pela razão CL (b), sendo o dimorfismo sexual a única variável capaz de explicar a variação encontrada.



Fonte: Gráfico elaborado pela autora

3.1 Sexo

Como constado anteriormente, há uma diferença sutil em tamanho corporal em relação ao sexo das borboletas; fêmeas são dotadas de corpos maiores do que os machos da mesma espécie. Com base nessa premissa, o gênero teve um grande peso nos modelos, explicando

muita da variação encontrada entre indivíduos. Como esperado, o sexo estava entre cada um dos melhores modelos selecionados (Tabela 1, a.1-a.5, b.1-b.3, c.1-c.5). Variabilidade em envergadura demonstrou fortes efeitos de interação entre gênero e área do fragmento (Tabela 1, a.2), e entre gênero e cobertura da matriz (Tabela 1, a.4, a.5). Quanto a variabilidade na razão CL, o modelo incluindo gênero teve 99% de chance de melhor explicar a variação encontrada no conjunto de dados, sendo a única opção de modelo dentre 2 unidades de AIC (Tabela 1, b.1). Para a largura do tórax, o sexo também foi o único modelo com valor AIC menor que dois, tendo 91% de probabilidade de ser o modelo mais adequado para explicar a variação presente nos dados (Tabela 1, c.1). Pode-se dizer então que para as variáveis razão CL e largura de tórax, somente a diferença prevista pelo dimorfismo sexual foi responsável pela variação encontrada.

Como esperado para os melhores modelos de cada variável resposta (Tabela 1, a.1, b.1, c.1), o sexo recebeu um valor de p significativo (<0.001), demonstrando sua influência no tamanho corporal de *G. klugii*. (Tabela 2).

3.2 Cobertura vegetal da matriz

A porcentagem de cobertura nativa na paisagem que rodeia o fragmento mostrou-se significativa em explicar tendências em medições de envergadura de asa dianteira (Figura 4), que foi incluída em todos os melhores modelos selecionados para variação em envergadura (Tabela 1 a.1-a.5). No entanto, tal variável não teve um papel significativo afetando a razão CL ou a largura torácica (Tabela 1 a-b., respectivamente).

O melhor modelo encontrado para envergadura com o valor maior de peso de Akaike (Tabela 1, a.1) sugere que a cobertura da matriz segue sexo em explicar a variação vista em tamanho corporal, com valor significativo de $p < 0,05$ (Tabela 2, a.1).

3.3 Área do fragmento

A área do fragmento estava presente entre os melhores modelos gerados na análise de envergadura com valor de AIC inferior a dois (Tabela 1, a.2, a.3), mas, novamente, o mesmo não ocorreu para razão CL ou largura de tórax. Área do fragmento também esteve presente com efeito de interação junto ao sexo no segundo melhor modelo para envergadura (Tabela 1, a.3). Curiosamente, essa variável preditora não foi significativa, como pode ser visto na Tabela 2 (a.1), mostrando que o tamanho do fragmento pode não ter um efeito direto sobre as diferenças constatadas na morfologia de asas de borboletas de *G. klugii*.

Tabela 1 - Procedimento de Simplificação de Modelos para Selecionar *Modelos Lineares Generalizados Mistos* de Melhor Ajuste para Cada Variável Resposta, Baseado em Comparações de Critério de Informação Akaike (AIC).

Nota: K, número de parâmetros no modelo; Δ AICc, variação em AICc relativo ao melhor valor (isto é, o menor); Peso de Akaike, probabilidade relativa de cada modelo ser o melhor, dos modelos comparados. Todos os GLMM incluem “(1|FRAGMENTO)” como efeito aleatório.

Nº	Modelo	K	AICc	Δ	Peso Akaike
(a)	Varição de envergadura em <i>G. klugii</i>				
a.1	Sexo + Cobertura vegetal	5	1818,27	0,00	0,34
a.2	Sexo + Cobertura vegetal + Área fragmento + Sexo:Área fragmento	7	1819,21	0,94	0,21
a.3	Sexo + Cobertura vegetal + Área fragmento	6	1819,51	1,25	0,18
a.4	Sexo + Cobertura vegetal + Sexo:Cobertura vegetal	6	1819,72	1,45	0,16
a.5	Sexo + Cobertura vegetal + Área fragmento + Sexo:Cobertura vegetal	7	1820,73	2,46	0,10
(b)	Varição razão CL em <i>G. klugii</i>				
b.1	Sexo	4	-1055,89	0,00	0,99
b.2	Sexo + Cobertura vegetal	5	-1047,23	8,66	0,01
b.3	Sexo + Cobertura vegetal + Sexo:Cobertura vegetal	6	-1040,13	15,76	0,00
(c)	Thorax variation in <i>G. klugii</i>				
c.1	Sexo	4	449,68	0,00	0,91
c.2	Sexo + Cobertura vegetal	5	455,49	5,82	0,05
c.3	Sexo + Área fragmento + Sexo:Área fragmento	6	456,88	7,20	0,02
c.4	Sexo + Cobertura vegetal + Sexo:Cobertura vegetal	6	457,79	8,11	0,02
c.5	Sexo + Cobertura vegetal + Área fragmento + Sexo:Cobertura vegetal+ Sexo:Área fragmento	8	464,67	14,99	0,00

Fonte: Elaborada pela autora

Tabela 2 - Coeficientes Estimados dos *Modelos Lineares Generalizados Mistos* de Melhor Ajuste para Cada Variável Resposta (indicado pelo N° do modelo na Tabela 1)

Nota: EP, erro padrão da estimação dos parâmetros; z, z-score testa caso a estimativa do parâmetro é significativamente diferente de zero; Pr(>|z|), probabilidade do z-score observado ser maior que o valor crítico em †, $P < .10$; *, $P < .05$; **, $P < .01$; e ***, $P < .001$.

N°	Parâmetro	Estimativa	SE	z	Pr (> z)	
(a)	Variação de envergadura em <i>G. klugii</i>					
a.1	(Intercepto)	43,50	0,12	357,25	<2e-16	***
	Gênero	-2,09	0,20	10,60	<2e-16	***
	Cobertura vegetal	-0,49	0,23	2,16	0,03	*
	Área fragmento	-0,19	0,26	0,72	0,47	
	Gênero:Área fragmento	0,17	0,45	0,37	0,71	
	Gênero:Cobertura vegetal	-0,09	0,24	0,37	0,70	
(b)	Variação de Razão CL em <i>G. klugii</i>					
b.1	(Intercepto)	1,79e+00	3,54e-03	504,83	<2e-16	***
	Gênero	6,39e-02	6,67e-03	9,55	<2e-16	***
	Cobertura vegetal	1,16e-04	1,16e-04	0,09	0,93	
	Gênero:Cobertura vegetal	6,52e-06	6,52e-06	0,02	0,99	
(c)	Variação largura tórax em <i>G. klugii</i>					
c.1	(Intercepto)	2,19	0,03	65,73	<2e-16	***
	Gênero	-0,09	0,04	2,32	0,02	*
	Cobertura vegetal	0,001	0,06	0,07	0,94	
	Área fragmento	-0,001	0,01	0,08	0,94	
	Gênero:Área fragmento	0,006	0,04	0,14	0,89	
	Gênero:Cobertura vegetal	-0,002	0,02	0,11	0,91	

Fonte: Elaborada pela autora

Somando a multiplicação do valor R^2m obtido para cada modelo pelo designado peso Akaike encontrado na Tabela 1, é possível adquirir a média ponderada geral dos melhores modelos analisados (Tabela 3). Como a tabela demonstra, o primeiro modelo é responsabilizado por 23,71% de toda variação encontrada, o segundo por 17,67%, e por fim, para o terceiro por 1%.

Tabela 3 - Valores de R quadrado e a Média Ponderada dos *Modelos Lineares Generalizados Mistos* (como indicado pelo N° de Modelo na Tabela 1)

N° d Modelo	R^2m	Peso Akaike
a.1	0,240	0,34
a.2	0,236	0,21
a.3	0,242	0,18
a.4	0,242	0,16
a.5	0,236	0,10
Média Ponderada de R^2m		0,237
b.1	0,177	0,99
b.2	0,180	0,01
b.3	0,184	0,00
Média Ponderada de R^2m		0,177
c.1	0,012	0,91
c.2	0,019	0,05
c.3	0,018	0,02
c.4	0,013	0,02
c.5	0,027	0,0
Média Ponderada de R^2m		0,01

Fonte: Elaborada pela autora

4 DISCUSSÃO

Os resultados encontrados nesse estudo demonstram que até mudanças recentes na paisagem podem alterar a composição morfológica em populações de borboletas. A cobertura de vegetação, mais especificamente a porcentagem de bosques de vegetação nativa que compõem a matriz, se mostra diretamente relacionada ao comprimento da envergadura de asa em *G klugii*. Ou seja, borboletas que habitam áreas mais fragmentadas com menos manchas de habitat e maior distância entre elas tendem a ser maiores, enquanto borboletas aonde há uma alta concentração de vegetação na matriz circundante exibem morfótipos menores. Isso ocorre porque em paisagens mais contínuas, não existe a necessidade de dispersão a longa distância entre manchas de habitat, ao contrário de paisagens fragmentadas que demandam uma morfologia adaptada a voos extensos.

A mobilidade de insetos permite que persistam em ambientes alterados e fragmentados (CONCEPCIÓN; DÍAZ; BAQUERO, 2008), e tem sido positivamente associada ao comprimento alar – indivíduos com asas maiores de modo geral possuem maior capacidade de dispersão (SKÓRKA et al., 2013). Da mesma forma, Roff (1991) argumenta que migrantes grandes dispersam por maiores distâncias sem a necessidade de alimentação, a razão pela qual migrantes são tipicamente maiores que não migrantes em outras espécies de insetos.

O local escolhido para o estudo permite que possamos testar essas colocações numa paisagem que vem sendo modificada nos últimos 30 anos – uma escala temporal recente, que ainda não tinha sido verificada em estudos anteriores. O delineamento experimental nos trás uma vasta gama de amostras provindas de 27 fragmentos com diferentes tamanhos e contidos em contextos diversos de conectividade da matriz (aqui medida através da porcentagem de cobertura vegetal da matriz). Isso permitiu que alterações morfológicas nas borboletas fossem detectadas ao longo desse gradiente que escolhemos para espelhar a integridade da paisagem, visto que o tamanho de fragmentos e a conectividade da paisagem são as principais características estruturais influenciando a persistência de espécies (FAHRIG; MERRIAM, 1985). Já as métricas estabelecidas relativas a morfologia de voo refletem o curto tempo de acesso que tivemos as amostras, não exigindo que os exemplares fossem secados e fixados para análise. Através de sua meta-análise, Sekar (2012) mostra que a envergadura é o traço mais importante em borboletas afetando a capacidade dispersiva, indicando seu uso como proxy para tal. No entanto, diferentes medidas morfológicas descrevem diferentes padrões de voo. Enquanto a envergadura propicia o voo de longa duração, um aumento no investimento na

largura torácica e razão CL (que expressa o alongamento da asa) implicam um voo mais veloz porém energeticamente exigente (FRIC; KLIMOVA; KONVICKA, 2006).

Nossos resultados trazem mais evidências comprovando essa tendência, mas vão além, mostrando que essa seleção de morfótipos – indivíduos com maior envergadura em paisagens mais fragmentadas – surge mesmo após apenas 30 anos de alteração antrópica. Ao longo do tempo, a dispersão afeta a habilidade com que espécies colonizam novos habitats e expandem sua distribuição geográfica, e mais recentemente, pode determinar a sobrevivência de espécies em paisagens fragmentadas (TSCHARNTKE et al., 2002). Como observamos um gradiente que abrange desde fragmentos isolados na matriz até áreas mais bem conectadas, voos de longa distância são necessários para locomoção entre manchas de habitat, demandando voos lentos e resistentes. Por essa razão, a envergadura de asa mostrou uma relação negativa com a cobertura vegetal da matriz, ao invés das variáveis largura torácica e razão CL que caracterizam voos curtos e acelerados.

Ainda assim, o voo em borboletas é nitidamente multifuncional, pois permite que os insetos alcancem recursos básicos para sua sobrevivência (KALARUS et al., 2013). Embora tenhamos associado diferenças na morfologia de voo diretamente com o potencial de dispersão das mesmas, comportamentos como forrageamento, encontrar um par, encontrar sítios de oviposição e evitar predadores podem ser alvos de mudanças nas pressões de seleção (VAN DYCK; MATTHYSEN, 1999), em que certas características podem ser mais vantajosas para diferentes tipos de voo (SRYGLEY; CHAI, 1990).

Existe um *trade-off* entre capacidade de voo e reprodução, em que morfótipos não dispersivos atingem taxas mais elevadas de fecundidade (GIBBS; VAN DYCK, 2010; ZERA; DENNO, 1997). Reprodução pode desempenhar um papel importante na filtragem de morfótipos específicos, dependendo do comportamento reprodutivo selecionado pela paisagem circundante. Em paisagens contínuas, indivíduos emigrantes são mais susceptíveis a encontrarem outros sítios de acasalamento, reduzindo assim o custo de dispersão (THOMAS et al., 1998). No caso deste estudo, em paisagens constituídas de fragmentos de bosques mais conectados, machos não necessitam voar longas distâncias antes de chegarem a um sítio de reprodução apropriado, e assim não dependem tanto da capacidade de dispersão a longa distância. Igualmente, em pequenas áreas onde estratégias alternativas de localização de pares não são viáveis, grandes machos podem competir com mais sucesso por fêmeas e locais de acasalamento (THOMAS et al., 1998).

Adicionalmente, Braby e Nova (1999) observaram o comportamento '*hilltopping*' em *G. klugii* durante a primavera próximo a Melbourne quando descobriram um número

relativamente grande de machos presentes em topos de morro se comparado aos vales adjacentes. Muitas espécies de borboletas e outras espécies de insetos apresentam essa estratégia de localização de pares aonde machos agregam-se em regiões topográficas destacadas na paisagem como topos de morro, encostas e cumes, aguardando fêmeas receptivas para acasalamento (SCOTT, 1968). Mesmo que '*hilltopping*' seja considerado como não-adaptativo para *G. klugii* e bastante incomum em Satyrinae, pode ser que em baixas densidades demográficas este cenário possa mudar e esse comportamento pode tornar-se vantajoso. Embora os autores que observaram o comportamento em *G. klugii* afirmarem que são necessários estudos adicionais para esclarecer o significado deste fenômeno, tal comportamento poderia promover capacidades de mobilidade avançadas, a fim de obter uma reprodução bem sucedida (SCOTT, 1982). Caso este fenômeno possa vir a ocorrer na região estudada durante a primavera, machos com maior capacidade de dispersão até os topos de morros teriam por consequência maiores chances reprodutivas e assim maior *fitness* em geral. Seguindo essa lógica, se densidades baixas populacionais levam a optar pelo comportamento '*hilltopping*', isso pode pulsionar uma seleção de morfologia de voo mais adequada.

Além disso, se a fragmentação está afetando as densidades populacionais locais e influenciando o comportamento de localização de pares, por outro lado em densidades populacionais mais elevadas empoleirar-se pode ser o comportamento de acasalamento preferido. Empoleirar é um comportamento do tipo sentar e esperar, envolvendo voos acelerados e curtos de inspeção para interceptar as fêmeas que passam (VAN DYCK; MATTHYSEN, 1999). Bergerot et al. (2012) constataram que em grandes áreas de floresta, machos mostram movimentos diários mais curtos, o que sugere que a adoção do comportamento de empoleirar-se é mais bem sucedido em manchas mais conectadas. Um paralelo pode ser traçado com nossos resultados, indicando uma possível mudança de comportamentos de acasalamento ao longo do gradiente de cobertura da paisagem. Em manchas conectadas, o empoleiramento pode ser executado, enquanto que em áreas isoladas, os machos podem exibir abordagens de patrulhamento ou '*hilltopping*', se beneficiando, assim, de um morfótipo mais móvel. Aliás, esse comportamento de localização de pares por parte dos machos pode ser responsável pela discrepância encontrada entre o sexo dos indivíduos coletados, visto que estes se movimentariam mais que as fêmeas.

Apesar de termos achado uma relação significativa entre tamanho de borboleta e cobertura vegetal, vimos que a morfologia de voo de *Geitoneura klugii* não altera em função do tamanho do fragmento com base nos dados coletados. Pela literatura sabemos que é mais provável borboletas se movimentarem entre manchas grandes de habitat e mais próximas entre

si, já que é provável que essas dispersoras venham de fragmentos maiores aonde a população fonte é maior naturalmente (HILL; THOMAS; LEWIS, 1996). Schtickzelle, Mennechez e Baguette (2006) também mostram que a emigração depende da área do fragmento em paisagens modificadas, afirmando que existe uma maior probabilidade de borboletas deixarem manchas menores do que manchas grandes, provavelmente pois teriam uma menor chance de achar todos os recursos necessários e seriam mais propensas a encontrarem fronteiras. Embora não tenhamos analisado a dispersão entre fragmentos como os estudos acima, fica claro que o tamanho do fragmento pode ser responsável pelo número de entradas e saídas de uma mancha pra outra, tendo em mente que esse é um parâmetro com alto valor preditivo da riqueza de espécies em um devido local (TSCHARNTKE et al., 2002). Já o fator que diz respeito ao tipo de dispersão requerido entre manchas cabe á conectividade da matriz, dada aqui pela porcentagem de cobertura vegetal ao redor do fragmento. Por isso vemos que é este o fator que influencia o tipo de morfologia de voo selecionada para cada contexto de paisagem, ao invés do tamanho do fragmento.

Contudo, sabemos que o custo vinculado a movimentos através da paisagem pode moldar a evolução da dispersão, com base na complexidade da paisagem da qual os indivíduos pertencem (BONTE et al., 2012; SHREEVE; DENNIS, 2011). A habilidade com qual um indivíduo se movimenta entre manchas de habitat em parte dita até que ponto ele será exposto a oportunidades ou restrições de *fitness* (SPEAR et al., 2010). Além disso, Merckx e Van Dyck (2006) sugerem que o mesmo genótipo pode produzir diferentes características fenotípicas em resposta a fatores ambientais, alterando quando expostos a paisagens de bosques ou a paisagens altamente fragmentadas. Isto claramente sugere que organismos respondem morfologicamente à quantidade de variabilidade ambiental (MINER; VONESH, 2004). Thomas et al. (1998) conclui que variações morfológicas são um sintoma de grandes mudanças nos custos e benefícios da dispersão em metapopulações já fragmentadas, e com nossos resultados ilustramos que tais sintomas se mostram evidentes em curtos períodos de tempo.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Indícios recentes de respostas rápidas a fragmentação de habitats, como os resultados colocados neste estudo, sugerem que mudanças morfológicas relacionadas ao voo poderiam ser mais gerais que previamente estimadas. Composição e configuração da paisagem são os dois principais fatores que podem alterar processos e habilidades de dispersão, impactando fortemente populações locais (SHREEVE; DENNIS, 2011). É provável que espécies com altos níveis de plasticidade morfológica tenham uma maior capacidade para lidar com paisagens altamente variáveis do que outras espécies (MERCCKX; VAN DYCK, 2006), como se mostrou nossa espécie alvo. Entretanto, a falta de plasticidade fenotípica poderia ser motivo de preocupação para espécies ameaçadas e populações inseridas em paisagens degradadas, diminuindo a viabilidade de metapopulações (RUSSELL et al., 2006).

Além disso, com o avanço de mudanças climáticas e conseqüentemente da distribuição das espécies, níveis mais elevados de dispersão podem ser requeridos (VAN DYCK; MATTHYSEN, 1999) através de paisagens fragmentadas, o que poderia levar a um aumento nos níveis de extinção local de espécies de baixa mobilidade e resposta fenotípica lenta. Melhorar a permeabilidade da matriz é fundamental para aumentar o intercâmbio de indivíduos entre manchas de habitat (SCHTICKZELLE; BAGUETTE, 2003). Esses achados permitem-nos repensar de que forma implementamos a conservação e manejo, até mesmo na própria concepção das nossas unidades de conservação. Com base nestes resultados, torna-se crucial começar a agregar propriedades morfológicas e genéticas intraespecíficas para compreender dinâmica de populações e sua variação espacial e temporal.

REFERÊNCIAS

- ALTIZER, S.; DAVID, A. K. Populations of monarch butterflies with different migratory behaviours show divergence in wing morphology. **Evolution: international journal of organic evolution**, Lancaster, v. 64, n. 4, p. 1018-1028, 2010.
- BEARD, J. S. **Plant Life of Western Australia**. Kenthurst: Kangaroo Press, 1990.
- BERGEROT, B. et al. Habitat fragmentation impacts mobility in a common and widespread woodland butterfly: do sexes respond differently? **BMC Ecology**, Bethesda, v. 12, n. 5, p. 1-10, 2012.
- BERWAERTS, K. et al. Morphological and genetic variation in the speckled wood butterfly among differently fragmented landscapes. **Netherlands Journal of Zoology**, Leiden, v. 48, n. 3, p. 241-253, 1997.
- BERWAERTS, K.; VAN DICK, H.; AERTS, P. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. **Functional Ecology**, Oxford, v. 16, n. 4, p. 484-491, 2002.
- BONTE, D. et al. Costs of dispersal. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 87, n. 2, p. 290-312, 2012.
- BRABY, M. F. **Butterflies of Australia: Their Identification, Biology and Distribution**. Melbourne: CSIRO, 2000.
- BRABY, M. F.; NEW, T. R. The Xenicas, *Geitoneura klugii* and *G. acantha* (Nymphalidae: Satyrinae). In: KITCHING, R. L.; SCHEERMEYER, E.; JONES, R. E.; PIERCE, N. E. (Ed.). **Biology of Australian Butterflies**, Canberra: CSIRO, 1999. p. 227-238.
- BURGER, R.; LYNCH, M. Evolution and extinction in a changing environment: a quantitative-genetic analysis, **Evolution: international journal of organic evolution**, Lancaster, v. 49, n. 1, p. 151-163, 1995.
- CALMAESTRA, R. G.; MORENO, E. A phylogenetically-based analysis on the relationship between wing morphology and migratory behaviour in passeriformes. **Ardea**, Leiden, v. 89, n. 2, p. 407-416, 2001.
- CHAI, P.; SRYGLEY, R. B. Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. **The American Naturalist**, Chicago, v. 135, n. 6, p. 748-765, 1990.
- CONCEPCIÓN, E. D.; DÍAZ, M.; BAQUERO, R. A. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. **Landscape Ecology**, Dordrech, v. 23, n. 2, p. 135-148, 2008.
- DENNIS, R. L. H. Butterfly habitats, broad- scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. **Ecological Entomology**, Londres, v. 29, n. 6, p. 744-752, 2004.

DEPARTMENT OF AGRICULTURE AND FOOD WESTERN AUSTRALIA (DAFWA). **Native vegetation current extent** - Western Australia. 2011.

DIDHAM, R. K.; EWERS, R. M. Edge Effects Disrupt Vertical Stratification of Microclimate in a Temperate Forest Canopy. **Pacific Science**, Honolulu, v. 68, n. 4, p. 1-31, 2014.

DUDLEY, R. Biomechanics of flight in neotropical butterflies: morphometrics and kinematics. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 150, p. 37-53, 1990.

DUDLEY, R.; SRYGLEY, R. Flight physiology of neotropical butterflies: allometry of airspeeds during natural free flight. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 191, p. 125-139, 1994.

FAHRIG, L. How much habitat is enough? **Biological Conservation**, Essex, v. 100, p. 65-74, 2001.

FAHRIG, L. et al. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, Oxford, v. 14, n. 2, p. 101-112, 2011.

FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Habitat patch connectivity and population survival. **Ecology**, Brooklin, v. 66, n. 6, p. 1762-1768, 1985.

FRANKLIN, J. F. et al. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. **Forest Ecology and Management**, Amsterdã, v. 155, p. 399-423, 2002.

FRIC, Z., KLIMOVA, M. KONVICKA, M. Mechanical design indicates differences in mobility among butterfly generations. **Evolutionary Ecology Research**, Tucson, v. 8, p. 1511-1522, 2006.

GIBBS, M.; VAN DICK, H. Butterfly flight activity affects reproductive performance and longevity relative to landscape structure. **Oecologia**, Berlim, v. 163, n. 2, p. 341-350, 2010.

GOVERNMENT OF WESTERN AUSTRALIA. **Bush forever: policies, principles and processes**. Perth: The Government of Western Australia, 2000.

GOVERNMENT OF WESTERN AUSTRALIA. **Southwest frogs**. 2013. Disponível em: <<http://museum.wa.gov.au/explore/frogwatch/regions/southwest>>. Acesso em: 02 ago. 2015.

GRUEBER, C. E. et al. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 24, n. 4, p. 699-711, 2011.

HANSKI, I.; SAASTAMOINEN, M.; OVASKAINEN, O. Dispersal- related life- history trade- offs in a butterfly metapopulation. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 75, n. 1, p. 91-100, 2006.

HILL, J. K.; THOMAS, C. D.; BLAKELEY, D. S. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. **Oecologia**, Berlim, v. 121, n. 2, p. 165-170, 1999.

HILL, J. K.; THOMAS, C. D.; LEWIS, O. T. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* Butterflies: implications for metapopulation structure. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 65, n. 6, p. 725-735, 1996.

HOLLING, C. S. Resilience and stability of ecological systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 4, p. 1-23, 1973.

JONASON, D.; MILBERG, P.; BERGMAN, K. O. Monitoring of butterflies within a landscape context in south-eastern Sweden. **Journal for Nature Conservation**, Cork, v. 18, p. 22-33, 2010.

KALARUS, K. et al. Within-patch mobility and flight morphology reflect resource use and dispersal potential in the dryad butterfly *Minois dryas*. **Journal of Insect Conservation**, Dordrecht, v. 17, n. 6, p. 1221-1228, 2013.

KINGSOLVER, J. G. et al. The strength of phenotypic selection in natural populations. **The American Naturalist**, Chicago, v. 157, n. 3, p. 245-261, 2001.

KINNISON, M. T.; HAIRSTON JR, N. G. Eco- evolutionary conservation biology: contemporary evolution and the dynamics of persistence. **Functional Ecology**, Oxford, v. 21, n. 3, p. 444-454, 2007.

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

MCCAWE, L. HANSTRUM, B. Fire environment of Mediterranean south-west Western Australia. In: ABBOTT, I.; BURROWS, N. (Ed.). **Fire in Ecosystems of south-west Western Australia: impacts and management**. Leiden: Backhuys Publishers, 2003. p. 87-106.

MCKINNEY, M. L. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. **BioScience**, Oxford, v. 52, n. 10, p. 883-890, 2002.

MEFFE, G. K.; CARROLL, C. R. Conservation reserves in heterogeneous landscapes. In: _____, **Principles of Conservation Biology**. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1997, p. 305-343.

MERCKX, T.; VAN DYCK, H. Landscape structure and phenotypic plasticity in flight morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. **Oikos**, Copenhagen, v. 113, n. 2, p. 226-232, 2006.

MILLER, W. E. Body size in North American Lepidoptera as related to geography. **Journal of the Lepidopterists' Society**, Los Angeles, v. 45, n. 2, p. 158-168, 1991.

MINER, B. G.; VONESH, J. R. Effects of fine grain environmental variability on morphological plasticity. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, n. 9, p. 794-801, 2004.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, p. 853-858, 2000.

- NATUHARA, Y.; HASHIMOTO, H. Spatial pattern and process in urban animal communities. In: MCDONNELL, M. J.; HAHS, A. K.; BREUSTE, J. H. (Ed.). **Ecology of cities and towns: a comparative approach**. Nova York: Cambridge University Press, 2009, p. 197-214.
- NIEMELÄ, J. Ecology and urban planning. **Biodiversity and Conservation**, Netherlands, v. 8, p. 119-131, 1999.
- OLIVIERI, I.; GOUYON, P. H. Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect. In: HANSKI, I. A.; GILPIN, M. E. (Ed.). **Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution**. San Diego: Academic Press, 1997, p. 293-323.
- ORR, A.; KITCHING, R. **Butterflies of Australia**. [S.I]: Allen & Unwin, 2010.
- PEROVIC, D. et al. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. **The Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 52, n. 2, p. 505-513, 2015.
- REZNICK, D. N. GHALAMBOR, C. K. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. **Genetica**, Netherlands, v. 112-113, p. 183-198, 2001.
- ROFF, D. A. Life history consequences of bioenergetic and biomechanical constraints on migration. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 31, n. 1, p. 205-215, 1991.
- RUSSELL, G. J. et al. Breeding birds on small islands: island biogeography or optimal foraging? **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 75, n. 2, p. 324-339, 2006.
- SAUNDERS, D. A.; HOBBS, R. J.; MARGULES, C. R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology**, Boston, v. 5, n. 1, p. 18-32, 1991.
- SCHTICKZELLE, N.; BAGUETTE, M. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 72, n. 4, p. 533-545, 2003.
- SCHTICKZELLE, N.; MENNECHEZ, G.; BAGUETTE, M. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. **Ecology**, Brooklin, v. 87, n. 4, p. 1057-1065, 2006.
- SCOTT, J. A. Hilltopping as a mating mechanism to aid the survival of low density species. **Journal of Research on the Lepidoptera**, Arcadia, v. 7, n. 4, p. 191-204, 1968.
- SCOTT, J. A. Mate-locating behavior of western North American Butterflies. II. New observations and morphological adaptations. **Journal of Research on the Lepidoptera**, Arcadia, v. 21, n. 3, p. 177-187, 1982.
- SEKAR, S. A meta- analysis of the traits affecting dispersal ability in butterflies: can wingspan be used as a proxy? **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 81, n. 1, p. 174-184, 2012.

- SHREEVE, T. G.; DENNIS, R. L. H. Landscape scale conservation: resources, behaviour, the matrix and opportunities. **Journal of Insect Conservation**, Dordrecht, v. 15, n. 1, p. 179-188, 2011.
- SKÓRKA, P. et al. Movements and flight morphology in the endangered large blue butterflies. **Central European Journal of Biology**, [S.l.], v. 8, n. 7, p. 662-669, 2013.
- SNYDER, W. E. et al. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. **Ecology Letters**, Oxford, v. 9, n. 7, p. 789-796, 2006.
- SODHI, N. S. et al. Southeast Asian biodiversity: an impending disaster. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 19, n. 12, p. 654-660, 2004.
- SPEAR, S. F. et al. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 19, n. 17, p. 3576-3591, 2010.
- SRYGLEY, R. B.; CHAI, P. Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. **Oecologia**, Berlin, v. 84, n. 4, p. 491-499, 1990.
- STEVENS, V. M.; TURLURE, C. BAGUETTE, M. A meta- analysis of dispersal in butterflies. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 85, n. 3, p. 625-642, 2010.
- STOCKWELL, C. A.; HENDRY, A. P.; KINNISON, M. T. Contemporary evolution meets conservation biology. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 2, p. 94-101, 2003.
- THE R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Viena: R Foundation for Statistical Computing, 2015.
- THOMAS, C. D.; HILL, J. K.; LEWIS, O. T. 1. Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localized butterfly. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 67, n. 3, p. 485-497, 1998.
- THOMAS, J. A. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. **Philosophical transactions of the Royal Society of London B Biological sciences**, London, v. 360, n. 1454, p. 339-357, 2005.
- THOMAS, J. A. et al. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. **Science**, Washington, v. 303, n. 5665, p. 1879-1881, 2004.
- TSCHARNTKE, T. et al. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. **Ecological Research**, Tsukuba, v. 17, n. 2, p. 229-239, 2002.
- URBAN BUSHLAND COUNCIL OF WA INC. **Perth's Banksia Woodlands**. 2016. Disponível em: < <http://www.bushlandperth.org.au/activities/perths-banksia-woodlands/perths-banksia-woodlands>>. Acesso em: 15 jul. 2016.

VAN DYCK, H.; MATTHYSEN, E. Habitat fragmentation and insect flight: a changing 'design' in a changing landscape? **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 14, n. 5, p. 172-174, 1999.

VAN HOOK, T. et al. A standardized protocol for ruler-based measurement of wing length in monarch butterflies. **Tropical Lepidoptera Research**, Gainesville, v. 22, n. 1, p. 42-52, 2012.

VAN OMMEN, T. D.; MORGAN, V. Snowfall increase in coastal East Antarctica linked with southwest Western Australian drought. **Nature Geoscience**, London, v. 3, p. 267-272, 2010.

WILLIAM, M. R. Habitat resources, remnant vegetation condition and area determine distribution patterns and abundance of butterflies and day-flying moths in a fragmented urban landscape, south-west Western Australia. **Journal of Insect Conservation**, Dordrecht, v. 15, n. 1, p. 37-54, 2011.

ZERA, A. J.; DENNO, R. F. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 42, p. 207-230, 1997.