Estrutura de assembléias de Vespoidea solitários
(Insecta: Hymenoptera) ao longo de um gradiente
altitudinal no Parque Estadual da Serra do Mar, São
Paulo, Brasil

Eduardo Fernando dos Santos

Estrutura de assembléias de Vespoidea solitários
(Insecta: Hymenoptera) ao longo de um gradiente
altitudinal no Parque Estadual da Serra do Mar, São
Paulo, Brasil.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo, para
a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na
Área de Zoologia.

Orientador: Carlos Roberto F. Brandão

São Paulo

2008

Santos, Eduardo Fernando.

Estrutura de assembléias de Vespoidea solitários
(Insecta: Hymenoptera) ao longo de um gradiente altitudinal
no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. 75p.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de
Mestre em Ciências, na Área de Zoologia.

Palavras-chaves: 1. Diversidade 2. Gradiente
altitudinal 3. Mata Atlântica. I. Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Carlos Roberto F. Brandão

Orientador

Dedico este trabalho a minha querida avó
Rachel Balestrim do Nascimento,
que foi uma das principais pessoas
responsável pela formação do meu caráter.

“Vejam a criança (...)
Aprenderá algum dia a se erguer e andar?
Não receiem! Logo, creio,
Poderão vê-la dançar!
Quando se puser sobre as duas pernas
Também se porá de cabeça para baixo”

Friedrich Nietzsche, A Gaia Ciência
(Tradução de Paulo César de Souza)

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Carlos Roberto Ferreira Brandão pela oportunidade, pelas orientações e pelo apoio financeiro para o trabalho de campo.

À minha esposa, Cristiane Prado Scott dos Santos, pelo apoio, pela ajuda no trabalho de campo e pelas discussões e sugestões que foram fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho, além da adorável e insubstituível companhia.

Aos meus pais, Silvia e Ivaldo, pelo apoio, ensinamentos e ajuda. À minha irmã, aos meus queridos sobrinhos Diego e Júlia, ao meu afilhado Pedro, à minha sogra Ana Maria, às cunhadas “Dri” e “Lela” e aos cunhados Daniel, Flávio e Luís pelo carinho, o apoio e os momentos de convívio.

Aos funcionários do Núcleo Picinguaba, Maria Fernanda, Olinda, “Ditinho”, Roberto, Silas e Cleusa: pela amizade e auxílio no desenvolvimento do projeto, e em especial ao Cristo que me apresentou as trilhas e contou toda a história local.

A todos os funcionários do Museu de Zoologia, em especial às bibliotecárias sempre me atenderam muito bem. A todos os colegas do Museu, em especial à Aline pelo auxílio na triagem do material e ao Rogério R. da Silva pelos sugestões quanto às análises de dados.

Aos Professores Glauco Machado e Ricardo Pinto da Rocha pelo incentivo de estudar as cotas de 800 e 1000 metros de altitude, o que foi muito difícil, mas gratificante.

Ao Instituto de Biociências e ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, pela oportunidade de cursar o Mestrado.

À Capes pela bolsa concedida.

À Proap pelo auxílio financeiro na coleta dos dados.

Ao Ibama e ao Instituto Florestal de São Paulo, pela autorização de coleta no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar.

Índice

Resumo	1
Abstract	2
1. Introdução	3
2. Objetivos	9
3. Materiais e Métodos	10
3.1. Área de estudo	10
3.2. Grupo de estudo	15
3.3. Metodologia de coleta	20
3.4. Trabalho laboratorial	23
3.5. Análises dos dados	25
4. Resultados	34
5. Discussão	54
6. Conclusões	58
7. Referências Bibliográficas	59
8. Anexo.....	74

Resumo

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de investigar: 1. o comportamento da diversidade de Vespoidea solitários ao longo do gradiente altitudinal no Morro do Cuzcuzeiro, no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil, 2. a presença de padrões de diversidade ao longo do gradiente, 3. verificar a influência das condições climáticas no estabelecimento destes padrões e 4. acessar a organização estrutural da assembléia de Vespoidea solitários ao longo do gradiente adotado. Para isso, adotei seis cotas altitudinais (50, 200, 400, 600, 800 e 1000 metros acima do nível do mar) na face sudoeste do Morro do Cuzcuzeiro, coletando 12 amostras de Malaise e 24 de Möericke (pratos amarelos) em cada uma delas, ao longo de dois transectos de 200m cada e em duas estações chuvosas consecutivas, a primeira em 2006 e a segunda em 2007, distanciados respectivamente a 100 e a 50 metros um do outro. Cada amostra de Malaise foi agrupada aleatoriamente a duas amostras de Möericke para compor 12 unidades amostrais para cada cota. As 72 unidades amostrais compuseram então a matriz de dados que serviu de base para as análises de diversidade. A riqueza observada em todo o gradiente foi de 76 espécies solitárias de Vespoidea (incluindo as espécies de Mutillidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae, Scoliidae, Tiphidae e Vespidae Eumeninae). Contudo, apenas a assembléia de Tiphidae apresentou padrão com pico de riqueza nas altitudes intermediárias (cota dos 600 metros de altitude). Os modelos regressivos utilizados não foram capazes de explicar o comportamento da diversidade de espécies ao longo do gradiente dos outros dois grupos investigados (Vespoidea solitários e Pompilidae). De acordo com o teste de "Mid-domain", o padrão de riqueza observado para a fauna de Tiphidae não é influenciado pelos fatores climáticos. Considerando os níveis taxonômicos mais altos da classificação de Vespoidea, a diversidade taxonômica total foi maior na cota dos 50 metros, que no caso apresentou distinção taxonômica apenas marginalmente significativa. A única cota que apresentou distinção significativa foi a dos 600 metros, sugerindo uma assembléia estruturada de forma distinta das demais cotas do gradiente. Estes resultados e os valores de diversidade de Shannon indicam que esta região do gradiente é aquela que apresenta maior complexidade. Para descrever a organização estrutural da assembléia de Vespoidea solitários ao longo do gradiente altitudinal em questão, utilizei metodologias de análises que empregam índices de similaridade, considerando a posição relativa das espécies solitárias de Vespoidea no espaço geográfico que define o gradiente em questão. Os resultados destas análises sugerem que a assembléia de Vespoidea solitários está estruturada num *continuum* e que a variação na composição faunística ao longo do gradiente varia de maneira significativa.

Abstract

The present study aims to investigate: 1. the diversity of solitary Vespoidea along an altitudinal gradient on the Cuzcuzeiro Mountain in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil, 2. to investigate the presence of diversity patterns along the gradient, 3. to check the influence of climatic conditions on the establishment of these patterns and 4. to access the structural organization of the solitary Vespoidea assemblage along the adopted altitudinal gradient. For this, I adopted six altitudinal quotas (50, 200, 400, 600, 800 and 1000 meters above sea level) on the Cuzcuzeiro Mountain's southwest face, collecting 12 Malaise and 24 Möericke trap samples (yellow pans) at each quota, along two transects of 200 meters length each in two consecutive rainy seasons, 2006 and 2007, spaced respectively 100 and 50 meters one from each other. Each Malaise trap sample was randomly grouped with two Möericke trap samples to compose 12 sampling units for each quota. So, the 72 sampling units make the data matrix used for the diversity statistic analyses. The richness observed throughout the gradient was 76 solitary Vespoidea species (including those of Mutillidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae, Scoliidae, Tiphidae and Vespidae Eumeninae). Only the Tiphidae assemblages presented a diversity peak at intermediate elevations (600 meters quota); the regressive models used were not able to explain the species diversity of other studied assemblages (solitary Vespoidea and Pompilidae, in this case analyzed in separate) along the adopted altitudinal gradient. According to the mid-domain test, the richness pattern of Tiphidae is not influenced by the climatic agent. Considering the higher taxa of Vespoidea, the taxonomic diversity was more evident in the 50 meters quota, which presented only marginally significant taxonomic distinctness in relation to the other quotas. The 600 meters quota was the only one that presented significant taxonomic distinctness from the others, suggesting that there the solitary Vespoidea assemblage presents a distinct structure from the others. These results and the Shannon diversity values indicate that the middle of gradient presents higher complexity. To describe the structural organization of the solitary Vespoidea assemblage along the altitudinal gradient, I used analytic methodologies that employ similarity indexes, considering the relative position of the solitary Vespoidea species in the geographic space that defines the adopted altitudinal gradient. The results of these analyses suggest that the solitary Vespoidea assemblage is structured as a *continuum* and that the faunistic composition changes significantly along the altitudinal gradient on the Cuzcuzeiro Mountain.

1. Introdução

Gradientes altitudinais influenciam a distribuição espacial das espécies, pois os parâmetros climáticos variam de acordo com a altitude (Giller, 1984; Huston, 1994; Hodkinson, 2005; Grytnes & McCain, 2007). Montanhas podem, portanto, apresentar gradientes ecológicos gerados pelas variações de parâmetros abióticos e bióticos, representados pelas relações existentes entre as espécies da comunidade (Huston, 1994). Southwood (1987) classifica as relações bióticas em verticais ou tróficas dependendo do hábito do animal (predador, parasita ou outro), ou em horizontais considerando as interações entre as espécies dentro de um mesmo nível trófico (competição). O primeiro tipo representa o papel funcional das espécies e o segundo a posição delas na comunidade e os dois juntos, o nicho que cada uma ocupa (Pianka, 1981), que expressa, assim, a relação do indivíduo ou da população com todos os aspectos do ecossistema. Conseqüentemente, os nichos das espécies podem ser utilizados como uma representação da organização estrutural das comunidades (Ricklefs, 1996)

As variações dos parâmetros abióticos e bióticos ao longo de extensões geográficas determinam a heterogeneidade espacial que, por sua vez, condiciona os padrões de distribuição das espécies, modulando a estrutura da comunidade (May, 1981; Tilman, 1982; Giller, 1984; Giller & Gee, 1987; Southwood, 1987; Tilman & Pacala, 1993; Huston, 1994; Brown, 1995; Begon *et al.*, 1996; Ricklefs & Miller, 1999; Hodkinson, 2005). Com base no reconhecimento da heterogeneidade do ecossistema Huston (1994) e Cox e Moorre (2005) consideram a estrutura de comunidades presentes em gradientes altitudinais como complexa e de difícil interpretação.

As comunidades ecológicas são compostas por assembléias (Claridge, 1987) que, por sua vez, são definidas como conjuntos de populações de espécies relacionadas taxonomicamente, vivendo em simpatria numa mesma área geográfica ou ecossistema (Giller, 1984; Claridge, 1987; Southwood, 1987, Ricklefs & Miller, 1999). Desta maneira, uma assembléia ecológica está sujeita às mesmas pressões que a comunidade na qual ela se insere e, por isso, sua estrutura depende dos mesmos fatores que determinam a estrutura das comunidades.

A complexidade de comunidades que se estruturam ao longo de gradientes altitudinais é refletida no protocolo de análise que procura explicá-la, envolvendo a riqueza de espécies, a sua abundância relativa, os tipos de espécies presentes, as características físicas do ecossistema, as relações tróficas e os padrões gerados pela interação destes atributos. O estudo destes padrões nos permite entender porque algumas áreas apresentam maior diversidade de espécies que outras (MacArthur, 1972, Willig *et al.*, 2003) e como o ecossistema, no qual a comunidade está inserida, funciona (May, 1981). Portanto, o conhecimento destes padrões é fundamental na elaboração de políticas de conservação (Begon *et al.*, 1996), servindo de base teórica para o desenvolvimento de práticas minimizadoras dos efeitos da ação antrópica, que na Mata Atlântica, ecossistema escolhido para o presente estudo, ainda são relativamente grandes.

Almeida-Neto e col. (2006) investigaram a variação da temperatura atmosférica e da umidade relativa ao longo do gradiente adotado pelo presente estudo, mas não encontraram diferenças significativas numa mesma estação do ano. Segundo Conti e

Furlan (2001), somente altitudes acima de 1000 metros apresentam condições climáticas especiais, diferentes daquelas apresentadas pelas regiões baixas das montanhas. Por este motivo, compus meu estudo a partir de análises da diversidade de espécies, da variação taxonômica e da organização estrutural da assembléia de Vespoidea solitários ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Diversidade taxonômica

Estudos de diversidade são importantes para entendermos como a distribuição das espécies é modelada (Gotelli & Graves, 1996), pois representam a heterogeneidade espacial do ambiente (Huston, 1994; Gaston & Williams, 1996). A diversidade biológica pode ser representada basicamente por índices utilizados para descrever padrões de diversidade e na aplicação de teorias em ecologia de comunidades e biogeografia (Gotelli & Colwell, 2001). Os índices mais comuns consideram basicamente dois componentes da comunidade, a riqueza de espécies e a sua abundância relativa (Peet, 1974; Magurran, 1988; Huston, 1994; Gotelli & Graves, 1996). Entretanto, alguns índices, como os propostos por Warwick e Clarke (1995), consideram também as variações taxonômicas de níveis superiores da classificação. Estes índices incorporam mais informações histórico-evolutivas que os índices de diversidade de espécies mais comumente utilizados e caracterizam-se como a medida mais sensível da estrutura de comunidades (Warwick e Clarke, 1995).

Os padrões de diversidade, descritos por estes índices formam a base de muitos modelos ecológicos importantes, como os que explicam o comportamento da diversidade ao longo de gradientes (Gotelli & Graves, 1996), fundamentais para a elaboração de políticas conservacionistas (Grytnes & McCain, 2007). Em gradientes altitudinais, dois padrões principais têm sido observados (McCoy, 1990; Huston, 1994; Gaston & Williams, 1996; Rahbek, 1995, 2005; Grytnes & McCain, 2007). Um é caracterizado pelo decréscimo monotônico da diversidade de espécies com o aumento da altitude e o outro por um pico de diversidade nas altitudes intermediárias do gradiente, sendo este segundo o mais comum (Rahbek, 1995, 2005; Grytnes & McCain, 2007). Rahbek (1995, 2005) sugere que o padrão monotônico representa uma tendência regional, enquanto que o padrão com um pico de riqueza uma tendência local.

Existem várias hipóteses que tentam explicar os padrões de diversidade de espécies de gradientes altitudinais (Huston, 1994; McCoy, 1990; Grytnes & McCain, 2007). Uma que tem gerado bastante discussão é a que utiliza o efeito de “mid-domain” para explicar o padrão com pico de riqueza nas altitudes intermediárias do gradiente. Este efeito é representado por um modelo nulo de distribuição das espécies, calculado pela posição e pelo tamanho das extensões de ocorrência de cada uma delas (Colwell & Lee, 2000; Colwell *et al.*, 2004; Arita, 2005). A distribuição espacial das espécies está ligada às necessidades de cada uma delas por recursos específicos (Brown, 1995; Fortin *et al.*, 2005), sendo determinada pela combinação de fatores físicos, ecológicos, históricos e evolutivos (Brown, 1995; Gaston, 2003; Goldberg & Lande, 2007). Assim, com base em modelos nulos de distribuição das espécies, Colwell e Lee (2000) sugerem que a

distribuição estocástica das espécies, dentro de um espaço geográfico limitado, indica que o padrão de riqueza não é influenciado pela variação climática presente no domínio geográfico em questão.

De acordo com Zapata *et al.* (2003), o efeito “mid-domain” consiste em um modelo bastante simplificado da estrutura da comunidade, permitindo apenas inferências superficiais uma vez que desconsidera diversos aspectos intrínsecos aos limites de distribuição das espécies. Contudo, ele extrai componentes essenciais de padrões de diversidade, sendo adequados para estudos ecológicos (Colwell *et al.*, 2004; Arita, 2005). Ainda assim, Colwell e col. (2004) sugerem a inclusão dos fatores históricos na interpretação do padrão de riqueza evidenciado por este efeito. Entretanto, as simulações desenvolvidas por Rangel e Diniz-Filho (2005a) demonstraram que a interpretação do “mid-domain”, considerando tais fatores numa escala regional, deve ser feita com base em processos neutros. A presença destes processos na estrutura da comunidade é indicada pela fraca resposta fornecida pelo modelo “mid-domain” (Rangel e Diniz-Filho, 2005a, 2005b).

Contra-pondo-se esta idéia, a presença de gradientes ambientais determinaria o padrão monotônico, que no caso pode ser explicado pelo efeito Rapoport (Stevens, 1989, 1992). O efeito Rapoport em gradientes altitudinais consiste do aumento do tamanho da extensão de ocorrência com o aumento da altitude, como uma consequência da variação drástica das condições climáticas (Stevens, 1992, Colwell & Lee, 2000, Almeida-Neto *et al.*, 2006).

Organização estrutural da assembléia

De acordo com Austin (1985), os gradientes são dimensões abstratas de um espaço ecológico, onde as posições relativas de pontos que o representam refletem a similaridade da composição faunística existente entre eles. Dessa maneira, a organização espacial de comunidades ao longo de gradientes é resultado da distribuição das espécies que, como já vimos, é determinada pela combinação de fatores físicos, ecológicos, históricos e evolutivos que caracterizam o espaço em questão. Assim, a distribuição é definida por dois parâmetros: a extensão de ocorrência e a abundância das espécies (Brown, 1995).

A partir da distribuição das espécies, a comunidade pode ser classificada em aberta ou fechada, sendo o primeiro tipo representado pelo conceito de *continuum* e o segundo por ecótonos (Ricklefs, 1996). Os ecótonos representam as fronteiras bem definidas da comunidade onde ocorre substituição súbita das espécies, já o conceito de *continuum* caracteriza-se como uma substituição gradual das espécies ao longo de gradientes ambientais (Austin, 1985; Ricklefs, 1996; Ricklefs & Miller, 1999).

2. Objetivos

1. Investigar o comportamento da diversidade taxonômica ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.
2. Investigar a existência de padrões de diversidade
3. Verificar a influência dos fatores ambientais na determinação do padrão de riqueza de espécies solitárias de assembléias de Vespoidea.
4. Investigar como a estrutura da assembléia de Vespoidea solitários está organizada ao longo do gradiente estudado.

3. Material e Métodos

3.1. Área de Estudo

O gradiente elevacional adotado estende-se ao longo do Morro do Cuzcuzeiro, alcançando os 1270 metros de altitudes em relação ao nível do mar, e está localizado no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar entre as coordenadas 23°17' 56.4" S 44°47'13.2" O (1.000 metros de altitude) e 23°20'24" S 44°49'26.4" O (50 metros de altitude). Da base à aproximadamente 1.100 metros de altitude do nível do mar o morro é coberto com floresta ombrófila densa. O pico do Cuzcuzeiro representa o ponto mais alto da Serra do Parati, que inclui a maior parte de um promontório da Serra do Mar que avança para SE, separando as baías de Ilha Grande e de Ubatumirim (Almeida & Carneiro, 1998).

O Núcleo Picinguaba (NPIC) engloba uma área de 47 mil hectares localizada no extremo norte do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), fazendo divisa com o Parque Nacional da Bocaina ao norte, com o Núcleo Santa Virgínia ao norte e ao sudoeste, com o Núcleo Cunha-Indaiá ao oeste e com o Núcleo Caraguatatuba ao sul, todos pertencentes ao PESM. O NPIC teve sua área incorporada ao PESM em 1979, mas só foi implantado pelo Instituto Florestal do Estado de São Paulo em 1984 (Melo-Neto, 1992; SMA, 1999). O Núcleo inclui uma área de planície costeira que se conecta gradativamente ao relevo da Serra do Mar (IBGE, 1974; São Paulo, 2001) e, por isto, apresenta montanhas com bases próximas ao nível do mar e extensões que ultrapassam os 1.000 metros de altitude (Figura. 2.1.) (Melo-Neto, 1992; IBGE, 1974).

A Serra do Mar faz parte do cinturão orogênico do Atlântico e é composta por escarpas festonadas que se estendem por cerca de 1.000 Km, entre os Estados do Rio de Janeiro e de Santa Catarina. A origem desse cinturão é atribuída a processos tectônicos verticais que se iniciaram no Jurássico e dominaram o cenário do sudeste brasileiro entre o Cretáceo Superior e o Terciário Inferior, sendo resultantes da separação das placas continentais africana e sulamericana, durante a abertura do Atlântico Sul (Chang *et al.*, 1988; Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005; Villwock *et al.*, 2005) e não do soerguimento andino como relata Tonhasca (2005). Segundo Almeida e Carneiro (1998), os morros que compõem a Serra do Mar originaram-se a partir de um importante evento tectônico no Paleoceno que soergueu o bloco ocidental da Falha de Santos e abateu o bloco oriental. Durante o Cenomaniano Superior e o Eoceno. Paralelamente ao deslocamento das placas continentais, a região na qual a Serra do Mar estava se formando apresentou atividades vulcânicas decorrentes das anomalias termais induzidas por *hot-spots* e zonas de fraturas oceânicas (Chang *et al.*, 1988).

A morfologia da serra apresenta-se como um sistema de *riftes* continentais composto por quatro bacias tectônicas (Volta Redonda, Resende, Taubaté e São Paulo) alinhadas no vale do Paraíba do Sul (Saadi *et al.*, 2005). Esse sistema está sob ação erosiva há aproximadamente 30 ou 40 milhões de anos (Almeida & Carneiro, 1998). Desta maneira, nota-se que a gênese da Serra do Mar está vinculada a vários ciclos de dobramentos acompanhados de metamorfismos regionais, falhamentos, extensas intrusões e ciclos de erosão (Ross, 2001).

Figura 3.1: a) Mapa da América do Sul na projeção Mercator (construído a partir do site: http://www.aquarius.geomar.de/omc/make_map.html) apresentando a localização da área de estudo (ponto vermelho). b) Imagem de satélite apresentando o gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil (a linha cruzando a área de estudo representa a divisa dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro).

Nas encostas da Serra do Mar predominam as formações de florestas pluviais favorecidas pelo alto índice pluviométrico e pelas altas temperaturas. Registra-se, em média, de 1700 a 2000 mm de pluviosidade anual nas altitudes inferiores e de 3.000 a 5.000 mm nas superiores. A alta taxa de umidade nestas localidades é intensificada pelo grande número de dias nebulosos. As nuvens fechadas sobre a Serra do Mar, a partir de aproximadamente 600 m de altitude em relação ao nível do mar, compõem uma imagem típica da região costeira (Hueck, 1972; Rizzini, 1976; Ab'Saber, 2003).

As formações florestais que cobrem os morros da Serra do Mar podem ser classificadas, segundo Rizzini (1976), em: Floresta Pluvial Montana e Floresta Pluvial Submontana. A primeira está presente acima dos 800 metros de altitude, podendo ocorrer em cotas altitudinais inferiores em áreas muito úmidas e frescas; a segunda está presente na base das montanhas e nas altitudes intermediárias, sob temperaturas apenas um pouco mais quentes do que as de montanha.

A formação florestal, que deu origem à cobertura vegetal contemporânea da Serra do Mar, estava restrita a uma estreita faixa costeira no Pleistoceno (Ab'Saber, 2003), durante a última glaciação, pois as terras baixas, de acordo com Ledru *et al.* (1998), não apresentam vestígios do último máximo glacial. Segundo De Oliveira *et al.* (2005), as espécies da Floresta Atlântica do sudeste brasileiro começaram a colonizar as áreas montanas entre 17.000 e 10.000 anos antes do presente (Holoceno).

Estudos antropológicos sustentam que os ecossistemas costeiros são fortemente condicionados por fatores edáficos e pouco influenciados pelas oscilações climáticas, indicando que as formações vegetais foram mantidas durante o Holoceno Superior até a

colonização (De Oliveira *et al.*, 2005) quando a floresta passou a ser modificada de forma significativa (Dean, 1996; De Oliveira *et. al.*, 2005). Assim, devido à esta condição da região costeira, a história da floresta que recobre os morros onde está o gradiente estudado pode ser vinculada às condições ecológicas anteriores ao último ciclo glacial. Segundo Rizzini (1976), as formações florestais que deram origem às florestas atuais da região costeira começaram a se desenvolver entre o Cretáceo e o Eoceno, quando as condições climáticas eram favoráveis. A expansão e a retração das florestas no passado provavelmente apresentam relações causais com muitos aspectos das florestas atuais, em particular com as variações de dinâmica e de riqueza de espécies (Richards, 1996).

Atualmente, a Mata Atlântica restringe-se a apenas 7,26% da cobertura original, sendo a área onde a Serra do Mar está situada, aquela com o maior grau de preservação (Hirota & Ponzoni, 2008). Dean (1996) faz um relato bastante detalhado da exploração da floresta, apontando as práticas impostas pela colonização como a grande responsável pela maior parte da devastação que o bioma passou. Ainda assim, ela mostra-se extremamente resiliente, pois novas espécies são continuamente descobertas dentro de seus limites e algumas áreas apresentam recuperação bastante satisfatória (Pinto & Brito, 2005). Silva e Casteleti (2005) acreditam que a Mata Atlântica abriga de 1 a 8% da biodiversidade mundial, como decorrência da variação ambiental à qual o bioma está submetido. Esta variação climática é decorrente, por sua vez, dos gradientes latitudinais, longitudinais e altitudinais (Ab'Saber, 2003; Pinto & Brito, 2005).

A Estação Meteorológica do Instituto Agrônomo (IAC) registrou para a região de Ubatuba, entre 2003 e 2007, médias de temperatura de 22,7°C e precipitação de 2.387

milímetros acumulados, além de períodos de precipitações intensas, entre outubro e abril. Durante o primeiro período de coleta, a temperatura média foi de 26,5°C, a pluviosidade mensal média de 209,4mm e a acumulada de 469,8mm. No segundo período, a temperatura média foi de 25,6°C, a pluviosidade mensal média de 220,85mm e a acumulada de 313,6mm.

3.2. Grupo de estudo

Os Vespoidea representam um componente importante na manutenção dos ecossistemas, pois são parasitóides ou predadores de outros artrópodes (LaSalle & Gauld, 1993). Os indivíduos adultos capturam suas presas ou hospedeiros e ovipõem um ou mais ovos, a partir dos quais eclodirão larvas que se alimentarão dos artrópodes capturados. Na fase adulta, os adultos alados de uma boa parte das espécies agem como polinizadores de diversas espécies de plantas, já que visitam flores em busca de néctar (Brothers, 1995).

Esta superfamília de himenópteros é composta por dez famílias: Bradynobaenidae, Formicidae, Mutillidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae, Sapygidae, Scoliidae, Sierolomorphidae, Tiphidae e Vespidae (Brothers & Finnamore, 1993; Brothers, 1995). Ainda não existe consenso sobre a relação filogenética entre estas famílias, pois segundo as análises de Brothers (1999) elas compõem um grupo natural e irmão de Apoidea, mas de acordo com as análises de Carpenter e Wheeler (1999), podem compor um grupo para ou polifilético, dependendo do tipo de dado utilizado.

Os Vespoidea possuem considerável variabilidade biológica, pois, além dos diferentes hábitos, apresentam vários níveis de socialidade (Malyshev, 1968, Evans &

West-Eberhard, 1970, Brothers, 1995). A eussocialidade nos Vespoidea é típica de apenas duas famílias: Formicidae e Vespidae. Na primeira, todas as espécies são eussociais, enquanto na segunda, somente as de Polistinae e Vespinae apresentam grau máximo de socialidade. Não incluí os Vespoidea sociais em meus estudos porque, normalmente, utiliza-se uma metodologia de análise diferente da que utilizei para os himenópteros solitários. Em estudos de ecologia de comunidades de insetos sociais utiliza-se apenas o registro da espécie uma vez que uma colônia pode ser considerada um superorganismo (Oster & Wilson, 1978). A utilização do número de indivíduos registrado (abundância), neste caso, resultaria em valores superestimados (Romero & Jaffé, 1989; Longino, 2000), pela grande chance de mais de um representante de uma colônia ser capturado pela mesma armadilha, dados os mecanismos de recrutamento de forrageadores empregados pelas espécies eussociais.

Além de Polistinae e Vespinae, Vespidae é composta por mais cinco subfamílias: Priorvespinae (extinta), Euparagiinae, Eumeninae, Masarinae e Stenogastrinae, sendo que estas incluem espécies solitárias ou com níveis primitivos de socialidade (West-Eberhard *et al.*, 1995; Sarmiento & Carpenter, 2006) tendo sido, portanto, incluídas no estudo.

Das demais famílias, apenas Sierolomorphidae não apresenta registros para a América do Sul. Considerada a família mais basal da filogenia apresentada por Brothers (1999), tem biologia desconhecida. Brothers (1995), com base em sua posição filogenética, sugere que Sierolomorphidae seja parasitóide ectófago idiobionte de outros artrópodes. Outra família em que pouco se conhece a biologia das espécies é

Bradynobaenidae, pois apresenta registros de biologia para apenas uma espécie que, no caso, é ectoparasitóide coinobionte de Solifugae (Arachnida) imaturos. Os Bradynobaenidae são classificados em cinco subfamílias, sendo que somente três delas ocorrem na região Neotropical, mas nenhuma apresenta registros para o Brasil (Genise, 1986; Nonveiller, 1990).

Outras duas famílias de Vespoidea relativamente pequenas são Rhopalosomatidae e Sapygidae. A primeira conta com 40 espécies pelo mundo, classificadas em quatro gêneros, *Liosphex*, *Olixon*, *Rhopalosoma* e *Paniscomima*, dos quais apenas o último não ocorre no Brasil. O que se conhece sobre a biologia dos ropalosomatídeos é que são vespas endoparasitóides coinobiontes de Gryllidae (Townes, 1977; Brothes, 1995, 2006). Já Sapygidae é representada por 90 espécies, classificadas em duas subfamílias: Sapyginae e Fedtschenkiinae, sendo que somente a primeira ocorre na Região Neotropical. Os sapigíneos são cleptoparasitas solitários em ninhos de abelhas, principalmente Megachilinae e Apinae (Brothers, 1995, 2006).

Uma das famílias mais rica de Vespoidea nas regiões tropicais do planeta, Pompilidae, apresenta certa uniformidade biológica, já que todas elas utilizam apenas aranhas como presas, ovipondo um único ovo sobre cada uma delas (Brothers & Finnamore, 1993; Brothers, 1995). Fernández (2000) estima cerca de 1000 espécies para a Região Neotropical classificadas em 60 gêneros que por sua vez são agrupados em seis subfamílias: Ceropalinae, Ctenocerinae, Epipompilinae, Notocyphinae, Pepsinae e Pompilinae (Shimizu, 1994; Pitts *et al.*, 2006).

Ceropalinae é representada por espécies com hábitos cleptoparasitas e que podem ser classificadas em dois gêneros (Evans, 1953, 1970; Brothers, 1995; Kimsey & Wasbauer, 2004). Ctenocerinae é representada por espécies de dois gêneros com hábitos ainda desconhecidos (Shimizu, 1994 Pitts *et al.*, 2006). Epipompilinae, assim como Notocyphinae, é representada por espécies de um único gênero e com hábitos ectoparasitóides coinobiontes (Brothers, 1995). Pepsinae e Pompilinae são as subfamílias mais ricas em número de espécies e gêneros e apresentam padrão biológico determinado, uma vez que ambas são representadas por uma grande maioria de espécies predadoras. As duas famílias possuem espécies que utilizam o próprio ninho do hospedeiro para nidificar, espécies que constroem ninhos no solo e espécies que utilizam cavidades pré-existentes para nidificar, mas somente Pepsinae é representada por espécies que constroem ninhos de barro. Além disso, Pompilinae inclui algumas espécies cleptoparasitas de outros Pompilinae, pertencentes ao gênero *Evaetes* (Brothers, 1995; Evans & West-Eberhard, 1970). Brothers (1995) apresenta uma lista de famílias de aranhas relacionando aos gêneros de Pompilidae, que as utilizam como hospedeira ou presa. O dimorfismo sexual das espécies está relacionado principalmente ao tamanho, sendo os machos normalmente menores que as fêmeas.

Já Mutillidae, uma outra família bastante rica na Região Neotropical, é composta por sete subfamílias (Lelej & Nemkov, 1997), das quais apenas duas ocorrem na América do Sul, Sphaerophthalminae e Mutillinae (Nonveiller, 1990; Brothers, 1995). As espécies possuem forte dimorfismo sexual, representado principalmente pela presença de asas nos machos e por sua ausência nas fêmeas (Brothers, 1995). Pelo que se sabe a respeito

da biologia dos Mutillidae neotropicais, são vespas parasitóides de outros Hymenoptera Aculeata, principalmente de Apoidea. Entretanto, de acordo com Brothers (1995), as generalizações a respeito da biologia dos mutilídeos devem ser feitas com muito cuidado, pois se conhece apenas 2% das suas espécies hospedeiras. Além disso, há registros de espécies utilizando pupários ou larvas de dípteros, coleópteros e blatóideos como hospedeiros (Malyshev, 1968; Evans & West-Eberhard, 1970; Brothers, 1995). Embora considerada rica na Região Neotropical, a fauna desta família ainda é pobremente estudada, o que torna difícil estimar quantas espécies aqui ocorrem (Brothers, 1995, 2006).

Quanto aos Tiphidae, o pouco que se conhece sobre sua biologia é que são parasitóides de larvas de Coleoptera (besouros), com exceção da única espécie de Diamminae, parasitóide de Orthoptera, mais especificamente de Gryllotalpidae (paquinhos). Os tífidos são classificados em sete subfamílias, das quais apenas duas não ocorrem na América do Sul, Diamminae e Brachycistidinae (Kimsey, 1991, 1992; Kimsey & Brothers, 2006). Das subfamílias que ocorrem na América do Sul, Anthoboscinae apresenta biologia desconhecida, Tiphinae e Thynninae atacam Scarabaeoidea, sendo que para a segunda existe registro de uma espécie utilizando um Curculionidae como hospedeiro; Methochinae ataca besouros Cicindelinae (Carabidae) e Myzininae ataca Scarabaeidae, Cicindelinae e Tenebrionidae (Kimsey, 1991; Brothers, 1995). As espécies de Thynninae apresentam dimorfismo sexual acentuado, com machos alados e fêmeas ápteras (Kimsey, 1992).

Os Scoliidæ também são vespas parasitóides de Coleoptera, mais especificamente de Scarabeidae (Krombein, 1978; Brothers, 1995; Fernández, 2006). A fauna mundial destes himenópteros é composta por aproximadamente 300 espécies classificadas em duas subfamílias, Proscoliinae e Scoliinae, das quais apenas a segunda possui representantes na Região Neotropical (Brothers, 1995). Esta família é uma das mais carentes de estudos e por isso o seu conhecimento, tanto taxonômico quanto biológico, é insuficiente (Fernández, 2006).

3.3. Metodologia de Coleta

As coletas foram feitas durante as estações chuvosas de 2006 e 2007, mais especificamente do dia 15 de Janeiro a 19 de Março do primeiro ano e do dia 17 de Janeiro a 02 de Março do segundo. Durante o primeiro período de coleta, a temperatura média, medida pelo IAC a 8 metros de altitude no município de Ubatuba, foi de 26,54°C e a pluviosidade de 469,8mm acumulados (em 65 dias), já a temperatura média no segundo período de coleta foi de 25,62°C e a pluviosidade de 313,6 mm acumulados (em 46 dias). A figura 3.2 mostra a variação da temperatura ao longo do ano em que as amostras foram obtidas.

Para a coleta da fauna desejada, utilizei protocolo adaptado a partir do adotado pelo projeto Biota/Fapesp: “Riqueza de Hymenoptera e Isoptera ao longo de um gradiente latitudinal de Floresta Atlântica – a floresta pluvial do leste do Brasil”, que consistiu na aplicação de duas técnicas de coleta muito utilizadas na captura de vespóideos, armadilhas de Malaise (Townes, 1972) e de Möericke (pratos amarelos, no

caso com 22 mm de diâmetro), em seis cotas altitudinais: 50, 200, 400, 600, 800 e 1000 metros. De acordo com Noyes (1989), estas duas técnicas de coleta são as mais eficientes para a captura de *Vespoidea* solitários. Desta maneira, eu obtive cinco amostras de *Malaise* em cada cota altitudinal, no primeiro período de coleta, e sete no segundo, totalizando 72 amostras. Já com as armadilhas de Möericke, eu obtive 12 amostras por cota em cada um dos períodos de coleta, totalizando 144 amostras, sendo que cada uma delas derivou do oferecimento de cinco pratos com 22 mm de diâmetro, dispostos linearmente ao longo dos transectos, com distância de 10cm entre eles. (Figura 3.3).

Com o objetivo de amenizar o efeito de pseudoreplicação temporal (Hulbert, 1984, 2004) as duas técnicas foram utilizadas nos dois anos e aplicadas em dois transectos de modo que abrangessem pelo menos duas cotas altitudinais concomitantemente. Um dos transectos equivale à trilha do Corisco (linha de base), que foi utilizada por muito tempo pelos moradores mais antigos para irem da Vila da Picinguaba até a cidade de Parati antes da construção da rodovia Rio-Santos (BR-). Neste transecto apliquei as duas técnicas de coleta em quatro das seis cotas altitudinais adotadas. Nas cotas de 800 e 1000 metros de altitude, localizadas no morro do Cuzcuzeiro, utilizei a trilha que leva ao pico do morro.

Figura 3.2: Variação pluviométrica (mm) e da temperatura (°C) durante e entre os períodos de coleta para o município de Ubatuba. Fonte: Instituto Agrônômico (IAC), localizado a 8 metros de altitude no município de Ubatuba. Dados disponíveis em: <http://www.ciiagro.sp.gov.br>.

Figura 3: Imagem fotográfica mostrando um ponto amostral de armadilhas de Möericke montado na trilha utilizada como linha de base para a aplicação do protocolo de coleta.

O segundo transecto foi estabelecido paralelamente à linha de base, sendo diferente para as duas técnicas de coleta. Para a montagem das armadilhas de Malaise, utilizei um transecto distanciado 100 metros da linha de base e para as de Möericke, adotei um transecto distante 50 metros dela. No primeiro ano, utilizei três armadilhas de Malaise na trilha e três num transecto à direita, dentro do bosque. Entretanto, uma delas foi descartada para as seis faixas, pois numa das cotas a armadilha foi danificada durante o período em que esteve montada. No mesmo ano, utilizei seis pontos amostrais de pratos amarelos na trilha e seis num transecto à direita. No segundo ano, utilizei o mesmo desenho só que considerando um transecto à esquerda da linha de base. Como eu tive que descartar uma amostra de Malaise do primeiro ano, nesse segundo eu coletei uma amostra a mais de Malaise num transecto à direita, equivalente aquele utilizado no ano anterior, em todas as faixas altitudinais adotadas. Em todos os transectos, eu montei as armadilhas de Malaise 100 metros de distância uma da outra e as de Möericke a 50 metros, ficando cada uma delas armada por três dias completos e consecutivos.

Todo o material coletado foi acondicionado em frascos de plástico com álcool 70% e transportado até o laboratório de Hymenoptera do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) para ser processado.

3.4. Trabalho laboratorial

O material coletado foi totalmente processado no laboratório de Hymenoptera do MZUSP. Inicialmente, triei o material separando os Hymenoptera em famílias ou em superfamílias, os outros insetos em ordem, e os demais animais em grupos maiores.

Após ter separado os Hymenoptera, montei os espécimes de Vespoidea solitários em alfinetes entomológicos e em seguida os rotulei e os identifiquei, quando possível, em espécie, quando não, em morfoespécie. Para identificar os gêneros e as espécies, eu utilizei chaves dicotômicas atualizadas e os exemplares identificados da coleção do MZUSP.

A maior dificuldade que eu tive com relação à identificação dos exemplares foi com os Mutillidae. Devido ao grande dimorfismo existente entre os sexos, é praticamente impossível relacionar seguramente machos e fêmeas apenas a partir de caracteres morfológicos. Além disto, a coleção do MZUSP, apesar de possuir boa representatividade da fauna de Mutillidae, não conta com muitas espécies com os sexos associados, uma vez que a coleção é formada basicamente por fêmeas. Por esses motivos decidi utilizar a fauna de mutílídeos amostrada somente com as armadilhas de Möericke, que coletam apenas fêmeas da família. Quando foi possível associar os machos coletados com as armadilhas de Malaise, eu o fiz utilizando a coleção como referência.

Após a identificação dos espécimes, eu os quantifiquei, tabulando a ocorrência dos indivíduos de acordo com as análises utilizadas nos capítulos 2 e 3. Os Mutillidae que eu não consegui identificar, não inclui nas tabulações. Todos os exemplares coletados foram depositados na coleção do MZUSP.

3.5. Análises dos dados

Para as análises estatísticas da diversidade de espécies e da variação da composição faunística ao longo do gradiente altitudinal adotado, construí matrizes de abundância com valores absolutos, utilizadas nas análises quantitativas, e matrizes binárias com registros de ocorrências para análises qualitativas. Tanto as matrizes de abundância como as de ocorrência relacionam as espécies nas colunas e as amostras nas linhas (Anexo 1).

As matrizes que montei para o estudo da diversidade de espécies de Vespoidea solitários ao longo do gradiente em questão consistem em 72 unidades amostrais, 12 de cada cota altitudinal adotada. Cada unidade amostral consiste em uma amostra de Malaise e duas de Möericke (pratos amarelos), que agrupei aleatoriamente. Para aleatorizar as amostras que compuseram tais unidades, utilizei a função *sample* da biblioteca básica do programa computacional R.

Diversidade e distinção taxonômica

Para o estudo da diversidade taxonômica, considerando níveis superiores da classificação hierárquica, utilizei a metodologia de análise proposta por Clarke e Warwick (1998, 2001), que consiste da aplicação dos índices criados por Warwick e Clarke (1995) e de simulações randômicas de reamostragens de indivíduos. Dos índices propostos por Warwick e Clarke (1995), um deles, o Δ , representa a diversidade taxonômica da comunidade, incluindo o nível específico da classificação e pode ser descrito como uma generalização do índice de Shannon (H') que incorpora um elemento

de relação taxonômica (Warwick & Clarke, 1995; Clarke & Warnick, 1998). O outro índice, representado por Δ^* , indica o grau de variação taxonômica sem considerar o nível espécie e, através das simulações de reamostragem, fornece o grau de distinção taxonômica da assembléia, pois as estatísticas obtidas com estas simulações permitem afirmar se a estrutura da comunidade observada é estabelecida ao acaso ou não. Os dois índices consideram a abundância relativa das espécies e, por isto, carregam tanto informações ecológicas recentes quanto histórico-evolutivas.

Já para estudar o comportamento da diversidade de espécies solitárias de Vespoidea ao longo do gradiente altitudinal, ao longo do Morro do Cuzcuzeiro, adotei a riqueza estimada por rarefação, a equabilidade de Pielou (J de Pielou) e os índices de Shannon (H') e de Simpson (D) como parâmetros da diversidade. Para isto, utilizei as funções *rarefy* e *diversity* do pacote estatístico *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007) do programa computacional R (<http://www.r-project.org/>), obtendo estimativas para cada unidade amostral de cada cota altitudinal adotada.

A riqueza de espécies é uma medida extremamente útil como parâmetro de diversidade, entretanto é bastante influenciada pelo número de indivíduos coletados e pelo esforço amostral (Fisher *et al.*, 1943). Por estes motivos emprega-se a técnica de rarefação, que consiste de reamostragens aleatórias de um número fixo de indivíduos ou amostras para estimar a riqueza sem a influência destes dois fatores (Heck *et al.*, 1975; Margurran, 1988; Gotelli & Graves, 1996; Legendre & Legendre, 1998). Como a aplicação do protocolo de coleta foi padronizada para as seis cotas altitudinais, apliquei a técnica de rarefação padronizando o número de indivíduos para cada unidade amostral. Para

isso utilizei a média de indivíduos coletados por unidade ao longo do gradiente. Assim, a riqueza de Vespoidea foi estimada com base em 11 indivíduos por unidade amostral, a de Pompilidae com base em três indivíduos e a de Tiphidae com base em sete.

Além de estimar a riqueza de espécies por unidade amostral, estimei a riqueza total de cada cota altitudinal e de todo o gradiente. Para isto, utilizei a função *specaccum*, do pacote Vegan, gerando 3.000 aleatorizações com a técnica Jackknife de 1ª ordem, a mais indicada para estimativas de riqueza (Bunge & Fitzpatrick, 1993). Com estas estimativas, construí curvas de acumulação de espécies, que além de apontarem a riqueza de cada cota e do gradiente, indicam a eficiência do protocolo de coleta (Cowell & Coddington, 1994).

O índice de Shannon, um dos mais utilizados, baseia-se na teoria da informação, representando uma medida de heterogeneidade do ambiente, pois considera a abundância relativa das espécies. Ele é calculado a partir da equação (MacArthur, 1965; Peet, 1974; Magurran, 1988; Legendre & Legendre, 1998):

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

De acordo com Legendre & Legendre (1998), H' é igual a zero quando a unidade amostral contém apenas uma espécie. O seu valor aumenta com o número de espécies, sendo máximo quando os indivíduos são igualmente distribuídos entre elas. Assim, valores baixos de H' indicam a presença de espécies dominantes.

O índice de equabilidade de Pielou (J), com base em H' , consiste da razão da diversidade medida com o valor máximo do índice (Pielou, 1966; Legendre & Legendre, 1998). O uso do índice de Shannon como base de cálculo da equabilidade se justifica

pelo fato do índice assumir que as populações são infinitamente grandes, podendo ser calculada através da fórmula (Pielou, 1966):

$$J = H' / \log S,$$

onde S é igual à riqueza de espécie.

O índice de Simpson (D) consiste da probabilidade de dois indivíduos amostrados aleatoriamente pertencerem a uma mesma espécie, expressando-se como um coeficiente de dominância e sendo calculado pela seguinte fórmula (Legendre & Legendre, 1998):

$$D = \sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1) / n(n - 1),$$

onde n é o número de indivíduos da espécie i e q é igual ao número de espécies.

Considerando que os valores de D são muito sensíveis ao tamanho amostral, adota-se no seu lugar o coeficiente $1-D$ (Legendre & Legendre, 1998). A utilização deste índice complementa a informação fornecida pelo índice de Shannon (Martins & Santos, 1999), pois cada um deles é calculado de maneira diferente, embora utilizem informação de mesma natureza (Magurran, 1988; Gotelli & Graves, 1996). Foi por este motivo que adotei um índice de diversidade que expressa a heterogeneidade do ambiente (H'), um que expressa o grau de dominância das espécies ($1-D$) e um que expressa o grau de uniformidade (J). A partir das estimativas obtidas com estes índices, construí gráficos de distribuição, utilizando a função *scatterplot* do pacote *car* da biblioteca básica do programa R. Estes gráficos mostram a variação de tais estimativas ao longo do gradiente altitudinal adotado, fornecendo a informação necessária para se acessar o comportamento da diversidade das assembléias.

Como uma das críticas feitas à utilização desses índices de diversidade é quanto à falta de uma base probabilística (Gotelli & Graves, 1996), apliquei a técnica de *bootstrap* com o objetivo de obter tal base. A partir desta técnica é possível calcular o intervalo de confiança para os valores empíricos (Manly, 1997). Desta maneira, utilizei as funções *boot* e *boot.ci*, da biblioteca básica do programa R, para obter o intervalo de confiança de 95% para as estimativas de diversidade de Vespoidea solitários, de Pompilidae e de Tiphidae, em cada cota altitudinal que adotei ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba da Serra do Mar.

Teste de padrões

Para verificar se o comportamento da diversidade segue algum padrão de diversidade ao longo do gradiente, submeti as estimativas de diversidade a modelos regressivos lineares, quadráticos e cúbicos, utilizando as estimativas como variáveis respostas e a altitude como variável explicativa. Nos casos em que houve mais de um modelo explicando a distribuição das estimativas avaliada, utilizei a ANOVA para verificar as diferenças existentes entre eles. Além disso, submeti os modelos que explicaram o comportamento das estimativas de diversidade ao teste de Monte Carlo, com 3.000 aleatorizações, utilizando a função *PermTest* do pacote *pgirmess* (Giraudoux, 2008) do programa R. Este teste indica a probabilidade do modelo ser determinado estocasticamente (Manly, 1997).

Para verificar as possíveis causas do padrão observado, apliquei as análises de “mid-domain”, utilizando as amplitudes de ocorrência das espécies que foram

registradas em duas ou mais cotas altitudinais e os pontos médios das amplitudes, como proposto por Cowell e Lee (2000). Para a geração de modelos nulos a partir dos dados de amplitude, utilizei o programa *Mid-Domain Null* escrito, como macro em Visual Basic para o Excel da Microsoft Office por Christy M. McCain (<http://spot.colorado.edu/~mccainc/MidDomainNull.htm>). Este programa consiste em simulações aleatórias geradas pelo método de Monte Carlo de curvas de riqueza de espécies calculadas com base nas amplitudes de ocorrência das espécies. Desta maneira, submeti os valores de amplitude de ocorrência, que calculei para cada assembléia estudada a 50.000 simulações, submetendo os valores de riqueza preditos para cada cota altitudinal adotada a testes de regressão com os valores empíricos de riqueza.

Organização estrutural da assembléia

Para compreender a organização espacial da assembléia de Vespoidea solitários ao longo do gradiente altitudinal adotado, estudei a variação da composição faunística utilizando técnicas de análises de dissimilaridade. Para tanto, calculei as dissimilaridades faunísticas das amostras e das cotas altitudinais com coeficiente de Bray-Curtis aplicado aos valores de registros, e o índice de Morisita-Horn aplicado aos dados de abundância. Ambos foram calculados com a função *vegdist* do pacote Vegan (Oksanen *et al.*, 2007) para o programa R.

O índice de Bray-Curtis é aplicado a dados semimétricos (Legendre & Legendre, 1998; Oksanen *et al.*, 2007), como os que caracterizam a matriz de ocorrência das espécies solitárias de Vespoidea ao longo do gradiente altitudinal adotado. Já o coeficiente de Morisita-Horn é aplicado a dados métricos, como os que expressam quantidades, sendo

um dos mais indicados no cálculo de distâncias com base em valores de abundância de espécies (Magurran, 1988; Oksanen *et al.*, 2007).

Além desses índices, utilizei a Análise de Correspondência “Destendenciada” (DCA – Detrend Correspondence Analysis) que é uma das mais indicadas para estudos de comunidades ao longo de gradientes, já que não apresenta as distorções matemáticas (efeito arco) que as outras técnicas de ordenação apresentam para dados de abundância e ocorrência de espécies (Pielou, 1984; Digby & Kempton, 1987; Legendre & Legendre, 1998). Esta análise utiliza a distância X^2 (qui-quadrado) para quantificar as relações entre as unidades de uma matriz com dados de ocorrência ou de abundância, ordenando-as em eixos correspondentes ao gradiente envolvido. Estes eixos são, então, divididos em segmentos menores para a reordenação dos valores do primeiro eixo, feita em relação às médias dos pontos dos segmentos do segundo eixo, que no caso devem ser iguais. A reordenação elimina distorções inerentes a outras análises de ordenação quando trata dados de contagem, como a abundância de indivíduos (Pielou, 1984; Legendre & Legendre, 1998).

Apliquei a DCA tanto aos dados quantitativos (abundância relativa), desconsiderando as espécies que ocorreram apenas numa amostra e apenas numa cota altitudinal, quanto para os respectivos conjuntos de dados, pois elas influenciam bastante os resultados de forma indesejada (Oksanen, 2008). Para sua aplicação, utilizei a função *decorana* do pacote *vegan* do programa R (Oksanen *et al.*, 2007), adotando o número recomendado de segmentos, no caso 26 (Legendre & Legendre, 1998). Após obter os escores das amostras e das espécies, de cada eixo, calculei a correspondência

que cada eixo tem na explicação da distribuição espacial das espécies e das amostras ao longo do gradiente estudado. Para isso, construí, com a função *decsotand* do pacote *vegan*, uma matriz com dados de abundância padronizados por X^2 , a partir da matriz de abundância utilizada nos cálculos dos autovalores da DCA. Com essa matriz padronizada, calculei as distâncias euclidianas entre as amostras, correlacionando-a a uma matriz de distâncias euclidianas entre as amostras, considerando os escores das amostras de cada eixo. Para a correlação utilize a função *cor* da biblioteca básica do programa R, adotando o coeficiente de Pearson.

Com o objetivo de verificar se a composição faunística varia ao longo do gradiente altitudinal adotado, apliquei o teste de Mantel aos dados de dissimilaridades faunísticas obtidos a partir dos coeficientes de Bray-Curtis e Morisita-Horn, considerando a distância espacial e altitudinal entre as cotas adotadas. Além disso, submeti os autovalores do primeiro eixo das DCAs à regressões lineares, considerando os valores de altitude, tomados para cada unidade amostral e a cota altitudinal.

O teste de Mantel consiste basicamente da correlação entre matrizes simétricas de distâncias e/ou de similaridades (Legendre & Legendre, 1988). Sendo assim, calculei matrizes de distâncias euclidianas, também através da função *vegdist*, considerando numa matriz os valores de altitude tomados para cada amostra, em outra a média destes valores para cada cota altitudinal e numa outra a distância espacial entre cada cota, que no caso foi calculada a partir das coordenadas geográficas, coletadas em campo, com a ferramenta fornecida pelo endereço eletrônico:

<http://paginas.terra.com.br/educacao/Astronomia/distancia.html>. Para aplicar o teste às matrizes simétricas de distâncias euclidianas e de dissimilaridade faunística, utilizei a função *mantel* do pacote *vegan*, considerando o coeficiente de correlação de Pearson (Oksanen *et al.*, 2007).

4. Resultados

A aplicação do protocolo de coleta resultou na captura de 817 indivíduos representando 76 espécies solitárias de seis das nove famílias reconhecidas de insetos Hymenoptera Vespoidea. A figura 4.1 mostra a variação da riqueza de espécies e da abundância relativa das famílias de Vespoidea solitários amostrados ao longo do gradiente altitudinal estudado. As análises sobre a eficiência do protocolo de coleta são ilustradas nas figuras 4.2, 4.3, 4.4 e 4.5. Além de representar a eficiência do protocolo estas figuras fornecem as estimativas de riqueza calculadas para todo o gradiente e para cada cota altitudinal.

Das 76 espécies, cinco delas foram identificadas como morfo-espécies, pois não foi possível assegurar a que gênero pertencem. As demais eu separei em 46 gêneros, sendo que o mais rico foi *Ageniella* (Pompilidae), com nove espécies, seguido de *Tiphia* (Tiphidae) com sete e de *Notocyphus* (Pompilidae) com cinco. As famílias mais ricas foram Pompilidae com 44 espécies ao longo do gradiente e Tiphidae com 17.

Figura 4.1: a) Comportamento da riqueza de espécies solitárias das famílias de Vespoidea ao longo gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. b) Relação da abundância relativa das famílias de Vespoidea com este gradiente.

Figura 4.2: Curvas de acumulação de espécies solitárias de Vespoidea geradas para cada uma das cotas altitudinais adotadas ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Figura 4.3: Curvas de acumulação de espécies de Pompilidae geradas para cada uma das cotas altitudinais adotadas ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Figura 4.4: Curvas de acumulação de espécies de Tiphidae geradas para cada uma das cotas altitudinais adotadas ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Figura 4.5: Curvas de acumulação de espécies para cada uma das assembléias estudadas ao longo de todo o gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, SP.

Diversidade taxonômica

Os resultados obtidos com as análises de diversidade e distinção taxonômica são apresentados na tabela 4.1.

Tabela 4.1: Valores de diversidade (Δ), distinção (Δ^*) taxonômica da assembléia de Vespoidea solitários e da distinção taxonômica média (Δ^+) entre dois indivíduos escolhidos aleatoriamente em cada uma das cotas altitudinais adotadas no presente estudo (° = probabilidade marginalmente significativa; ● = probabilidade significativa).

cota altitudinal	Δ	Δ^*	Δ^+	$sd\Delta^+$	$z\Delta^+$	$p(> z)$
50 m	80,211	83,485	81,882	2,226	-1,740	0,082 °
200 m	75,041	83,181	83,385	2,582	-0,918	0,359
400 m	74,400	83,779	83,996	2,104	-0,836	0,403
600 m	75,456	83,193	80,911	2,358	-2,054	0,040●
800 m	68,677	75,654	86,553	2,104	0,380	0,704
1000 m	63,203	78,160	82,792	2,942	-1,007	0,314

As distribuições dos valores obtidos com as estimativas de diversidade de espécies ao longo do gradiente altitudinal estudado são apresentadas nas figuras 4.6, 4.7 e 4.8. A tabela 4.2 mostra o intervalo de confiança para os valores de diversidade de Vespoidea solitários em cada cota altitudinal que adotei. Já as tabelas 4.3 e 4.4 apresentam os intervalos de confiança de 95% para os valores de diversidade de Pompilidae e Tiphiidae, respectivamente.

Figura 4.6. Distribuição dos valores de diversidade estimados para cada uma das amostras em relação à altitude em que foram obtidas no gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. A linha representa o comportamento dos valores médios ao longo do gradiente.

Tabela 4.2: Intervalos de confiança, calculados com probabilidade de 95%, para os valores de diversidade de Vespoidea solitários em cada cota altitudinal que adotei ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

	Riqueza estimada (rarefação)	Equabilidade (J)	Índice de Shannon (H')	Índice de Simpson (1-D)
50 m	2,508 – 5,425	0,640 – 1,051	0,776 – 1,552	0,545 – 0,824
200 m	4,280 – 6,365	0,863 – 0,950	1,310 – 1,765	0,678 – 0,794
400 m	3,445 – 5,868	0,687 – 0,967	1,027 – 1,688	0,534 – 0,782
600 m	4,547 – 6,103	0,856 – 0,956	1,412 – 1,823	0,714 – 0,807
800 m	4,529 – 5,755	0,852 – 1,000	1,377 – 1,718	0,681 – 0,789
1000 m	3,752 – 5,344	0,717 – 0,892	1,061 – 1,486	0,541 – 0,729

Figura 4.7: Gráficos mostrando o comportamento da diversidade de Pompilidae ao longo de um gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Tabela 4.3: Relação dos intervalos de confiança, calculados com probabilidade de 95%, para os valores de diversidade de Pompilidae em cada cota altitudinal que adotei ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

	Riqueza estimada (rarefação)	Equabilidade (J)	Índice de Shannon (H')	Índice de Simpson (1-D)
50 m	1,39 – 2,52	0,45 – 0,90	0,47 – 1,17	0,50 – 0,80
200 m	1,54 – 2,43	0,35 – 0,83	0,39 – 1,09	0,24 – 0,59
400 m	1,30 – 2,27	0,34 – 0,81	0,38 – 1,07	0,29 – 0,67
600 m	2,00 – 2,66	0,74 – 1,03	0,77 – 1,24	0,47 – 0,70
800 m	1,38 – 2,59	0,51 – 0,98	0,45 – 1,11	0,48 – 0,78
1000 m	1,67 – 2,54	0,63 – 1,05	0,57 – 1,01	0,45 – 0,70

Figura 4.8: Gráficos mostrando o comportamento da diversidade de Tiphidae ao longo de um gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Tabela 4.4: Relação dos intervalos de confiança, calculados com probabilidade de 95%, para os valores de diversidade de Tiphidae em cada cota altitudinal que adotei ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

	Riqueza estimada (rarefação)	Equabilidade (J)	Índice de Shannon (H')	Índice de Simpson (1-D)
50 m	0,18 - 1,75	0,03 - 0,47	0,04 - 0,62	0,65 - 0,99
200 m	2,22 - 2,92	0,48 - 0,72	0,76 - 1,04	0,48 - 0,61
400 m	1,67 - 2,75	0,25 - 0,59	0,48 - 0,98	0,36 - 0,65
600 m	1,89 - 2,92	0,26 - 0,65	0,50 - 1,17	0,30 - 0,61
800 m	2,12 - 3,24	0,38 - 0,75	0,69 - 1,19	0,40 - 0,66
1000 m	1,73 - 2,44	0,21 - 0,49	0,47 - 0,87	0,28 - 0,52

Testes de padrões

De acordo com as análises de regressão, apenas o comportamento da diversidade de Tiphidae foi explicado pelos modelos aplicados. A tabela 4.5 apresenta os valores fornecidos pelos modelos que explicaram a variação da diversidade de Tiphidae ao longo do gradiente estudado e a tabela 4.6 relaciona os resultados das análises de variância aplicados a estes modelos. Os modelos que explicaram melhor o comportamento da diversidade de Tiphidae ao longo do gradiente altitudinal estudado são apresentados nas figuras 4.9, 4.10 e 4.11.

As relações entre as amplitudes de ocorrências das espécies e o ponto médio das amplitudes, que no caso foram utilizadas nas análises de “Mid-domain”, são apresentadas na figura 4.12.

Na figura 4.13, eu apresento os resultados do teste de “Mid-domain” e na figura 4.14, eu relaciono a riqueza de espécies com as amplitudes de ocorrência registradas. Esta última figura considera todas as espécies registradas e apresenta os possíveis grupos de espécies formados ao longo do gradiente.

Tabela 4.5: Valores fornecidos pelos modelos que explicaram a diversidade de Tiphidae ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil (MC=teste de Monte Carlo).

Estimativa	modelo	r^2_{ajustado}	F	P	gl	MC
Riqueza estimada por rarefação	linear	0,0404	3,987	0,0497	70	0,0547
	quadrático	0,1318	6,389	0,0028	69	0,003
	cúbico	0,1307	4,559	0,0057	68	0,3333
Shannon	quadrático	0,0755	3,898	0,025	69	0,021
	cúbico	0,066	2,672	0,05427	68	0,5777
Simpson	linear	0,1261	11,25	0,0013	70	0,0013
	quadrático	0,1426	6,905	0,0018	69	0,136

Tabela 4.6: Resultados obtidos a partir das análises de variâncias (ANOVA) aplicadas aos modelos matemáticos que explicaram a diversidade de Tiphidae ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. (* representa diferenças significativas entre os modelos)

	modelos comparados	SS	F	p(F)	gl
Rarefação	linear x quadrático	8,917	8,3721	0,0051*	1
	quadrático x cúbico	0,975	0,9143	0,3424	1
Shannon	quadrático x cúbico	0,0656	0,2976	0,5872	1
Simpson	linear x quadrático	0,1497	2,3451	0,1302	1

Figura 4.9: Representação do modelo que melhor explica o comportamento da riqueza de Tiphidae estimada por rarefação, ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil ($r^2_{\text{ajustado}} = 0,1318$; $p < 0,0028$).

Figura 4.10: Representação do modelo que melhor explica a variação da estimativa de diversidade de Tiphiiidae, estimada pelo índice de Shannon, ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil ($r^2_{\text{ajustado}} = 0,0755$; $p = 0,025$).

Figura 4.11: Representação do modelo que melhor explica a variação da estimativa de diversidade de Tiphiiidae, estimada pelo índice de Simpson, ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil ($r^2_{\text{ajustado}} = 0,1261$; $p = 0,0013$).

Figura 4.12: Relação dos pontos médios com a amplitude de ocorrência das espécies ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil (nº de espécies de Vespoidea = 42; nº de espécies de Pompilidae = 25; nº de espécies de Tiphidae = 14).

Figura 4.13: Riqueza medida (linha contínua) predita pelo modelo nulo gerado para o teste de “mid-domain” para o gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. A riqueza predita pelo modelo nulo é representada pelas linhas tracejadas que indicam o intervalo de confiança do modelo. (Vespoidea: n° de espécies = 42; $r^2_{ajustado} = 0,4692$; $p = 0,0804$; $gl = 4$; Pompilidae: n° de espécies = 25; $r^2_{ajustado} = 0,0865$; $p = 0,2915$; $gl = 4$; Tiphidae: n° de espécies = 14; $r^2_{ajustado} = 0,7036$; $p = 0,00230$; $gl = 4$).

Figura 4.14: Número de espécies de vespas coletados nas amplitudes de ocorrências observadas para o gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Organização estrutural

Os resultados que obtive com as análises de similaridades, que indicam como a assembléia é organizada ao longo do gradiente altitudinal estudado, são apresentados na tabela 4.7 e na figura 4.15. Na tabela 4.8, eu apresento os resultados dos testes de Mantel e na figura 4.16, a relação dos valores do primeiro eixo das DCA com o gradiente altitudinal adotado.

Tabela 4.7. Matrizes simétricas com valores de distâncias obtidos através dos índices de Morisita-Horn na diagonal superior, que foram aplicados a uma matriz com dados de abundância, e de Bray-Curtis na diagonal inferior, aplicados a uma matriz de registro de espécies solitárias de Vespoidea ao longo do gradiente altitudinal estudado no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil.(* metros acima do nível do mar).

cota altitudinal*	50	200	400	600	800	1000
50	-	0,37037	0,51515	0,72222	0,72972	0,70967
200	0,2273	-	0,45454	0,62857	0,63889	0,76470
400	0,3469	0,2941	-	0,48571	0,45714	0,61764
600	0,5652	0,4583	0,3207	-	0,40625	0,58064
800	0,5745	0,4694	0,2962	0,2549	-	0,50000
1000	0,5500	0,6190	0,4468	0,4091	0,3333	-

Figura 4.15: Projeção dos escores entre os dois primeiros eixos da análise de DCA, considerando a abundância relativa das espécies solitárias de Vespoidea ao longo do Morro do Cuzcuzeiro no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Tabela 4.8. Resultados dos testes de Mantel aplicados à assembléia de Vespoidea solitários amostrados ao longo do gradiente altitudinal estudado no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. Mantel 1 = valores obtidos a partir da correlação entre as matrizes simétricas de distâncias euclidianas altitudinais e de dissimilaridade faunística entre as amostras ao longo do gradiente; Mantel 2 = valores obtidos a partir da correlação entre as matrizes de distâncias euclidianas altitudinais e de dissimilaridades faunísticas entre as cotas altitudinais; Mantel 3 = valores obtidos a partir da correlação entre as matrizes de distâncias euclidianas “métricas” e de dissimilaridade faunística das seis cotas altitudinais (p significativo $\leq 0,05$; r = fator de correlação de Pearson).

	Bray-Curtis		Morisita-Horn	
	R	P	R	P
Mantel 1	0,378	0,00003	0,3195	0,00033
Mantel 2	0,8897	0,0016	0,6897	0,01533
Mantel 3	0,8058	0,00016	0,3762	0,09067

Figura 4.16: Relação dos valores do primeiro eixo da DCA com a variação altitudinal do Morro do Cuzcuzeiro no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil ($r^2_{\text{ajustado}} = 0,7228$; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$; AVAdca = autovalores do 1º eixo da DCA).

5. Discussão

Os dados brutos sobre a riqueza e a abundância de cada família de Vespoidea solitários, ilustrados na figura 4.1, indicam que Tiphidae e Pompilidae representam os principais componentes da fauna de Vespoidea solitários ao longo do gradiente altitudinal estudado. De acordo com as curvas de acumulação de espécies, apresentadas nas figuras 4.2, 4.3 e 4.4, o protocolo de coleta foi bastante eficiente na amostragem da assembléia de Tiphidae, pois foi a única família que apresentou curvas com tendência à estabilização para as cotas altitudinais adotadas. A figura 4.5 confirma a eficiência do protocolo de coleta sobre a fauna de Tiphidae, uma vez que a riqueza observada foi igual à estimada para o gradiente todo.

Diversidade taxonômica

Através da análise dos gráficos de distribuição dos valores de diversidade estimados para as faunas de Vespoidea solitários, de Pompilidae e Tiphidae, apresentados respectivamente nas figuras 4.6, 4.7 e 4.8, nota-se que o comportamento da diversidade de espécies destes grupos é aparentemente similar. Entretanto, de acordo com os modelos aplicados às estimativas de diversidade, apenas a variação apresentada pela fauna de Tiphidae foi explicada pelo modelo de análise adotado.

De acordo com as tabelas 4.5 e 4.6, o comportamento foi melhor explicado pelo modelo quadrático, indicando que as altitudes intermediárias apresentam um número maior de espécies. Este padrão de riqueza tem sido observado em diversos gradientes e para diversos grupos taxonômicos de plantas (Kessler, 2001a,b; Grytnes, 2003; Grau *et*

al., 2007; Wang *et al.*, 2007) e animais (McCoy, 1990; Olson, 1994; Samson *et al.*, 1997; Fisher, 1998; McCain, 2004; Escobar *et al.*, 2005), tanto que é considerado o padrão mais comum de riqueza neste tipo de gradiente (Rahbek, 1995, 2005; Grytnes & McCain, 2007).

O número de espécies que podem coexistir depende do nível da heterogeneidade espacial (Tilman, 1982) que, por sua vez, é determinado pela combinação dos fatores abióticos e bióticos que regem a dinâmica do ambiente em que estas espécies ocorrem (Kolasa & Rollo, 1991). Quando se analisa o comportamento da diversidade de Shannon, percebe-se que ela também foi maior nas altitudes intermediárias, indicando que nesta região do gradiente a heterogeneidade da assembléia é maior. Tilman (1982) discute as relações existentes entre a riqueza de recursos e a diversidade de espécies representada pelo índice de Shannon, sugerindo que picos de diversidade ocorrem quando determinadas áreas apresentam taxa média de disponibilidade de recursos aproximadamente igual à média da taxa de alocação destes recursos pelas espécies que compõem a comunidade.

Os desvios nesta relação determinam quais espécies serão dominantes numa comunidade (Tilman, 1982). Estes desvios podem ser determinados através da análise dos gráficos que mostram os comportamentos da diversidade de Simpson e da equabilidade de Pielou (Figura 4.8). A variação da diversidade de Simpson ao longo do gradiente apresentou relação significativa com o gradiente (Figura 4.11), indicando que o decréscimo da diversidade de Shannon em direção à extremidade baixa do gradiente é possivelmente determinado pelo aumento da riqueza de recursos, que ocasiona

aumento de espécies co-dominantes. Já, o decréscimo em direção à outra extremidade se dá pela diminuição dos tipos de recursos que estruturam um ecossistema (Tilman, 1982), o que é esperado, já que a variação da área, como a que acontece ao longo de morros, apresenta relação positiva com a riqueza de recursos.

De acordo com os índices de diversidade e distinção taxonômica, a assembléia de Vespoidea solitários apresentou maior diversidade nas cotas mais baixas do gradiente e estrutura significativamente distinta na cota dos 600 metros de altitude. Contudo, quando se avalia o comportamento da probabilidade da distinção taxonômica observada para cada cota (tabela 4.1), nota-se que ela diminui em direção as extremidades do gradiente, chegando a ser marginalmente significativa na cota dos 50 metros. Considerando estes resultados e os grupos observados nos gráficos da figura 4.14, é possível que a assembléia de Vespoidea esteja estruturada em três grupos distintos, um em cada uma das extremidades do gradiente e um terceiro no meio dele. De acordo com Ricklefs (2007), as diferenças de diversidade entre clados refletem a capacidade de uma região em suportar espécies.

Efeito de “mid-domain”

Os resultados obtidos a partir das análises de “mid-domain” sugerem que a riqueza de espécies de Tiphidae não é influenciada pelos fatores climáticos. No entanto, indicam uma pequena influência de processos históricos na determinação do padrão observado ($r^2_{\text{ajustado}} = 0,7036$). Estes processos, no caso, devem ser interpretados como

processos neutros, uma vez que todas as outras condições colocadas por Rangel e Diniz-Filho (2005a, 2005b) estão presentes no conjunto de dados que utilizei.

O padrão de riqueza de espécies solitárias de Vespoidea não foi explicado por nenhum modelo regressivo utilizado, mas os resultados de “Mid-domain” sugerem que o comportamento da riqueza ao longo do gradiente altitudinal adotado segue o mesmo padrão observado para a assembléia de Tiphiidae, pois a probabilidade determinada pelo teste de “Mid-domain” foi marginalmente significativa. O mesmo padrão deve ser apresentado pela assembléia de Pompilidae, já que ela apresentou certa tendência a este padrão, veja as figuras 4.12 e 4.13, e o protocolo não foi muito eficiente na amostragem da fauna deste grupo.

Organização estrutural

Através da tabela 4.7 e da figura 4.15 nota-se que a variação da composição faunística da assembléia de Vespoidea solitários ao longo do gradiente altitudinal adotado ocorre gradativamente e de maneira significativa, de acordo com a tabela 4.8 e a figura 4.16. Esta organização da assembléia é representada pelo conceito de *continuum*, o qual considera as posições relativas das espécies ao longo do gradiente que, no caso, representam as relações intraespecíficas da assembléia de Vespoidea solitários e a variação de sua composição ao longo do gradiente (Austin, 1985; Begon *et al.*, 1996; Ricklefs & Miller, 1999, Gaston *et al.*, 2008). De acordo com Goldberg e Lande (2007), a variação contínua da composição faunística pode apresentar-se como um resultado da adaptação das espécies às variações climáticas de um determinado domínio geográfico.

Os valores de dissimilaridade calculados com o índice de Bray-Curtis indicam que as extremidades compartilham menos que 50% das espécies. Assim, os fatores climáticos não determinam o padrão de riqueza, mas podem influenciar a distribuição das espécies, estabelecendo, juntamente com os fatores históricos, ecológicos e evolutivos, os limites de ocorrência e o *optimum* das espécies ao longo de sua extensão de ocorrência (Gaston, 2003; Goldberg & Lande, 2007).

6. Conclusões

De acordo com os resultados, pude concluir que o padrão de diversidade de Tiphidae ao longo do gradiente altitudinal formado pelo Morro do Cuzcuzeiro apresenta um pico de riqueza e heterogeneidade na cota dos 600 metros de altitude, indicando que a estrutura da assembléia da família é mais complexa nesta região do gradiente. Quanto ao padrão de riqueza de espécies de Tiphidae, constatei que ele não é determinado por fatores climáticos.

Com relação à assembléia de Vespoidea solitários pude concluir que ela está organizada num *continuum* ao longo do gradiente e que apresenta estrutura taxonômica distinta na cota do 600 metros.

7. Referências Bibliográficas

- Ab'Saber, A. 2003. **Os Domínios de Natureza no Brasil**: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial. 159p.
- Almeida, F. F. M.; Carneiro, C. D. R. 1998. A Origem e Evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, 28 (2): 135-150.
- Almeida-Neto, M.; Machado, G.; Pinto-da-Rocha, R.; Giaretta, A. A. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? **Journal of Biogeography**, 33: 361-375.
- Arita, H. T. 2005. Range size in mid-domain models of species diversity. **Journal of Theoretical Biology**, 232: 119-126.
- Austin, M. P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 16: 39-61.
- Begon, M.; Harper, J. L.; Townsend, C. R. 1996. **Ecology**: individuals, populations and communities. 3 ed. Oxford: Blackwell Science. 1068p.
- Brothers, D. J. 1995. The vespoid families (except vespids and ants). In: Hanson, P. E.; Gauld, I. D. (Eds) **The Hymenoptera of Costa Rica**. Oxford: Oxford University Press. p504-560.

- _____. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta**, 28 (1-2): 233-249.
- _____. 2006. Familia Sapygidae. In: Fernández, F.; Sharkey, M. J. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Editora Guadalupe. p595-596.
- Brothers, D. J.; Finnamore, A.T. 1993. Superfamily Vespoidea. In: Goulet, H.; Huber, J. T. **Hymenoptera of the World: an identification guide to families**. Ottawa: Research Branch Agriculture Canada Publication. p.161-278.
- Brown, J. H. 1995. **Macroecology**. Chicago: The University of Chicago Press. 269p.
- Bunge, J.; Fitzpatrick, M. 1993. Estimating the Number of Species: a review. **Journal of the American Statistical Association**, 88 (421): 364-373.
- Carpenter, J. M.; Wheeler, W. C. 1999. Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. **Zoologica Scripta**, 28 (1-2): 251-260.
- Chang, H.K.; Kowsmann, R. O.; Figueiredo, M. F. 1988. New Concepts on the Development of East Brazilian Marginal Basins. **Episodes**, 11 (3): 194-202.
- Clarke, K. R.; Warwick, R. M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. **Journal of Applied Ecology**, 35: 523-531.
- _____. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. **Marine Ecology Progress Series**, 216: 265-278.

- Claridge, M. F. 1987. Insect assemblages – diversity, organization, and evolution. In: Gee, J. H; Giller, P. S. **Organization of communities past and present: the 27th Symposium of the British Ecological Society, Aberystwyth 1986**. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p519-542.
- Colwell, R. K.; Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. **Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)**, 345: 101-118.
- Cowell, R. K.; Lees, D. C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, 15:70-76.
- Cowell, R. K.; Rahbek, C.; Gotelli, N. J. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? **The American Naturalist**, 163: E1-E23.
- Conti, J. B.; Furlan, S. A. 2001. Geologia: o clima, os solos e a biota. In: Ross, J. L. S. (org.). **Geografia do Brasil**. 4 ed. São Paulo: Edusp. p69-207.
- Cox, C. B.; Moore, P. D. 2005. **Biogeography: an ecological and evolutionary approach**. 7 ed. Oxford: Blackwell Publishing. 428p.
- De Oliveira, P. E.; Behling, H.; Ledru, M-P.; Barberi, M.; Bush, M.; Salgado-Labouriau, M. L.; Garcia, M. J.; Medeanic, S.; Barth, O. M.; Barros, M. A.; Scheel-Ybert, R. 2005. Paleovegetação e Paleoclimas do Quaternário do Brasil. In: Souza, C. R. G.; Suguio, K.; Oliveira, A. M. S.; De Oliveira, P. E. **Quaternário do Brasil**. Ribeirão Preto: Holos, Editora. p52-74.

- Dean, W. 1996. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira.** Tradução Cid Knipel Moreira. São Paulo: Companhia das Letras. 484p.
- Digby, P. G. N.; Kempton, R. A. **Multivariate Analysis of Ecological Communities.** London: Chapman and Hall. 206p.
- Escobar, F.; Lobo, J. M.; Halffter, G. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. **Global Ecology and Biogeography**, 14: 327-337.
- Evans, H. E. 1953. Comparative Ethology and the Systematics of Spider Wasps. **Systematic Zoology**, 2(4): 155-172.
- Evans, H. E.; West-Eberhard, M. J. 1970. **The Wasps.** Ann Arbor: University of Michigan Press. 265p.
- Fernández, F. 2000. Avispas Cazadoras de Aranãs (Hymenoptera: Pompilidae) de la Región Neotropical. **Biota Colombiana**, 1 : 3-24.
- Fernández, F. 2006. Família Scoliidae. In: Fernández, F.; Sharkey, M. J. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá: Editora Guadalupe. p557-558.
- Fisher, B. L. 1998. Ant Diversity Patterns Along an Elevational Gradient in the Réserve Spéciale d'Anjanharibe-Sud and on the Western Masoala Peninsula, Madagascar. **Fieldiana Zoology**, 90: 39-67.
- Fisher, R. A.; Corbet, A. S.; Williams, C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. **Journal of Animal Ecology**, 12: 42-58.

- Fortin, M. J.; Keitt, T. H.; Maurer, B. A.; Taper, M. L.; Kaufman, D. M.; Blackburn, T. M. 2005. Species' geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. **Oikos**, 108: 7-17.
- Gaston, K. J. 2003. **The structure and dynamics of geographic ranges**. New York: Oxford University Press. 266p.
- Gaston, K. J.; Chown, S. L.; Evans, K. L. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. **Journal of Biogeography**, 35: 483-500.
- Gaston, K. J.; Williams, P. H. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. In: Gaston, K. J. (ed). **Biodiversity: a biology of numbers and difference**. Oxford: Blackwell Science. 396p.
- Genise, J. F. 1986. Las Bradynobaenidae y algunas modificaciones a la clasificación general de Hymenoptera Aculeata. **Physis**, 44 (106): 39-53.
- Giller, P. S. 1984. **Community Structure and the Niche**. New York: Chapman and Hall. 176p.
- Giller, P.S.; Gee, J. H. R. 1987. The Analysis of Community Organization: the influence of equilibrium, scale and terminology. In: Gee, J. H; Giller, P. S. **Organization of communities past and present: The 27th Symposium of the British Ecological Society, Aberystwyth 1986**. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p519-542.
- Giraudoux, P. 2008. **The pgirmess Package**. Versão 1.3.6. <http://perso.orange.fr/giraudoux/SiteGiraudoux.html>.

- Goldberg, E. E.; Lande, R. 2007. Species' borders and dispersal barriers. **The American Naturalist**, 170(2): 297-304.
- Gotelli, N. J.; Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters**, 4: 379-391.
- Gotelli, N. J.; Graves, G. R. 1996. **Null models in ecology**. Washington: Smithsonian Institution Press. 368p.
- Grau, O.; Grytnes, J. A.; Birks, H. J. B. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. **Journal of Biogeography**, 34: 1907-1915.
- Grytnes, J.A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along altitudinal transects in Norway. **Ecography**, 26: 291-300.
- Grytnes, J.A. & McCain, C.M. 2007. Elevational trends in biodiversity. In: Levin, S (ed.). **Encyclopedia of Biodiversity**. Vol. 2. Amsterdam: Elsevier. p1-8.
- Heck, K. L.; Belle, G.; Simberloff, D. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. **Ecology**, 56: 1459-1461.
- Hirota, M. M.; Ponzoni, F. J. (Coords.). **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica**: período 2000 a 2005. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 157p. Disponível em: <<http://mapas.sosma.org.br>>. Acesso em: 27 jun. 2008.
- Hodkinson, I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. **Biological Review**, 80: 489-513.

- Hueck, K. 1972. **As Florestas da América do Sul**: ecologia, composição e importância econômica. São Paulo: Editora Polígono. 466p.
- Hulbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. **Ecological Monographs**, 54(2): 187-211.
- _____. 2004. On misinterpretations of pseudoreplication and related matters: a reply to Oksanen. **Oikos**, 104 (3): 591-597.
- Huston, M. A. 1994. **Biological Diversity**: the coexistence of species on changing landscapes. New York: Cambridge University Press. 681p.
- IBGE, 1974. **Carta topográfica de Picinguaba**, escala 1:50.000. 1ª edição.
- Kessler, M. 2001a. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. **Biodiversity and Conservation**, 9: 1473-1495.
- Kessler, M. 2001b. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. **Biodiversity and Conservation**, 10: 1897-1921.
- Kimsey, L. S. 1991. Relationships among the tephritid wasp subfamilies (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, 16: 427-438.
- Kimsey, L. S. 1992. Phylogenetic relations among the South American thynnine tephritid wasps (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, 17: 133-144.
- Kimsey, L. S.; Brothers, D. J. 2006. Familia Tephritidae. In: Fernandez, F. and Sharkey, M. J. (Eds.). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Editora Guadalupe. p597-608.

- Kimsey, L. S. and M. S. Wasbauer. 2004. Revision of New World Species of the Cleptoparasitic Pompilid Genus *Irenangelus* Schulz (Hymenoptera: Pompilidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 77:650-668.
- Kolasa, J.; Rollo, C. D. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In: Kolasa, J.; Pickett, S. T. A. **Ecological Studies**: ecological heterogeneity. Vol. 86. New York: Springer-Verlag. p1-23.
- Krombein, K. V. 1978. Biosystematic Studies of Ceylonese Wasps, II: A monograph of the Scoliidae (Hymenoptera: Scoliioidea). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 283: 1-56.
- Lanta, V.; Lepš, J. 2006. Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity-diversity studies: a glasshouse pot experiment. **Acta Oecologica**, 29: 85-96.
- LaSalle, J.; Gauld, I. D. 1993. Hymenoptera: Their Diversity, and Their Impact on the Diversity of the Other Organisms. In:_____. **Hymenoptera and Biodiversity**. New York: CAB International. p1-26.
- Ledru, M. P.; Bertaux, J.; Sifeddine, A.; Suguio, K. 1998. Absence of Last Glacial Maximum Records in Lowland Tropical Forest. **Quaternary Research**, 49: 233-237.
- Legendre, P.; Legendre, L. 1998. **Numerical Ecology**. 2 ed. Amsterdam: Elsevier. 853p.
- Lelej, A. S.; Nemkov, P. G. 1997. Phylogeny, Evolution and Classification of Mutillidae (Hymenoptera). **Far Eastern Entomologist**, 46: 1-24.

- Longino, J.T. 2000. What to do with the data. In: Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L. A.; Schultz, T. (eds). **Ants: standard methods for measuring and monitoring biological diversity**. Washington, Smithsonian Institution. p. 45-79.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. **Biological Review**, 40: 510-533.
- _____. 1972. **Geographical Ecology: patterns in the distribution of species**. New York: Harper & Row. 269p.
- Magurran, A. E. 1988. **Ecological Diversity and Its Measurement**. Princenton: Princenton University Press. 179p.
- Malyshev, S. I. 1968. **Genesis of the Hymenoptera**: and the phases of their evolution. Londres: Methuen & Co. LTD. 319p.
- Manly, B. F. J. 1997. **Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology**. 2^a ed. New Zealand: University of Otago. 330p.
- Martins, F. R.; Santos, F. A. M. 1999. Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. **Revista Holos**, edição especial: 236-267.
- May, R. M. 1981. Patterns in Multi-Species Communities. In: May, R. M.(Ed.). **Theoretical Ecology: principles and applications**. 2 ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p197-227.
- McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients – species richness of small mammals in Costa Rica. **Journal of Biogeography**, 31: 19-31.
- McCoy, E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. **Oikos**, 58: 313-322.

- Melo-Neto, J. E. 1992. Implantação e manejo do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar. In: **Congresso Nacional sobre Essências Nativas 2**. São Paulo, SP. Anais: 886-887.
- Nonveiller, G. 1990. Pars 18: Catalogue of the Mutilidae, Myrmosidae and Bradynobaenidae of the Neotropical region including Mexico (Insecta: Hymenoptera). In: van Achterberg, C. (Ed). **Hymenopterorum Catalogus** (nova editio). Den Haag: SPB Academic Publishing bv. p1-150.
- Noyes, J. S. 1989. A study of five methods of sampling Hymenoptera (Insecta) in a tropical rainforest, with special reference to the Parasitica. **Journal of Natural History**, 23: 285-298.
- Oksanen, J. 2008. **Multivariate Analysis of Ecological Communities in R**: vegan tutorial. 39p. (<http://cc.oulu.fi/opetus/metodi/vegantutor.pdf>).
- Oksanen, J; Kindt, R.; Legendre, P.; O'Hara, B.; Stevens, M. H. H. 2007. **The vegan Package**. Versão 1.8-8. <http://r-forge.r-project.org/projects/vegan/>.
- Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. **Journal of Tropical Ecology**, 10: 129-150.
- Oster, G.; Wilson, E.O. 1978. **Caste and ecology in the social insects**. Princeton: Princeton University Press. 352 p.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 5: 285-307.

- Pianka, E. R. 1981. Competition and Niche Theory. In: May, R. M.(Ed.). **Theoretical Ecology: principles and applications**. 2 ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p197-227.
- Pielou, E. C. 1966. The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections. **Journal of Theoretical Biology**, 13: 131-144.
- _____. 1984. **The Interpretation of Ecological Data: a primer on classification and ordination**. New York: A Wiley-Interscience Publication. 263p.
- Pinto, L. P.; Brito, M. C. W. 2005. Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: uma introdução. In: Galindo-Leal, C.; Câmara, I. G. **Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas**. Tradução de Edma Reis Lamas. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica - Belo Horizonte: Conservação International. 472p.
- Pitts, J. P.; Wasbauer, M. S.; von Dohlen, C. D. 2006. Preliminary morphological analysis of relationships between the spider wasps subfamilies (Hymenoptera: Pompilidae): revisiting an old problem. **Zoologica Scripta**, 35 (1): 63-84.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, 18: 200-205.
- _____. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters**, 8: 224-239.
- Rangel, T. F. L. V. B.; Diniz-Filho, J. A. F. 2005a. Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. **Ecology Letters**, 8: 783-790.

- _____. 2005b. An evolutionary tolerance model explaining spatial patterns in species richness under environmental gradients and geometric constraints. **Ecography**, 28: 253-256.
- Richards, P. W. 1996. **The Tropical Rain Forest: an ecological study**. 2 ed. New York: Cambridge University Press. 575p.
- Ricklefs, R. E. 1996. **A economia da natureza**. 3 ed. Tradução de Cecília Bueno e Pedro P de Lima e Silva. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S. A. 470p.
- _____. 2007. History and diversity: explorations at the intersection of Ecology and Evolution. **The American Naturalist**, 170: S56-S70.
- Ricklefs, R. E.; Miller, G. L. 1999 **Ecology**. 4 ed. New York: W. H. Freeman and Company. 822p.
- Rizzini, C.T. 1976. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos**. V. 1. São Paulo, Hucitec/EDUSP. 327 p.
- Romero, H.; Jaffé, K. 1989. A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera: Formicidae) in Savannas. **Biotropica**, 21: 348-352.
- Ross, J. L. S. 2001. **Geografia do Brasil**. 4 ed. São Paulo: Edusp. 549p.
- Saadi, A.; Bezerra, F. H. R.; Costa, R. D.; Igreja, H. L. S.; Franzinelli, E. 2005. Neotectônica da Plataforma Brasileira. In: Souza, C. R. G.; Suguio, K.; Oliveira, A. M. S.; Oliveira, P. E. (Eds.). **Quaternário do Brasil**. Ribeirão Preto: Holos, Editora. 378p.
- Samson, D. A.; Rickart, E. A.; Gonzales, P. C. 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. **Biotropica**, 29: 349-363.

- São Paulo, 2001. **Atlas das unidades de conservação ambiental do Estado de São Paulo**. São Paulo, Secretaria de Estado do Meio Ambiente. 64p.
- Sarmiento, C. E.; Carpenter, J. M. 2006. Familia Vespidae. In: Fernandez, F. and Sharkey, M. J. (Eds.). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Editora Guadalupe. p539-555.
- Shimizu, A. 1994. Phylogeny and Classification of the Family Pompilidae (Hymenoptera). **Tokyo Metropolitan University Bulletin of Natural History**, 2: 1-142.
- Silva, J. M. C.; Casteleti, C. H. M. 2005. Estudo da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. In: Galindo-Leal, C.; Câmara, I. G. **Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas**. Tradução de Edma Reis Lamas. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica - Belo Horizonte: Conservação International. 472p.
- SMA-Secretaria do Meio Ambiente. 1999. **Conhecer para conservar: as unidades de conservação do Estado de São Paulo**. São Paulo: Terra Virgem e Secretaria do Meio Ambiente. 115 p.
- Southwood, T. R. E. 1987. The concept and nature of the community. In: Gee, J. H; Giller, P. S. **Organization of communities past and present: the 27th Symposium of the British Ecological Society**, Aberystwyth 1986. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p519-542.
- Steneck, R. S. 2001. Functional groups. In: Levin, S. A. (Ed.) **Encyclopedia of Biodiversity**. Vol. 2. San Diego: Elsevier Science. p109-120.

- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. **American Naturalist**, 133: 240-256.
- _____. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. **American Naturalist**, 140: 893-911.
- Tilman, D. 1982. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton: Princeton University Press. 296p.
- Tilman, D.; Pacala, S. 1993. The Maintenance of Species Richness in Plant. In: Ricklefs, R. E.; Schluter, D. (Eds). **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: The University of Chicago Press. p13-25.
- Tonhasca Jr., A. 2005. **Ecologia e História Natural da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Editora Interciência. 197p.
- Townes, H. 1972. A light-weight Malaise trap. **Entomological News**, 83: 239-247.
- Townes, H. 1977. A Revision of the Rhopalosomatidae (Hymenoptera). **Contributions of the American Entomological Institute**, 15(1): 1-34.
- Villwock, J. A.; Lessa, G. C.; Suguio, K.; Angulo, R. J.; Dillenburg, S. R. 2005. Geologia e Geomorfologia de Regiões Costeiras. In: Souza, C. R. G.; Suguio, K.; Oliveira, A. M. S.; Oliveira, P. E. (Eds.). **Quaternário do Brasil**. Ribeirão Preto: Holos, Editora. 378p.
- Wang, Z.; Tang, Z.; Fang, J. 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. **Diversity and Distribution**, 13: 845-854.

- Warwick, R. M.; Clarke, K. R. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. **Marine Ecology Progress Series**, 129: 301-305.
- West-Eberhard, M. J.; Carpenter, J. M.; Hanson, P. E. 1995. The vespidae wasps (Vespidae). In: Hanson, P. E. and Gauld, I D. (Eds). **The Hymenoptera of Costa Rica**. New York: Oxford University Press. p562-587.
- Willig, M. R.; Kaufman, D. M.; Stevens, R. D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. **Annual Review of Ecological, Evolution, and Systematics**, 34: 273-309.
- Zapata, F. A.; Gaston, K. J.; Chown, S. L. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. **Journal of Animal Ecology**, 72: 677-690.

8. Anexo

Anexo 1. Espécies e abundância de Vespoidea solitários para cada uma das cotas altitudinais adotadas ao longo do gradiente formado pelo Morro do Cuzcuzeiro, no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil.

Espécies	Cota altitudinal (m)						Total
	50	200	400	600	800	1000	
Tiphiidae							
<i>Aelurus nasutus</i>	5	24	13	19	4	39	104
<i>Aelurus grandis</i>	0	0	0	9	0	0	9
<i>Aelurus</i> sp	4	20	12	0	2	0	38
<i>Dolicothynnus pastoris</i>	1	0	1	20	17	51	90
<i>Mesothynnus</i> sp	0	0	0	0	0	1	1
<i>Upa nasuta</i>	0	0	4	10	10	1	25
<i>Upa tridentata</i>	0	0	0	0	0	6	6
<i>Ornepetes</i> sp	3	2	37	0	0	0	42
<i>Tiphiodes</i> sp	0	0	0	5	2	0	7
<i>Pterombrus</i> sp	3	2	1	0	0	0	6
<i>Tiphia</i> sp 1	0	0	1	6	35	0	42
<i>Tiphia</i> sp 2	0	0	0	1	10	20	31
<i>Tiphia</i> sp 3	0	5	7	2	14	0	28
<i>Tiphia</i> sp 4	5	18	2	2	18	0	45
<i>Tiphia</i> sp 5	2	2	2	5	0	0	11
<i>Tiphia</i> sp 6	0	0	1	3	0	2	6
<i>Tiphia</i> sp 7	0	0	1	3	1	0	5
Mutillidae							
<i>Sphinctopsis</i> sp	0	0	0	0	1	1	2
<i>Lophomutilla vianai</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Lophomutilla lenkoi</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Haplomutilla spinosa</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Haplocrates cephalotes</i>	0	1	1	0	1	0	3
<i>Traumatomutilla 4-notata</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Mutillinae</i> sp 1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Mutillinae</i> sp 2	0	0	0	0	1	0	1
<i>Mutillinae</i> sp 3	0	0	0	0	1	0	1
<i>Mutillinae</i> sp 4	0	0	0	0	1	0	1
Scoliidae							
<i>Campsomeris</i> sp	0	0	0	0	1	0	1
Vespidae							
<i>Omicron</i> sp	1	0	0	0	0	0	1
<i>Pachymenes</i> sp	1	0	0	0	0	0	1
Rhopalosomatidae							
<i>Rhopalosoma</i> sp	0	1	0	1	0	0	2
<i>Liosphex</i> sp	1	0	0	0	0	0	1

Especies	Cota altitudinal (m)						Total
	50	200	400	600	800	1000	
Pompilidae							
<i>Ceropales</i> sp	1	0	0	0	0	0	1
<i>Irenangelus clarus</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Irenangelus crossopus</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Irenangelus tucumanus</i>	0	0	0	0	0	2	2
<i>Notocyphus</i> sp 1	0	1	2	3	5	1	12
<i>Notocyphus</i> sp 2	0	0	0	0	4	9	13
<i>Notocyphus</i> sp 3	6	13	27	18	1	2	67
<i>Notocyphus</i> sp 4	0	0	2	1	0	0	3
<i>Notocyphus</i> sp 5	0	0	0	0	0	1	1
<i>Epipompilus</i> sp	0	0	0	0	0	1	1
<i>Aplochaes</i> sp 1	1	0	1	0	0	0	2
<i>Aplochaes</i> sp 2	0	0	0	0	4	1	5
<i>Euplaniceps</i> sp	0	1	0	0	0	0	1
<i>Herbstellus</i> sp	0	0	0	1	0	0	1
<i>Priocnemella</i> sp	2	1	2	1	4	1	11
<i>Minagenia</i> sp	1	3	3	1	1	1	10
<i>Agenioideus</i> sp	1	0	0	0	0	0	1
<i>Poecilopompilus</i> sp 1	3	0	0	0	0	0	3
<i>Poecilopompilus</i> sp 2	0	0	1	0	0	0	1
<i>Paracyphononyx</i> sp	1	3	0	0	0	0	4
<i>Priochilus splendidulus</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Priochilus</i> sp	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ageniella</i> sp 1	1	2	4	3	1	3	14
<i>Ageniella</i> sp 2	1	0	2	1	1	0	5
<i>Ageniella</i> sp 3	0	0	1	0	0	4	5
<i>Ageniella</i> sp 4	0	0	2	0	1	0	3
<i>Ageniella</i> sp 5	0	0	0	1	1	0	2
<i>Ageniella</i> sp 6	1	1	1	0	0	0	3
<i>Ageniella</i> sp 7	0	1	0	0	0	0	1
<i>Ageniella</i> sp 8	1	0	0	0	0	0	1
<i>Ageniella</i> sp 9	0	0	0	0	1	0	1
<i>Auplopus</i> sp	0	0	0	1	0	1	2
<i>Phanochilus</i> sp	0	2	1	2	2	0	7
<i>Calopompilus</i> sp	7	11	0	5	0	0	23
<i>Priocnemis</i> sp	1	0	0	0	0	1	2
<i>Caliadurgus machetes</i>	0	0	0	1	1	0	2
<i>Caliadurgus</i> sp	2	2	0	0	0	0	4
<i>Aimatocare</i> sp 1	0	3	10	33	5	0	51
<i>Aimatocare</i> sp 2	1	0	0	0	0	0	1
<i>Chirodamus</i> sp	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pepsis festiva</i>	6	0	0	0	0	0	6
<i>Anoplius</i> sp	1	1	0	0	0	0	2
<i>Pepsini</i> sp	1	3	2	0	3	6	15
<i>Notoplaniceps</i> sp	3	3	2	0	0	0	8
Total	69	127	150	160	156	155	817