



ELTON BORDONI

**PARTIÇÃO TEMPORAL E USO DE RECURSOS
ALIMENTARES POR ESPÉCIES DE
ESCARABEÍNEOS EM FLORESTA
AMAZÔNICA**

LAVRAS - MG

2010

ELTON BORDONI

**PARTIÇÃO TEMPORAL E USO DE RECURSOS ALIMENTARES POR
ESPÉCIES DE ESCARABEÍNEOS EM FLORESTA AMAZÔNICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de “Mestre”.

Orientador
Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

LAVRAS – MG

2010

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Bordoni, Elton.

Partição temporal e uso de recursos alimentares por espécies de
escarabeíneos em Floresta Amazônica / Elton Bordoni. – Lavras :
UFLA, 2010.

54 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2010.

Orientador: Júlio Neil Cassa Louzada.

Bibliografia.

1. Rola bosta. 2. Período de atividade. 3. Preferência alimentar.
4. Partilhamento de recursos. I. Universidade Federal de Lavras. II.
Título.

CDD – 574.5247

ELTON BORDONI

**PARTIÇÃO TEMPORAL E USO DE RECURSOS ALIMENTARES POR
ESPÉCIES DE ESCARABEÍNEOS EM FLORESTA AMAZÔNICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de “Mestre”.

APROVADA em 31 de março de 2010

Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves UNIMONTES

Prof. Dra. Carla Rodrigues Ribas UFLA

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada
Orientador

LAVRAS – MG

2010

A minha Mãe,

Por tudo que ela fez e me incentivou,

DEDICO.

The scientist does not study nature
because it is useful to do so. He studies
it because he takes pleasure in it; and he
takes pleasure in it because it is beautiful.
If nature were not beautiful, it would not be
worth knowing and life would not be worth living.

Henri Poincaré – The Value of Science

AGRADECIMENTOS

A minha Mãe que, mesmo nos momentos mais difíceis, sempre me incentivou e mostrou que eu era capaz de enfrentar os problemas de frente

Aos meus irmãos, Júber e Gislaini, que me ajudaram em épocas diferentes, mas, se não fosse por eles, talvez não chegasse até aqui.

Ao meu tio Zezé, que desde início “botou fé em mim” e me incentivou a entrar na carreira acadêmica

Ao Júlio que, mesmo depois de todos os problemas, ainda continuou a me orientar e também me mostrou o que é ser profissional

Aos meninos da república Calorada, Arthur e Victor, que sempre estiveram do meu lado e me ajudaram nos momentos mais difíceis

Ao povo do laboratório de Ecologia de Invertebrados (laboratório dos rola-bosta), pelas críticas e ajuda, ao longo do meu trabalho

A minha turma de ecologia, Alexandre (Lele), Grazy, Arthur, Ciça, Marianna, Andréia e Carol Cambraia, pelas festas, bebedeiras, momentos de descontração e por tudo mais que a melhor turma do mestrado pode oferecer!!

Ao Toby Gardner, pelas idéias, conhecimento, incentivo e pela oportunidade de trabalhar na Amazônia.

Ao Fernando Vaz de Mello, pela identificação dos espécimes.

A Orsa/Jari Florestal, pelo financiamento do projeto e pela concessão da bolsa de estudos

A Kátia e ao Mário da Orsa/Jari, que ajudaram com a logística e as instruções sobre as áreas de amostragem

A Irmão, Maria, Edivar, Natalino e Filhote, pelas ajudas de campo e companhia na tão longínqua terra que é o Jari.

À Universidade Federal de Lavras e ao Setor de Ecologia, por terem propiciado um curso com grande representatividade e prestígio no Brasil

Aos amigos de Monte Dourado que tornaram os momentos nessa cidade mais agradáveis.

A Pink Floyd, Janis Joplin, Miles Davis, Led Zeppelin, Rolling Stones e outras bandas e músicos que me inspiraram e me acompanharam nas longas noites de escrita desta dissertação

E a todos aqueles que contribuíram de alguma forma para a conclusão deste trabalho, seja essa forma intelectual ou não, e estiveram sempre próximos, meu muito obrigado.

RESUMO

Florestas tropicais são reconhecidas pela sua grande diversidade de plantas e animais, em particular a riqueza de espécies de insetos. Estes ecossistemas oferecem uma rica diversidade de recursos e habitats, e apresentam alto grau de complexidade espacial. Devido ao fato de os escarabeíneos explorarem recursos efêmeros e frequentemente distribuídos em manchas, uma forte competição entre espécies que coocorrem é altamente provável e deve desempenhar importante papel na estruturação da comunidade. Diante desse fato, este trabalho foi realizado com o objetivo de verificar a distribuição temporal e a preferência alimentar de besouros escarabeíneos em áreas de floresta amazônica primária no Vale do Jari, Pará. O trabalho foi conduzido em uma área de 1,7 Mha, comprada em 1968, para a produção de celulose e madeira, pela Empresa do Grupo Orsa e localizada em Monte Dourado, na divisa entre o estado do Pará e do Amapá, no período entre 10 de março e 18 de abril de 2008. Para amostragem, foram escolhidas cinco áreas de floresta primária, nas quais foram traçados transectos de 1,6 km, distantes 1,5 km da borda da floresta. Nestes transectos foram armadas 16 armadilhas e em cada uma utilizou-se um tipo de isca diferente, sendo quatro os tipos: fezes humanas, carcaça, diplópode em decomposição e banana apodrecida. Essas eram verificadas de quatro em quatro horas, durante um período de 48 horas. Foram coletados, no total, 944 indivíduos, distribuídos entre 59 espécies e 32 gêneros. O gênero mais abundante foi *Deltochilum*, com 356 indivíduos coletados, seguido de *Dichotomius*, com 162 indivíduos e *Canthon*, com 83 indivíduos. De forma geral, a comunidade de escarabeíneos apresentou um grupo para fezes, outro para carcaça e diplópode e um para banana. Quanto ao período de atividade, formou-se um grupo crepuscular, um diurno e um noturno. Os resultados de período de atividade mostraram uma curva de atividade bimodal ao longo do dia para os escarabeíneos, tendo alta diversidade no início da manhã e outra no final da tarde. A diferenciação na forma de utilização do recurso entre espécies pode favorecer um papel maior na coexistência entre espécies ecologicamente semelhantes dentro de uma comunidade ao longo de um ou mais gradientes de recursos.

Palavras-chave: Rola bosta. Floresta Amazônica. Período de atividade. Preferência alimentar. Partilhamento de recursos.

ABSTRACT

Tropical forests are known for their great diversity of plants and animals, in particular the insect species. This ecosystems supply a rich diversity of resource and habitats and a high degree of spatial complexity. Because dung beetles exploit resources that are both patchily distributed and ephemeral, it is expected a strong competition between co-occurring species and this interaction can play a major role in structuring its communities. The aim of this study was verify the daily distribution and diet preferences of Scarabaeinae species in five sites of primary Amazonian forest in Jari's river valley, Pará/Brazil. The study was carried out within a 1.7 Mha landholding, which was purchased in 1968 for pulp production, located on the border between the States of Para and Amapá, during the period of 10th March to 18th April 2008. For the sampling, five sites of primary forest was chosen, on then was made a transect with 1,6km, distant 1,5km from forest edge. In this transects we placed 16 traps, each trap was baited with a different kind of bait (human feces, carrion, rotten diplopod and rotten bananas). Each trap was verified each four hours interval during 48 hours period. A total of 944 individuals were trapped, distributed within 59 species and 32 genuses. The most abundant genera were *Deltochilum*, with 356 individuals sampled, *Dichotomius*, with 162 individuals, and *Canthon*, with 83 individuals. In general, the dung beetle community has a group of species associated to feces, another to carrion and diplopod and one to banana. Regarding, the diely activity the community can be divided in a group of crepuscular species, another diurnal and one nocturnal. The results of daily flight show a bimodal distribution, with two peaks of high diversity, one in the early of morning and other in the late of afternoon. Resource partitioning between species can be expected to play a major role in the co-existence of species in Amazonian forest, both along resource gradients and daily activities patterns.

Keywords: Dung beetles. Amazonian Forest. Daily flight. Diet preferences. Resource Partitioning.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	HIPÓTESES.....	12
3	REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
3.1	Hábitos alimentares em Scarabaeinae	13
3.2	Alocação de recursos	15
3.3	Associação com o hábitat	16
3.4	Partição de recursos em florestas tropicais	17
4	METODOLOGIA	19
4.1	Área de estudo.....	19
4.2	Verificação da preferência alimentar.....	21
4.3	Verificação do horário de atividade das espécies.....	22
4.4	Análise de dados.....	23
5	RESULTADOS	24
5.1	Riqueza, composição e abundância	24
5.2	Padrão geral de atividade em diferentes iscas.....	26
5.3	Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de iscas	32
5.4	Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de horários	36
6	DISCUSSÃO	40
6.1	Padrões gerais de diversidade, preferência alimentar e período de atividade.....	41
6.2	Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de iscas	42
6.3	Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de horários.....	44
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS	46
	REFERÊNCIAS.....	47

1 INTRODUÇÃO

A distribuição dos animais em florestas tropicais é altamente ligada aos fatores ambientais (ALLEE, 1926; JANZEN, 1983) e com a previsibilidade de gradientes ambientais (ex. borda da floresta até o interior), da qual também pode ser esperada a promoção de forte correlação em modelos de distribuição de insetos em florestas primárias tropicais. Espécies distribuídas ao longo de um gradiente ambiental podem ser divididas em associações discretas ligadas a um hábitat particular (WHITTAKER et al., 1973) na paisagem.

Insetos são os principais representantes da riqueza da comunidade animal das florestas tropicais (MAY, 1988; WILSON, 1992). Eles produzem bons exemplos da estreita segregação ecológica ao longo de vários gradientes de recursos entre espécies potencialmente competitivas. A partilha de recursos, como alimento, espaço e a utilização de diferentes microclimas, é assumida como facilitadora da coexistência de espécies em guildas ecológicas semelhantes (TOKESHI, 1999).

Besouros escarabeíneos (conhecidos popularmente por rola-bostas) (Coleoptera: Scarabaeinae) formam um importante componente da fauna tropical de insetos (PECK; FORSYTH, 1982), contribuindo em vários papéis-chaves, como dispersores secundários de sementes, ciclagem de nutrientes, aeração do solo e controle de parasitas de vertebrados (ANDERSEN; FEER, 2005; NICHOLS et al., 2008). Escarabeíneos podem ser amostrados facilmente e com custo benefício bem maior que outros taxa. Por isso, esses insetos têm sido utilizados como indicadores de mudanças na paisagem em várias regiões tropicais do planeta (GARDNER et al., 2008).

A subfamília Scarabaeinae compreende 12 tribos, 234 gêneros e 6.000 espécies distribuídos em todo o mundo. Para a região neotropical, tem-se registro de 9 tribos, 70 gêneros e aproximadamente 1.250 espécies (HANSKI;

CAMBEFORT, 1991). No Brasil, foram registradas seis tribos, que são: Ateuchini, Canthonini, Coprini, Eurysternini, Onthophagini e Phanaeini (ZUNINO, 1985; HANSKI; CAMBEFORT, 1991; MONTREUIL, 1998; PHILIPS et al., 2004). Segundo Vaz-de-Mello (2000), foram registradas para o Brasil 618 espécies, incluídas em 49 gêneros.

Os besouros escarabeíneos têm sido divididos em três grupos funcionais: roladores, escavadores e residentes. Suas técnicas de realocação de alimento sugerem diferentes habilidades para o provisionamento de recursos que facilitam a coexistência de espécies entre guildas (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). A diversificação ecológica com base na preferência alimentar, na sazonalidade e na escolha de hábitat tem sido considerada uma forma de partilha de recursos entre os escarabeíneos (HOWDEN; YOUNG, 1981; PECK; FORSYTH, 1982; HANSKI, 1983; CAMBEFORT; WALTER, 1991; DOUBE, 1991; DAVIS et al., 1997). Contudo, a divergência nos períodos de atividade diária entre espécies potencialmente competidoras pode também ser outro importante mecanismo que, ao menos em teoria, facilitaria a coexistência de escarabeíneos competidores. A diferenciação temporal parece ser particularmente relevante em florestas tropicais onde altas taxas de exploração de carcaças e fezes ocorrem porque o recurso é previsivelmente limitado e efêmero (PECK; FORSYTH, 1982; KLEIN, 1989; FEER, 1999).

Pelo fato de os escarabeíneos explorarem recursos efêmeros e frequentemente distribuídos em manchas, uma forte competição entre espécies que coocorrem é bem provável e deve desempenhar importante papel na estruturação da comunidade (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). Apesar de em nenhum estudo terem sido verificadas evidências experimentais da competição nesse grupo, observações de comportamentos competitivos e avaliação da competição na exploração de recursos em florestas tropicais sugerem fortemente esse processo em questão (DAVIS et al., 1997).

O período de atividade de escarabeíneos em florestas tropicais foi estudado por Fincher et al. (1971), Walter (1985), Gill (1991) e Davis (1999). Estes estudos distinguem dois grupos maiores de espécies, formando uma guilda noturna e uma diurna. Na África, Walter (1985) diferenciou vários modelos temporais ao longo dos períodos diurnos e noturnos. No Panamá, espécies diurnas mostram vários modelos distintos de atividade e algumas espécies são possivelmente crepusculares (GILL, 1991) ou são ativos durante a noite e o dia (HOWDEN; YOUNG, 1981).

Este trabalho foi realizado com o objetivo de verificar a distribuição temporal e a preferência alimentar de besouros escarabeíneos em áreas de floresta amazônica primária final no Vale do Jari, Pará.

2 HIPÓTESES

- Devido ao fato de apresentar melhores condições climáticas, o período matutino e o vespertino apresentam maior diversidade de espécies
- Coprofagia é um hábito alimentar mais antigo em escarabeíneos. Com isso, maior diversidade de escarabeíneos nesse recurso é esperada
- Maiores picos de abundância em riqueza de escarabeíneos ocorrem no início da manhã e no final da tarde, acompanhando o período de atividade dos primatas arborícolas.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

Nessa seção é descrita uma revisão da literatura sobre o assunto abordado nessa dissertação.

3.1 Hábitos alimentares em Scarabaeinae

Os insetos da subfamília Scarabaeinae são detritívoros e utilizam, principalmente, fezes de grandes herbívoros, carcaça e frutos em decomposição, para alimentação e nidificação (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Segundo esses autores, a coprofagia é o hábito alimentar primitivo dos escarabeíneos. Cambefort (1991) acredita que a saprofagia era o hábito primitivo dos ancestrais dos Scarabaeidae.

Halffter (1991) aponta que a extinção em massa dos grandes mamíferos da região neotropical durante o Pleistoceno resultou em um aumento na diversidade das dietas dos escarabeíneos. A competição pelo recurso alimentar mais escasso, ou seja, fezes de vertebrados, tornou-se mais acentuada e, com isso, novas estratégias de alimentação foram beneficiadas e tornaram-se ecologicamente viáveis. Na região Neotropical, o resultado dessa diversificação resultou em diversos outros tipos de dieta além da coprofagia, como, por exemplo, necrofagia, micetofagia, xilofagia e predação (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; HANSKI; CAMBEFORT, 1991; HALFFTER, 1991). A coprofagia (e seus derivados necrofagia e saprofagia) é característica fundamental na biologia dos escarabeíneos e também a que determina seu comportamento, distribuição, morfologia e desenvolvimento (HALFFTER; MATTHEWS, 1966).

Existem trabalhos que indicam que certas espécies de Scarabaeinae preferem um determinado tipo de excremento a outro, demonstrando serem bastante especialistas ou estenofágicas (FREY, 1961; HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Como caso de especialização, existem espécies foréticas de grandes gastrópodes (ARROW, 1932; VAZ-DE-MELLO, 2007), de canguru (MATTHEWS, 1972), de macacos e preguiças (HALFFTER; MATTHEWS, 1966), girafa, rinoceronte, elefante, hipopótamo e antílope (FREY, 1961). Essas

espécies, aparentemente, tornaram-se foréticas, de forma a tornar o recurso alimentar mais previsível, na medida em que acompanham o fornecedor de recursos em sua área de vida.

Alguns comportamentos alimentares observados em escarabeíneos neotropicais podem ser considerados aberrantes ou uma derivação extrema da necrofagia. Por exemplo, Pereira e Martínez (1956) observaram um comportamento de predação em *Canthon virens*. Essa espécie foi observada várias vezes atacando fêmeas de *Atta* sp. durante o período de revoada. Halffter e Matthews (1966) também relataram a ocorrência desse comportamento nesta espécie, assim como em *Canthon dives* Harold, 1868. Silveira et al. (2006) estudaram o comportamento de predação de *Canthon virens* sobre *Atta laevigata* (Smith, 1858) e observaram que até oito indivíduos podem atacar uma única formiga simultaneamente. Outros estudos (PEREIRA; MARTÍNEZ, 1956; HALFFTER; MATTHEWS, 1966; CANO, 1998; LARSEN et al., 2006) destacam a predação de diplópodes pelos escarabeíneos.

Com relação às espécies saprófagas que se alimentam comumente de frutos e matéria vegetal em decomposição, Halffter e Matthews (1966) citam indivíduos do gênero *Bdelyrus* especializados em comer matéria orgânica decomposta no interior de bromélias. Na Amazônia, indivíduos de espécies do gênero *Bdelyrus* são encontrados em grande quantidade na base de pecíolos das folhas de pequenas bromélias, onde uma grande quantidade de matéria orgânica em decomposição se acumula. Em termos comportamentais, nada é conhecido sobre este gênero, contudo, o nível de especialização nesse ambiente permite supor tratar-se de uma derivação de algum hábito coprófago em vez da manutenção de um comportamento primitivo de saprofagia.

As espécies necrófagas utilizam, normalmente, carcaça em determinado estágio de putrefação. Segundo Halffter e Matthews (1966), os casos de necrofagia são mais acentuados na América do Sul. Esses autores acreditam

também que muitas espécies coprófagas podem ser ocasionalmente necrófagas e vice versa.

De acordo com Halffter e Mathews (1966), a procura de alimento pela maioria dos escarabeíneos copronecrófagos ocorre durante vôos junto ao solo ou por meio do empoleiramento em folhas do sub-bosque, nas florestas. Entretanto, em florestas tropicais, algumas espécies são também especializadas no forrageamento de dossel, já que nesses ecossistemas é comum ocorrer a retenção de fezes de mamíferos e aves nas folhas e galhos das árvores (VAZ-DE-MELLO; LOUZADA, 1997).

3.2 Alocação de recursos

Tem sido admitida uma divisão de três grupos funcionais (guildas), com base na maneira com a qual os escarabeíneos utilizam o recurso alimentar (HANSKI; CAMBEFORT, 1991; DOUBE, 1991; GILL, 1991): roladores (telecoprídeos), escavadores (paracoprídeos) e residentes (endocoprídeos).

Na América do Sul, as espécies roladoras pertencem às tribos Canthonini, Eucranini e Sisyphini (LOUZADA, 1995). Depois de chegarem até as fezes (ou cadáver), os roladores retiram um pedaço, o qual levam para outro local, distante cerca de 5 a 18 m (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). O método mais comum de transporte desses recursos é formando uma bola, a qual é rolada pelo macho, pela fêmea ou por ambos. Ela, então, é enterrada e utilizada como alimento e também para alimentar as larvas (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). O desenvolvimento da habilidade de rolagem do recurso alimentar foi possível graças à adaptação das tíbias posteriores para um formato curvo e alongado (HALFFTER; EDMOUNDS, 1982).

As espécies escavadoras do continente sul americano pertencem às tribos Dichotomiini, Phanaeini e Onthophagini (LOUZADA, 1995). Os

escavadores encontram o recurso alimentar e formam um túnel em qualquer direção abaixo ou ao lado dele, para onde o recurso é levado. O túnel, na maioria das vezes, é totalmente construído antes de o recurso ser levado para o interior (HALFFTER; MATTHEWS, 1966). Estas espécies apresentam tíbias anteriores muito desenvolvidas, o que facilita a abertura de túneis no solo (HANSKI; CAMBEFORT, 1991).

Diferente dos rola-dores e escavadores, os residentes permanecem na porção de recurso, alimentando-se ou nidificando, sem realocar o recurso. Os residentes apresentam adaptações para a vida dentro do recurso. No caso dos Euristernini, representantes da fauna de residentes sul-americanos (LOUZADA, 1995), as pernas médias tiveram um desenvolvimento exagerado, o que permitiu a manipulação das fezes dentro do depósito de recurso (HALFFTER; EDMOUNDS, 1982).

3.3 Associação com o hábitat

Os Scarabaeidae são de grande importância para a ciclagem de nutrientes dos ecossistemas onde ocorrem, fazendo o papel de processadores de matéria orgânica em decomposição (BORNEMISSA; WILLIAMS, 1970; HALFFTER; MATTHEWS, 1966; NEALIS, 1977). Eles exercem importante controle sobre a população de ovos e larvas de moscas presentes em fezes e carcaças de animais em decomposição (BERGSTROM et al., 1976). Atuam também como agentes secundários de dispersão de sementes de muitas espécies de árvores nas florestas neotropicais, participando do processo natural de regeneração da floresta (ESTRADA; COATES-ESTRADA, 1991).

Segundo Halffter e Arellano (2001), mudanças ocorridas na vegetação, como desmatamento e fragmentação de áreas de mata, podem interferir na oferta de alimento para os escarabeíneos, uma vez que os animais produtores de fezes,

principal recurso alimentar da maioria desses insetos, podem desaparecer desses ambientes (HALFFTER; MATTHEWS, 1966; GILL, 1991).

Howden e Young (1981) relataram a ocorrência de dois tipos de segregação de hábitat nos escarabeíneos neotropicais, a segregação espacial horizontal e a segregação espacial vertical. Segundo estes autores, a segregação horizontal requer, muitas vezes, a ampliação dos limites de tolerância quanto a fatores microclimáticos, uma vez que as diferenças entre o interior e a borda ou clareira de floresta podem ser muito grandes. Já na segregação vertical, os autores acreditam existir uma capacidade tridimensional de exploração do hábitat nas espécies que utilizam o dossel, enquanto a maior parte das espécies teria uma capacidade bidimensional de localização do recurso. Entretanto, essa capacidade de localização do recurso deve ser acompanhada do aumento na precisão do vôo, uma vez que os recursos estão, normalmente, depositados sobre folhas.

Recentemente, os escarabeíneos têm sido considerados bons indicadores de biodiversidade nos trópicos (HALFFTER; FAVILA, 1993; SPECTOR, 2006). Eles têm grande importância nas florestas neotropicais, tanto funcionalmente como estruturalmente, contribuindo com importantes papéis ecológicos e elevando a riqueza da comunidade de insetos (ESTRADA et al., 1998). Respondem prontamente de maneira negativa à destruição, à fragmentação e ao isolamento de florestas tropicais (HALFFTER et al., 1992; KLEIN, 1989) e são facilmente amostrados e identificados quando comparados a outros grupos de organismos.

3.4 Partição de recursos em florestas tropicais

Florestas tropicais são reconhecidas pela sua grande diversidade de plantas e animais e, em particular, das espécies de insetos. Esses ecossistemas

oferecem rica diversidade de recursos e habitats, e alto grau de complexidade espacial. A combinação entre abundância de recursos e alta heterogeneidade ambiental pode, ao menos potencialmente, aumentar a diversidade do sistema como um todo, pois facilita a partição de recursos e a coexistência de grupos e espécies competidoras.

A realocação de recursos pelas guildas de Scarabaeinae pode disponibilizar formas de diferenciação entre espécies potencialmente competitivas ao longo de um gradiente de recursos (DAVIS, 1999). A riqueza desse grupo em florestas tropicais pode ser vista como reflexo do grau de aglomeração de espécies ao longo do eixo de seus nichos ou gradiente de recursos (WHITMORE, 1984). Entre os recursos e as condições que podem ser compartilhados estão: alimento (tipo, qualidade e tamanho), espaço (distribuição vertical e distribuição dentro e entre habitats), parâmetros físicos (como microclima) e tempo (sazonalidade e atividade diurna).

Escarabeíneos exploram micro-habitats em sua maioria efêmeros e recursos geralmente distribuídos em mancha, e a competição entre as comunidades pode ser intensa (HANSKI; KRIKKEN, 1991). Diferenciação na utilização dos recursos entre as espécies pode ser esperada para facilitar a coexistência das espécies entre as comunidades ao longo de um ou mais gradientes de recursos (DAVIS et al., 1997).

Estando correta a suposição de que a alta diversidade de insetos em florestas tropicais é refletida pelos altos níveis de aglomeramento de espécies ao longo de gradientes de recursos, pode-se dizer que a distribuição dos escarabeíneos ao longo de um gradiente de recurso ou tempo, por exemplo, pode evidenciar padrões complexos de partição de recursos, de forma a evidenciar uma separação temporal de espécies intra e intergrupos ecologicamente semelhantes. Padrões complexos podem ser esperados quando se procura demonstrar a separação das espécies dentro de múltiplas guildas ao longo de

gradientes de recursos envolvendo mais de uma dimensão do nicho (DAVIS et al., 1997).

4 METODOLOGIA

Nesta seção será elucidada a forma como o experimento foi conduzido.

4.1 Área de estudo

O trabalho foi conduzido em uma área de 1,7 Mha, comprada em 1968, para a produção de celulose e madeira pela Empresa do Grupo Orsa (Jari Celulose/Orsa Florestal) e localizada em Monte Dourado, na divisa entre os estados do Pará e do Amapá, a nordeste da Amazônia Brasileira (00°00' -01°00' S, 51°00' – 53°00' W), no período de 10 de março a 18 de abril de 2008. A área do Jari tem grande matriz virtualmente sem perturbação (>500.000 ha) de floresta primária, uma área que atualmente possui 53.000 ha de plantações de *Eucalyptus* e uma área de regeneração da vegetação nativa com aproximadamente o mesmo tamanho das áreas de plantações.

O principal tipo de vegetação existente nessa região é a floresta equatorial subperenifólia. A vegetação é bastante variada e inclui oito formações florestais e não florestais. Essa variação faz com que a região abranja duas das quatro subprovíncias vegetacionais amazônicas definidas por Rizzini (1997), a Jari Trombetas e a Planície Terciária, sendo a heterogeneidade vegetacional uma característica da primeira (RIZZINI, 1997). Como a pluviometria e a temperatura são mais ou menos constantes nessas florestas, o solo é considerado o principal fator responsável pelas variações vegetacionais encontradas.

Do ponto de vista climático, a região se caracteriza por clima do subtipo Amw', quente e úmido (Köppen), com temperaturas mensais elevadas durante todo o ano. A temperatura média anual situa-se em torno de 26,3°C e a amplitude térmica é bastante reduzida, situando-se a diferença entre os valores mensais máximo e mínimo em torno de 2°C. Os menores valores são observados durante o período chuvoso, que vai de dezembro a julho, enquanto, nos meses restantes de estiagem, as temperaturas médias mensais situam-se, normalmente, acima do valor médio anual. Nos meses de março, abril e maio ocorrem cerca de 40% do total anual de chuvas. Durante o inverno, as precipitações mensais diminuem progressivamente, atingindo um mínimo durante a primavera. Nos meses de setembro a novembro registram-se apenas 8% do volume anual de chuvas.

A grande maioria dos solos da região consiste de Latossolos Amarelos e dos Podzólicos Vermelho-Amarelos, com suas diversas unidades de mapeamento. Outros tipos de solo ocorrem, mas em menor quantidade, como a terra roxa estruturada, os Plintossolos e os Cambissolos. O levantamento dos solos da região mostrou que a grande maioria é de caráter álico (CORRÊA, 1989; PIRES, 1974). Os solos sob floresta de terra firme variam quanto aos teores de areia, argila e silte e à maior ou menor presença de cascalho. Apenas o solo da Floresta Paredão, de origem paleozoica (período siluriano), distinguiu-se acentuadamente dos demais, pelos tons bruno-avermelhados (Munsell 10 R 3/2. 2.5 YR e 7.5 YR) e pela maior reserva de nutrientes (CORRÊA, 1989).



Figura 1 Localização geográfica da região de estudo

4.2 Amostragem

Para a amostragem dos escarabeíneos, foram selecionadas cinco áreas de florestas primárias (Quaruba, Bituba, Pacanari, Estação e Castanhal). Em cada área foi estabelecido um transecto de 1,6 km a, pelo menos, 1,5 km de distância da borda da floresta, no qual foram instaladas 16 armadilhas de queda do tipo *pitfall*. As armadilhas foram separadas 100 m uma das outras. A *pitfall* era composta de um recipiente plástico com 18 cm de diâmetro e 15 de profundidade, com proteção plástica contra chuva. O recipiente plástico foi enterrado no chão, com a abertura no mesmo nível da superfície do solo e dentro dele foram colocados cerca de 300 ml de solução de detergente líquido.

4.3 Verificação da preferência alimentar

Foram utilizados quatro tipos diferentes de isca: fezes humanas, carcaça de vertebrado (pulmão bovino em decomposição), carcaça de artrópode (diplópodes em decomposição) e bananas fermentadas. As iscas foram

escolhidas de modo a representar o conjunto de recursos provavelmente disponíveis na área para os escarabeíneos.

A isca de fezes foi colocada dentro de saquinhos confeccionados com gaze; as outras foram depositadas dentro de copos descartáveis de café de, aproximadamente, 20 ml que, por sua vez, eram firmemente presos à parede do recipiente plástico do *pitfall*. Em cada *pitfall* era utilizado um tipo de isca diferente, tendo a ordem de utilização das iscas sido feita por sorteio. Utilizaram-se, aproximadamente, 20 g de cada isca nas armadilhas. Cada *pitfall* era iscada com um tipo de isca diferente e havia quatro réplicas para cada isca (4 iscas x 4 réplicas = 16 armadilhas).

4.4 Verificação do horário de atividade das espécies

Para a verificação do período de atividade diurna dos besouros, as armadilhas do experimento anterior foram visitadas em intervalos fixos de 4 horas (16h00, 20h00, 00h00, 04h00, 08h00 e 12h00), por um período de 48 horas. A instalação da armadilha ocorria às 12h00 do primeiro dia. A cada verificação, a isca era renovada e os espécimes coletados e armazenados em sacos plásticos com álcool 92,8%.

Os indivíduos coletados em ambos os experimentos foram separados e acondicionados em mantas entomológicas em laboratório. Depois de secos, os indivíduos foram identificados até o nível de espécie, quando possível, utilizando-se a coleção de referência do Laboratório de Ecologia de Invertebrados da Universidade Federal de Lavras, em Lavras, MG e o apoio do Dr. Fernando Z. Vaz de Mello.

4.5 Análise de dados

Para comparação dos padrões de riqueza de escarabeíneos em cada isca e em cada horário foram construídas curvas de rarefação após padronização das diferenças de abundância entre as espécies. Para isso foi utilizado o programa EstimateS 8.0.

Foram plotados gráficos baseados na abundância de cada espécie para observar o padrão de dominância das espécies em cada isca, horário e área amostral. Essas curvas caracterizam a dominância existente em cada tratamento, em que o *ranking* de abundância das espécies é organizado em função do *ranking* de espécies, da espécie mais abundante para a menos abundante. Os dados de abundância foram apresentados na escala de $\text{Log}(N+1)$. O padrão das curvas de abundância (forma e inclinação) foi comparado por meio de um teste de Kolmogorov-Smirnov.

Para verificar a contribuição das espécies para a formação de cada grupo gerado pela NMDS, foi utilizada a análise SIMPER, que calcula quanto cada espécie contribui para a formação de um agrupamento distinto.

Para representar as diferenças gerais na estrutura da comunidade dentro e entre tipos de isca e horário foi utilizada uma análise de ordenação multidimensional não-métrica (NMDS). A ordenação foi feita para os dados de abundância logaritimizados e padronizados, utilizando-se o índice de Bray-Curtis como fator de ligação entre pontos. Foi utilizada uma análise de similaridade (ANOSIM) (CLARKE, 1993) para verificar a diferença na estrutura da comunidade multivariada entre as variáveis em estudo. Este é um procedimento não-paramétrico de permutação utilizado para classificar matrizes de similaridade das amostras (CLARKE, 1993) e que permite a comparação estatística de grupos formados pela NMDS. A diferença escalar entre grupos é

expressa pelo valor R , que é avaliado, em sua significância estatística por um teste de randomização de Monte Carlo.

5 RESULTADOS

Nesta seção serão mostrados os resultados encontrados neste trabalho.

5.1 Riqueza, composição e abundância

Foram coletados, no total, 944 indivíduos, distribuídos entre 59 espécies (Tabela 1) e 32 gêneros. Os três gêneros mais abundantes foram *Deltochilum*, com 356 indivíduos coletados; *Dichotomius*, com 162 indivíduos e *Canthon*, com 83 indivíduos. A espécie mais abundante, de maneira geral, foi *Deltochilum aff. Submetallicum*, com 228 indivíduos coletados. Nas cinco áreas amostradas foi encontrado padrão similar na distribuição de espécies (Gráfico 1), com exceção de Quaruba, onde foi amostrado o maior número.

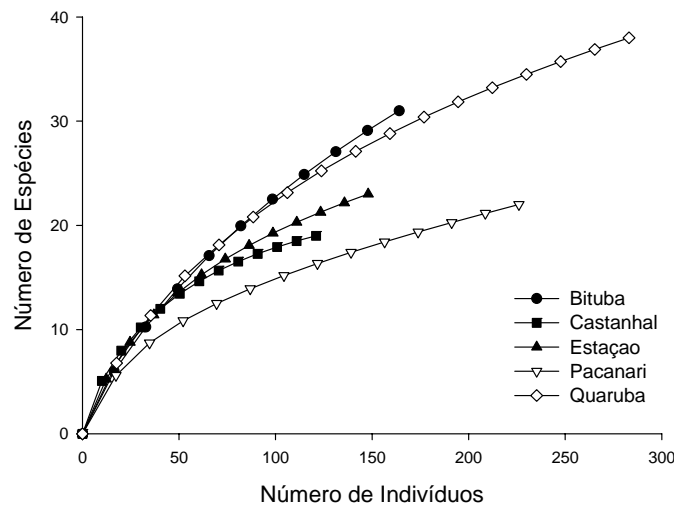


Gráfico 1 Curva de rarefação para as cinco áreas de amostragem de floresta amazônica primária no vale do rio Jari, Pará, Brasil. As cinco áreas apresentaram padrão de acúmulo de espécies similar, com exceção de Quaruba, onde foi coletado um número maior espécies e indivíduos

O esforço amostral executado neste trabalho teve eficiência amostral média de 86,16%, o que leva à dedução de que a maior parte da comunidade de escarabeíneos estimada para as áreas de floresta primária na região foi amostrada.

As cinco áreas também apresentaram um padrão similar para a distribuição da abundância (Gráfico 2). Segundo o padrão geral para a região, *Deltochilum aff. submetallicum* foi a espécie mais abundante em quatro das cinco áreas sendo que em Quaruba a espécie mais abundante foi *Dichotomius aff. lucasi*. Nas demais posições de importância, observou-se alternância muito grande de espécies entre as áreas estudadas (Gráfico 2).

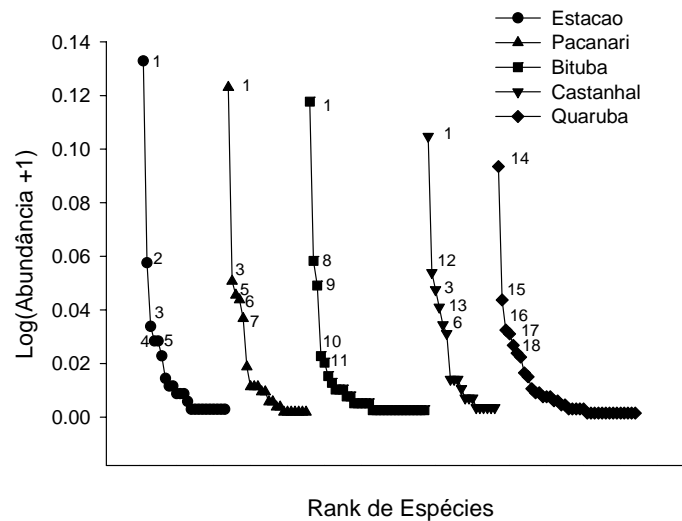


Gráfico 2 Ranking de abundância para as cinco áreas amostrais de floresta primária amazônica no Pará. O padrão de distribuição foi similar para as cinco áreas amostrais e *Deltochilum aff. submetallicum* (1) foi a espécie mais abundante em quatro áreas. As outras espécies são *Deltochilum sp. A* (2), *Deltochilum aff. septemstriatum* (3), *Canthon triangularis 1* (4), *Coprophanaeus dardanus* (5), *Eurysternus caribaeus* (6), *Deltochilum aff. peruanum* (7), *Canthon quadriguttatus* (8), *Coprophanaeus jasius* (9), *Eurysternus sp. C* (10), *Onthophagus haematopus* (11), *Dichotomius subaeneus* (12), *Canthidium sp. D* (13), *Dichotomius aff. lucasi* (14), *Oxysternon festivum* (15), *Uroxys sp. B* (16), *Canthon triangularis 2* (17) e *Dichotomius boreus* (18)

5.2 Padrão geral de atividade em diferentes iscas

A maior parte dos indivíduos foi coletada em fezes humanas, seguida pelas coletadas em carcaça de vertebrado e diplópode, tendo quatro espécies sido coletadas utilizando-se bananas, *Dichotomius aff. lucasi*, *D. apicalis*, *D. subaeneus* e *Oxysternon festivum*. Grande parte dos indivíduos foi amostrada entre os horários de 04h00-08h00 e de 16h00-20h00, seguindo-se os horários de 08h00-12h00 e de 12h00-16h00 (Gráfico 3). Nas amostragens noturnas foram coletados poucos indivíduos.

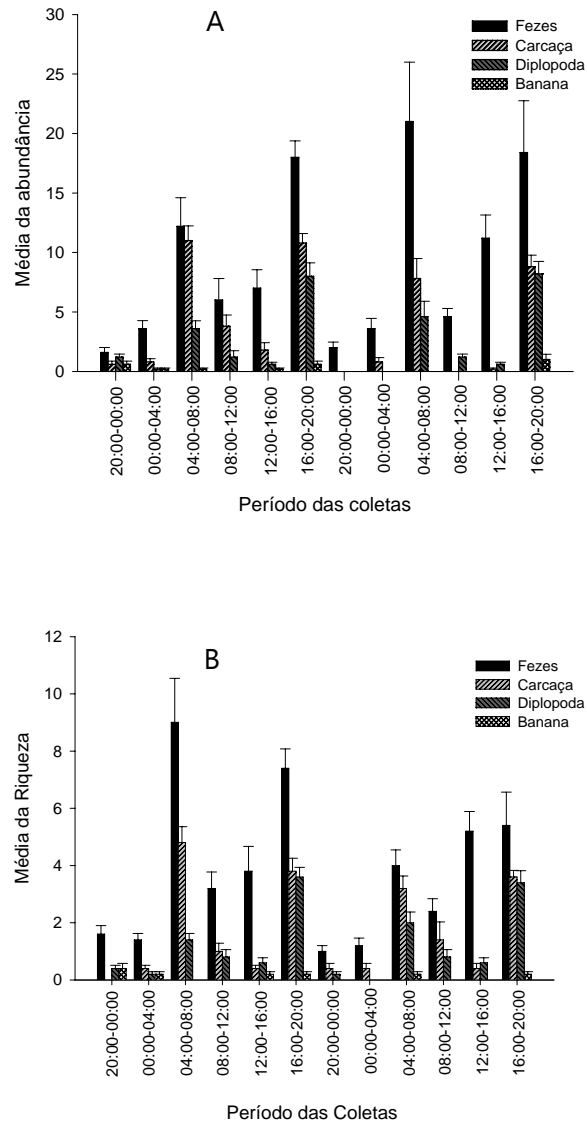


Gráfico 3 Média de indivíduos (A) e espécies (B) coletados em intervalos de 4 horas, durante período de 48 horas, em quatro tipos de iscas diferentes, em florestas primárias na Amazônia brasileira. Sobre as barras estão representados os desvios padrões da média obtida entre cinco áreas

Tabela 1 Espécies de escarabeíneos coletados em Floresta Amazônica primária, no Pará, em quatro tipos de iscas diferentes, banana (B), carcaça (C), diplópode (D) e fezes (F). Os valores indicam a abundância de cada espécie

Espécie	Áreas Amostradas																			
	Bituba				Castanhal				Estação				Pacanari				Quaruba			
	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F
<i>Ateuchus aff. murrayi</i> (Harold, 1868)				4																
<i>Ateuchus nr. Connexus</i> (Harold, 1868)																1				
<i>Ateuchus sp. A</i>				1																2
<i>Ateuchus sp. D</i>																				1
<i>Ateuchus sp. E</i>				2																
<i>Ateuchus sp. F</i>																				1
<i>Canthidium aff. lentum</i> Erichson, 1847																				1
<i>Canthidium sp. A</i>																				4
<i>Canthidium sp. B</i>																				5
<i>Canthidium sp. C</i>																				1
<i>Canthidium sp. D</i>							12				1				1			1	2	
<i>Canthidium sp. F</i>				1																1
<i>Canthidium sp. G</i>				1																2
<i>Canthidium sp. H</i>				2								3			1					6
<i>Canthidium sp. I</i>																				1

“Tabela 1, continua”

Espécie	Áreas Amostradas																			
	Bituba				Castanhal				Estação				Pacanari				Quaruba			
	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F
<i>Canthidium</i> sp. <i>M</i>				1																6
<i>Canthon prox. sericatus</i> Schmidt, 1922					1	3														
<i>Canthon quadriguttatus</i> (Olivier, 1789)				20							1									
<i>Canthon triangularis 1</i> (Drury, 1770)							2		5	5			3	5	12					
<i>Canthon triangularis 2</i> (Drury, 1770)													5			8	1	12		
<i>Canthonella</i> sp. <i>1</i>				1																
<i>Coprophanaeus parvulus</i> Olsoufieff 1924				1					3	1										
<i>Coprophanaeus dardanus</i> MacLeay 1819		1			1	2			9	1			13	5	6	1				
<i>Coprophanaeus jasius</i> (Olivier, 1789)		2	7		8	1			1											
<i>Coprophanaeus lancifer</i> (Linnaeus, 1767)		1		3					3				2			3		7		
<i>Deltochilum aff. orbigny</i> Blanchard 1846																1				
<i>Deltochilum aff. peruanum</i> Paulian, 1938					7	5	2		1	3			11	10	7					
<i>Deltochilum aff. septemstriatum</i> Paulian, 1938																3	4	8		
<i>Deltochilum aff. submetallicum</i> Castelnau, 1840		23	14	15	12	10	11		19	23	11		13	13	48	4	3	9		
<i>Deltochilum carinatum</i> (Westwood, 1837)							2		1											
<i>Deltochilum icarus</i> (Olivier, 1789)				1												1				
<i>Deltochilum orbiculare</i> Lansberge, 1874							1		1										1	
<i>Deltochilum</i> sp. <i>A</i>					7		3		12	1	8		14	4	7				2	

“Tabela 1, continua”

Espécie	Áreas Amostradas																			
	Bituba				Castanhal				Estação				Pacanari				Quaruba			
	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F
<i>Dichotomius aff. lucasi</i> (Harold 1869)				2	2				1	3	4	4			1	2	8	11	10	39
<i>Dichotomius apicalis</i> (Harold, 1869)								4					1	3		2				1
<i>Dichotomius boreus</i> (Olivier, 1789)				5				1				5				3				18
<i>Dichotomius imitator</i> (Felsche, 1901)																				1
<i>Dichotomius latilobatus</i> (Harold, 1867)																				2
<i>Dichotomius robustus</i> (Luederwaldt, 1935)																				3
<i>Dichotomius subaeneus</i> (Casteunau, 1840)								16					3			2				
<i>Dichotomius worontzowi</i> (Pereira, 1942)																				5
<i>Eurysternus aff. vastiorum</i> Martinez, 1988				1				1								1				
<i>Eurysternus balachowskyi</i> Halffter & Halffter 1976				1																
<i>Eurysternus caribaeus</i> Herbst 1789			1	23				1				8				10				11
<i>Eurysternus cayennensis</i> Castelnau 1840				1				1												
<i>Eurysternus hamaticollis</i> Balthasar 1939				3																
<i>Eurysternus</i> sp. A				2				4				1				6				1
<i>Eurysternus</i> sp. C			2	6								1			1					
<i>Eurysternus velutinus</i> Bates 1887			1									3								2
<i>Ontherus carinifrons</i> Luederwaldt 1930																				7
<i>Onthophagus bidentatus</i> Drapiez, 1819				4								1			5	1				

Tabela 1, conclusão'

Espécie	Áreas Amostradas																			
	Bituba				Castanhal				Estação				Pacanari				Quaruba			
	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F	B	C	D	F
<i>Onthophagus clypeatus</i> Blanchard, 1846									1		1			1						
<i>Onthophagus haematopus</i> Harold, 1875				6																5
<i>Onthophagus rubescens</i> Blanchard, 1846				1							1									4
<i>Oxysternon durantoni</i> Arnaud 1984				1				1								1				
<i>Oxysternon festivum</i> (Linnaeus, 1767)				2										1	1		1	1	1	27
<i>Oxysternon silenus</i> Castelnau, 1840				1																1
<i>Phanaeus cambeforti</i> Arnaud, 1982									1											
<i>Uroxys</i> sp. <i>B</i>				3																22
Total		2			3	3	5		6	3	4		6	4			3	2		
	0	31	1	115	0	8	3	0	1	4	4	9	4	5	7	110	9	4	3	217

5.3 Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de iscas

Nas cinco áreas amostradas foi encontrado padrão similar de acumulação de espécies com o aumento do esforço amostral para todas as iscas, sempre com a maior parte dos indivíduos sendo coletada em fezes (Gráfico 4).

A NMDS para as iscas organizou as amostras em três grupos distintos, um grupo para armadilhas iscadas com fezes, outro para carcaça e diplópode e um para isca de banana (Gráfico 5), indicando que pode haver três guildas distintas nas áreas.

O uso da ANOSIM evidenciou diferenças significativas entre os grupos formados pela NMDS, no que diz respeito às comunidades associadas a cada isca (Tabela 2). A comunidade que utiliza carcaças de artrópode e de vertebrado pode ser considerada estatisticamente a mesma ($R= 0,039$; $p=0,36$), enquanto as demais iscas podem abrigar grupos distintos de espécies.

De acordo com a análise SIMPER, as espécies que mais contribuíram para a formação do grupo de fezes foram *Eurysternus caribaeus* (10,51%), *Deltochilum aff. submetallicum* (10,08%), *Dichotomius aff. lucasi* (8,80%) e *Dichotomius boreus* (7,34%), essas quatro espécies contribuíram com 37,23% da abundância acumulada para os indivíduos coletados em fezes. Para carcaça, as principais espécies foram *Deltochilum aff. submetallicum* (21,24%), *Coprophanaeus dardanus* (16,42%) e *Deltochilum sp. A* (13,00%), as três espécies foram responsáveis por 50,66% da abundância acumulada. Para diplópode, as espécies foram *Deltochilum aff. submetallicum* (30,33%), *Canthidium sp. D* (15,92%) e *Deltochilum aff. peruanum* (15,01%), totalizando 61,25% da abundância total acumulada. Em banana, a única espécie responsável foi *Dichotomius lucasi*.

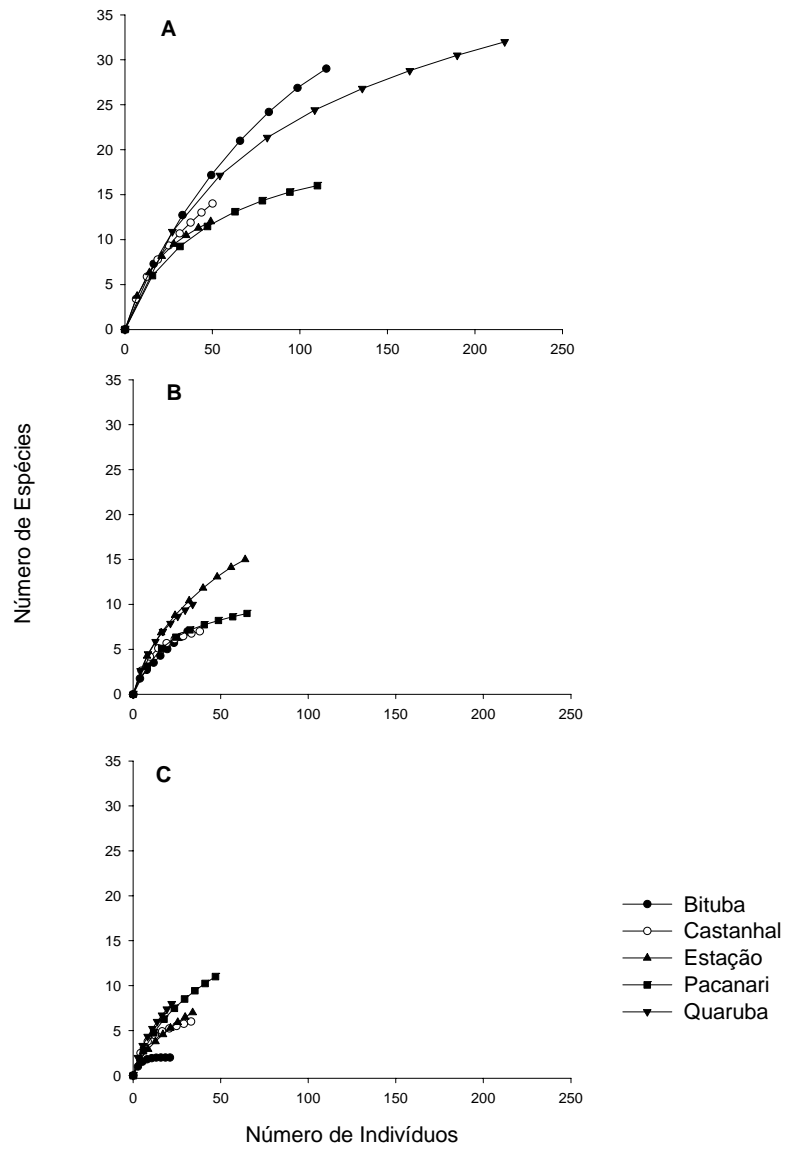


Gráfico 4 Curvas de rarefação (Mao Tao) para (A) fezes, (B) carcaça e (C) diplópode, em cada área de amostragem. Não foram incluídas as curvas para banana, devido à baixa quantidade de espécies e indivíduos coletados. Os três gráficos foram ajustados para a mesma escala

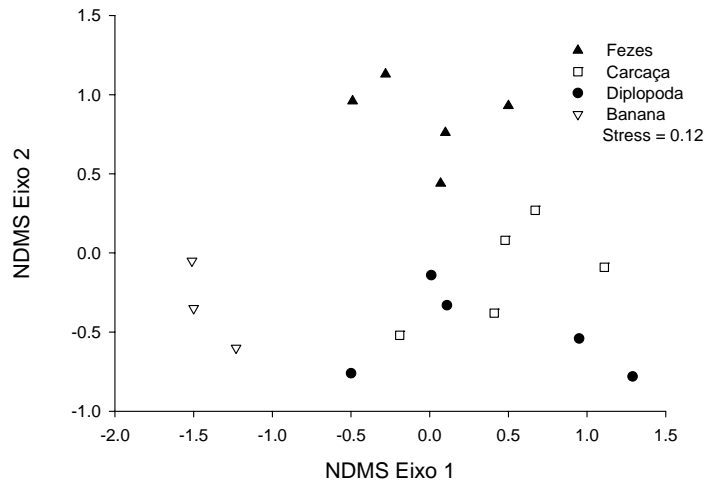


Gráfico 5 NMDS para a estrutura das comunidades de escarabeíneos para cada isca. As iscas foram agrupadas por área. A ordenação foi baseada em uma matriz de similaridade gerada pelo índice de Bray-Curtis

Tabela 2 Comparação de grupos tróficos de Scarabaeinae utilizando a ANOSIM para comparação de possíveis grupos detectados pela NMDS. Valores de p significativos indicam grupos estatisticamente distintos

Grupo	R- ANOSIM	P
Carcaça <i>versus</i> diplópoda	0,039	0,36
Carcaça <i>versus</i> fezes	0,188	0,001
Carcaça <i>versus</i> banana	0,304	0,001
Diplópoda <i>versus</i> fezes	0,232	0,001
Diplópoda <i>versus</i> banana	0,507	0,001
Fezes <i>versus</i> banana	0,341	0,001

O gráfico do *ranking* de abundância para as iscas apresentou curvas similares para três das quatro iscas (fezes, carcaça e diplópode), banana apresentou um padrão diferente (KS máximo = 0,498; p = 0,002) (Gráfico 6), com forte dominância de *D. lucasi*. *D. submetallicum* foi a espécie mais abundante em carcaça, diplópode e fezes.

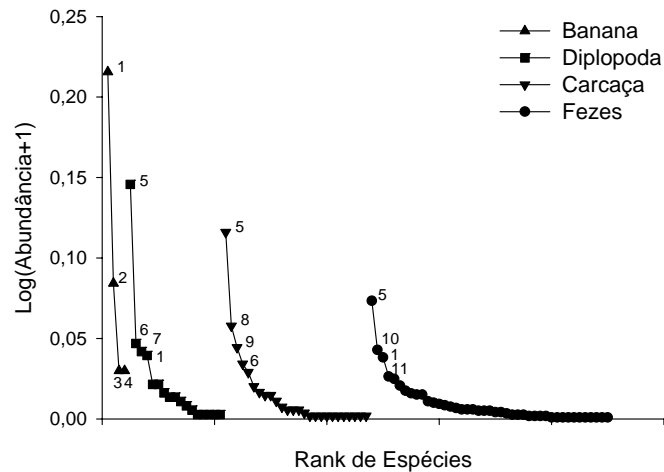


Gráfico 6 Ranking de abundância para as quatro iscas. Diplópode, carcaça e fezes apresentaram o mesmo padrão para as curvas, diferenciando-se da curva para banana. *D. submetallicum* (5) foi a espécie mais abundante em três iscas e *D. lucasi* para banana. A abundância de cada indivíduo foi transformada para $\text{Log}(N+1)$. As outras espécies são: *Dichotomius subaeneus* (2), *Oxysternon festivum* (3), *Dichotomius apicalis* (4), *Deltochilum aff. peruanum* (6), *Canthidium sp. D* (7), *Deltochilum sp. A* (8), *Coprophanæus dardanus* (9), *Eurysternus caribæus* (10), *Dichotomius boreus* (11)

5.4 Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de horários

Inicialmente, como hipótese de trabalho, foram considerados os horários das coletas como matutino (04h00-08h00), diurnos (08h00-12h00 e 12h00-16h00), vespertino (16h00-20h00) e noturnos (20h00-00h00 e 00h00-04h00). Entretanto, a análise de ordenação (NMDS) apresentou três grupos distintos, unindo claramente a comunidade matutina com a vespertina (Gráfico 7) e mantendo separados os pontos coletados durante a noite e durante o dia. Com

isso, os horários matutino e vespertino foram incluídos em um único grupo chamado crepuscular e nova análise foi realizada (Tabela 3 e 4, Gráfico 8).

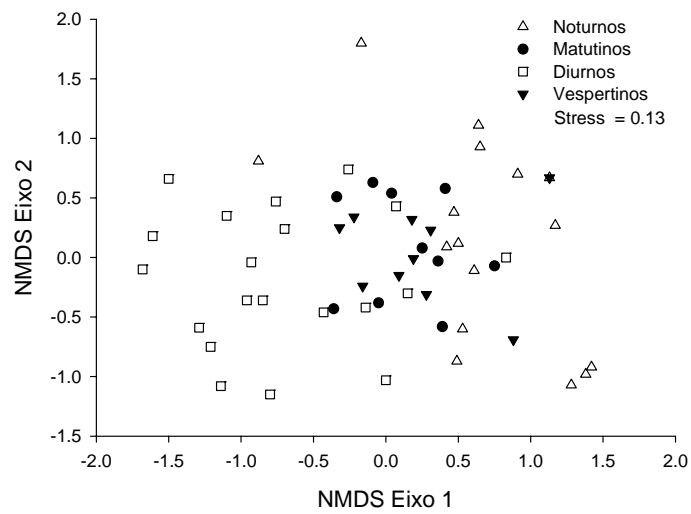


Gráfico 7 NMDS para os quatro horários de coleta em cinco áreas de florestas. Os horários são noturno (20h00-04h00), matutinos (04h00-08h00), diurnos (08h00-16h00) e vespertinos (16h00-20h00). Para a construção do NMDS foram utilizados dados transformados em $\log(N+1)$ e estandardizados, submetidos ao índice de similaridade de Bray-Curtis

Tabela 3 Comparação de grupos temporais de Scarabaeinae utilizando a ANOSIM para comparação de possíveis grupos detectados pela NMDS. Valores de p significativos indicam grupos estatisticamente distintos

Grupos	R- ANOSIM	Valor de p
Noturno <i>versus</i> matutino	0,035	0,002
Noturno <i>versus</i> diurno	0,334	0,001
Noturno <i>versus</i> vespertino	0,131	0,038
Matutino <i>versus</i> diurno	0,19	0,008
Matutino <i>versus</i> vespertino	-0,046	0,773
Diurno <i>versus</i> vespertino	0,16	0,02

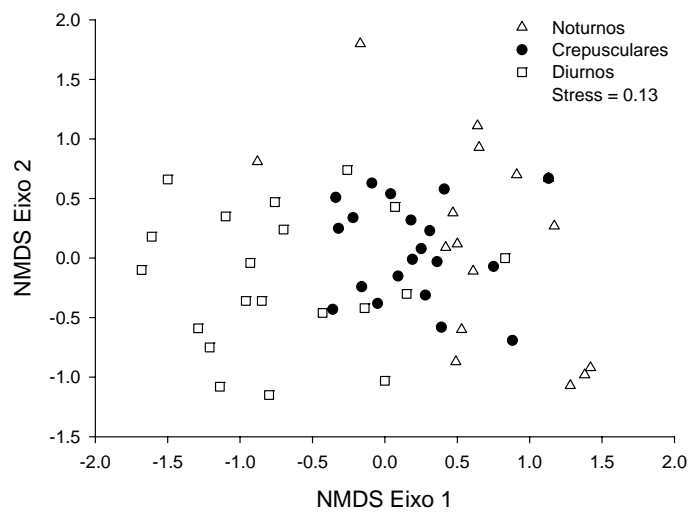


Gráfico 8 NMDS considerando os grupos noturno (20h00-04h00), crepuscular (04h00-08h00 e 16h00-20h00) e diurno (08h00-16h00). Para a construção do NMDS foram utilizados dados transformados em log (N+1) e estandardizados, submetidos ao índice de similaridade de Bray-Curtis

Tabela 4 Comparação de grupos temporais de Scarabaeinae utilizando a ANOSIM para comparação dos grupos formados anteriormente pela NMDS. Valores de p significativos indicam grupos estatisticamente distintos

Grupos	R- ANOSIM	Valor de p
Noturno <i>versus</i> crepuscular	0,042	0,02
Noturno <i>versus</i> diurno	0,439	0,04
Diurno <i>versus</i> crepuscular	0,20	0,02

O gráfico de ranking de abundância para os horários evidenciou um padrão similar para as curvas dos períodos crepuscular e diurno (KS máximo= 0,697; p = 0, 075) e um padrão diferente para noturno (DS máximo = 0,534; p = 0, 021) (Gráfico 9). A espécie mais abundante no horário crepuscular foi *D. submetallicum*, *C. triangularis I* foi a espécie mais abundante durante o período diurno e *D. boreus*, a mais abundante no período noturno

De acordo com a análise SIMPER, as espécies que mais contribuíram para a formação do grupo crepuscular foram *Deltochilum aff. submetallicum* (32,72%), *Dichotomius aff. lucasi* (10,23%) e *Dichotomius apicalis* (10,10%), as quais foram responsáveis por 53,04% da abundância total neste período. Para o período noturno, as principais espécies foram *Dichotomius boreus* (56%), *Dichotomius subaeneus* (17,07%) e *Deltochilum aff. peruanum* (8,22%), as quais representam 81,29% da abundância total desse período. Para o período diurno, as principais espécies foram *Canthon triangularis I* (22,53%), *Eurysternus caribaeus* (19,28%) e *Deltochilum aff. submetallicum* (12,21%), representando 54,02% da abundância deste período.

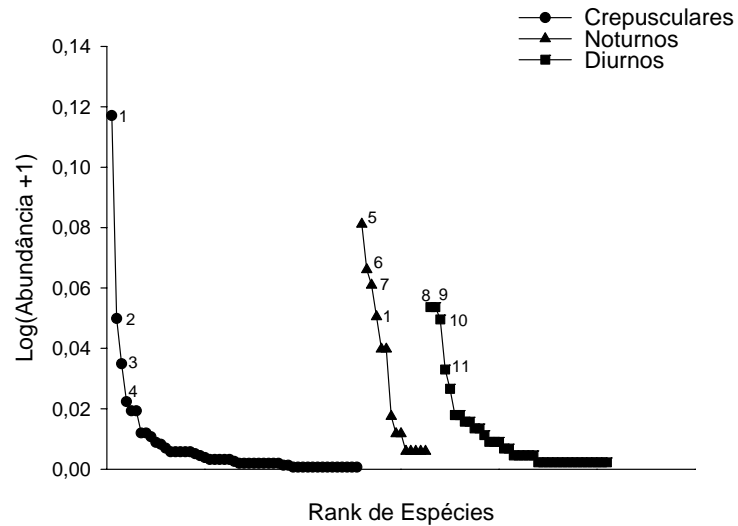


Gráfico 9 Ranking de abundância para os três períodos de amostragem. Nos horários diurno e crepuscular obteve-se o mesmo padrão para as curvas, diferenciando-se da curva para noturnos. *D. submetallicum* (1) foi a espécie mais abundante no período crepuscular, *C. triangularis* 1 (8) para o período diurno e *D. boreus* (5) no período noturno. A abundância de cada indivíduo foi transformada para $\text{Log}(N+1)$. As outras espécies foram: *Dichotomius* aff. *lucasi* (2), *Deltochilum* sp. A (3), *Deltochilum* aff. *peruanum* (4), *Dichotomius* *subaeneus* (6), *Uroxys* sp. B (7), *Oxysternon* *festivum* (9), *Eurysternus* *caribaeus* (10) e *Canthon* *quadriguttatus* (11)

6 DISCUSSÃO

Nesta seção os resultados encontrados neste trabalho serão discutidos de acordo com a literatura.

6.1 Padrões gerais de diversidade, preferência alimentar e período de atividade

Este trabalho representa a primeira tentativa experimental de compreender como a comunidade de escarabeíneos se organiza ao longo do dia e suas preferências alimentares na Amazônia Oriental brasileira. Os resultados evidenciam a existência de três grupos distintos, sendo o grupo crepuscular o mais diverso. Com relação às iscas, a comunidade que utiliza carcaça de vertebrados e de invertebrados, provavelmente, é a mesma. Fezes foram a isca que mais coletou indivíduos e também a mais rica em espécies, em contraste com a banana fermentada, que coletou poucos indivíduos e espécies. O número de espécies coletado neste trabalho (59) está próximo do esperado para a região amazônica de maneira geral. Por exemplo, Silva (2005) coletou 51 espécies, trabalhando em diferentes tipos de uso do solo na Amazônia; Scheffler (2005) coletou 60 espécies no mês de outubro, início da estação chuvosa na região amazônica, enquanto Gardner et al. (2008) coletaram 72 espécies de escarabeíneos na mesma região do presente trabalho.

Apesar de ser esperada, ao menos em tese, uma equidade numérica elevada entre as espécies da fauna de florestas tropicais, no presente trabalho encontrou-se, para as cinco áreas, um padrão diferente do inicialmente esperado, tendo as cinco áreas apresentado uma espécie altamente dominante sobre as demais da comunidade. Esse padrão já foi verificado anteriormente em vários estudos realizados no Brasil em ambientes de Mata Atlântica, além de Cerrado, Tabuleiro Nordestino, Pantanal e Brejo de Altitude (MEDRI; LOPES, 2001; MILHOMEM et al., 2003; ENDRES et al., 2007; LOUZADA et al., 2007; SILVA et al., 2007). Silva (2005), também encontrou um padrão similar, na Amazônia ocidental, ao observado neste estudo. Nas cinco áreas de coleta, grande parte das espécies foi representada por poucos indivíduos. Conforme

Halffter (1991), essa distribuição, em que poucas espécies são muito abundantes e muitas são representadas por um número restrito de indivíduos, é característica de comunidades de escarabeíneos em florestas tropicais, contrastando, na maioria das vezes, com o esperado pela teoria ecológica para essas regiões.

Fezes foram a isca em que mais se coletaram indivíduos. Este padrão também foi verificado, em outros estudos, em ecossistemas de Mata Atlântica no Brasil, nos quais foram utilizados outros tipos de iscas, além de fezes humanas (LOUZADA; LOPES, 1997; SILVA et al., 2007).

A maior parte dos indivíduos foi coletada no início da manhã e no final da tarde, período correspondente ao horário crepuscular. Esse padrão pode estar ligado ao fato de os escarabeíneos apresentarem comportamento de forrageamento que acompanha temporalmente o período de defecação da comunidade de primatas e grandes vertebrados. Segundo Andresen (2002), macacos do gênero *Alouata* têm um padrão bimodal de defecação ao longo do dia, ocorrendo uma defecação pela manhã (entre 07h00 e 10h00), antes de iniciarem as atividades, e outra no final da tarde, após o longo período de descanso da tarde.

6.2 Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de iscas

As condições de umidade e temperatura em florestas tropicais fazem com que manchas de fezes, carcaças frescas e frutos em decomposição sejam rapidamente perdidos. Indivíduos especializados nesses tipos de recursos precisam localizá-los o mais rápido possível. O tempo em que fezes frescas ficam disponíveis no ambiente é bem menor do que o de carcaças frescas e as fezes de pequenos mamíferos são, normalmente, mais dispersas no ambiente que dos grandes mamíferos (GILL, 1991). Para isso, os escarabeíneos têm uma lamela olfativa nas antenas, que captam as plumas de odores dos recursos,

permitindo a rápida localização de depósito de alimento. Neste trabalho, a maior parte dos escarabeíneos foi coletada em fezes e, de acordo com Halffter e Matthews (1966), a coprofagia é o principal hábito alimentar dos escarabeíneos em florestas tropicais. Em muitos trabalhos, é retratada a atratividade de vários tipos de fezes pelos escarabeíneos, mas em poucos as diferenças entre tipos de iscas diferentes é elucidada. Korasaki, trabalhando com iscas diferentes (fezes suínas frescas, carne bovina, sardinha e banana em decomposição), também coletou a maior parte dos indivíduos em fezes (informação verbal).

A escolha por um recurso pode estar ligada a biologia evolutiva dos escarabeíneos. Esses insetos têm a coprofagia como um hábito alimentar mais primitivo em relação ao uso de carcaças e frutas em decomposição. A coprofagia provavelmente se fixou como hábito alimentar predominante no grupo com a radiação dos mamíferos, os quais geraram um novo tipo de recurso em grandes proporções. Fezes constituíam, assim, o principal recurso alternativo à matéria vegetal em decomposição e a fezes de répteis (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). A forte associação dos escarabeíneos a fezes deve-se, provavelmente, ao fato de parte significativa da dieta dos adultos desses insetos ser constituída, na realidade, pelos microrganismos encontrados no detrito, e não o detrito em si. Neste contexto, fezes têm grande quantidade de microrganismos do trato intestinal, que são eliminados vivos ou não na defecação, os quais podem ser fundamentais no metabolismo desses insetos.

Poucos indivíduos e espécies foram coletados com banana em decomposição. Geralmente, frutos em decomposição são utilizados por poucas espécies especialistas neste recurso e, mais frequentemente, por espécies generalistas que se alimentam de fezes, pelo fato de esse recurso ser também uma fonte rica em bactérias e leveduras para alimentação dos adultos e larvas (LARSEN et al., 2006).

Os resultados encontrados evidenciam que a comunidade de besouros que utilizam carcaça é a mesma que utiliza diplópode em decomposição. De acordo com Gill (1991), besouros necrófagos que exploram carcaças de vertebrados frequentemente utilizam carcaças de artrópodes como recurso alimentar alternativo ou, mesmo, para reprodução. Em outros trabalhos também foi reportada a utilização de carcaça de diplópode por escarabeíneos (LUEDERWALDT, 1911; PEREIRA; MARTINEZ, 1956; HOWDEN; YOUNG, 1981; JANZEN, 1983; BRUHL; KRELL, 2003; KRELL, 2004). Segundo Bruhl e Krell (2003), a utilização de carcaças de diplópode por escarabeíneos necrófagos é comum em regiões nas quais existem grandes espécies de milípedes.

Necrofagia é um hábito nutricional comum em besouros escarabeíneos (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). O tipo de carcaça utilizado como recurso para alimentação ou reprodução depende da disponibilidade (i. e. da fauna da região). Em muitas regiões dos trópicos, grandes diplópodes são muito abundantes (DANGERFIELD, 1990; MAHSBERG, 1997; BRUHL; KRELL, 2003). Krell et al. (1996) encontraram cinquenta espécies de escarabeíneos, alimentando-se em carcaças de diplópodes, em Borneo. Provavelmente, a exploração desse tipo de carcaça é uma vantagem para escarabeíneos necrófagos generalistas, servindo como recurso adicional.

6.3 Padrões de diversidade e estrutura da comunidade em função de horários

Segundo Halffter e Matthews (1966), a maior parte da comunidade de escarabeíneos em florestas tropicais tem um período de atividade noturno, o que não está de acordo com os resultados deste trabalho, uma vez que o período crepuscular foi o que apresentou maior riqueza e abundância de indivíduos. Em alguns trabalhos, nos quais foi avaliado o período de atividade de escarabeíneos

em florestas tropicais, foi demonstrado que existem dois grandes grupos de espécies, formando duas principais guildas temporais, uma noturna e outra diurna (DAVIS, 1999; FINCHER et al., 1971; GILL, 1991; WALTER, 1985). Essas diferenças podem estar ligadas ao fato de o fornecimento de recurso durante o dia ser diferente em ecossistemas com estruturas e dinâmicas distintas. No Panamá, várias espécies mostraram muitos modelos alternativos de atividade ao longo do dia, sendo algumas espécies possivelmente crepusculares (GIL, 1991) ou, então, ativas durante o dia e a noite (HOWDEN; YOUNG, 1981).

Fatores como umidade, temperatura e luminosidade são conhecidos por regular o período de atividade dos escarabeíneos. No Jari, local onde foram coletadas as amostras para a realização deste trabalho, os escarabeíneos demonstraram padrões distintos de atividade entre as espécies que refletem, possivelmente, suas preferências pelos diversos microclimas formados ao longo do dia ou as taxas de produção de recursos alimentares. Young (1984) observou que vários indivíduos de algumas espécies de escarabeíneos têm preferência pelo forrageio durante a manhã (07h00-09h00), quando a radiação solar está combinada com a umidade do dia. O fato de essas espécies serem mais abundantes nessas condições e forragearem quando as temperaturas são reduzidas sugere relação entre forrageio e disponibilidade de luminosidade solar.

Algumas espécies diurnas demonstram vários padrões de atividade ao longo do dia, mas algumas são mais específicas e demonstram um pico no período de atividade logo no início da manhã e outro pico no final da tarde. No presente trabalho, a maioria das espécies mostrou-se crepuscular. Como discutido anteriormente, isso pode estar ligado ao período de atividade de mamíferos arbóreos. Macacos do gênero *Alouata* têm um padrão bimodal de defecação e, de acordo com Andresen (2002), esses macacos, frequentemente, geram grandes massas fecais após o período de defecação e são responsáveis pelo maior volume de fezes produzidas por mamíferos arbóreos em florestas

neotropicais. Howden e Young (1981) encontraram, no Panamá, um padrão bimodal de atividade dos escarabeíneos similar ao deste trabalho. Uma explicação possível para isso pode ser a baixa abundância de mamíferos noturnos e, com isso, escarabeíneos noturnos são ativos no início na noite, explorando os remanescentes de recursos produzidos no final da tarde.

Espécies que são possivelmente diurnas ou noturnas precisam ter adaptações muito diferentes (comportamentais ou morfológicas) para atividade durante esses períodos (HANSKI; CAMBEFORT, 1991). A separação temporal que existe entre espécies ativas durante o dia e espécies ativas à noite significa que competidores com ecologia ou comportamento similar (i.e. grupo mesmo funcional) dificilmente se encontram e isso possibilita a coexistência de espécies na mesma escala espacial (DAVIS, 1999). Os resultados deste estudo demonstram uma clara dicotomia entre as espécies diurnas e noturnas e também uma sobreposição na média de atividade entre as espécies noturnas e diurnas, não tendo picos de diversidade significativos nesses períodos. Com isso, os escarabeíneos da região podem ser separados em três guildas claras, com base na dinâmica dos recursos, em vez de várias guildas. Os picos de atividade tendem a ser feitos por guildas funcionais diferentes, as quais utilizam os recursos de diferentes formas.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A diferenciação do recurso entre espécies pode favorecer um papel maior na coexistência entre espécies dentro de uma comunidade ao longo de um ou mais gradientes de recursos. Isso é particularmente verdade em ecossistemas tropicais, onde existe variedade grande de recursos e de habitats e alto grau de complexidade espacial. O particionamento de recursos tem mostrado ser a

hipótese mais plausível para explicar a separação temporal e alimentar das espécies de escarabeíneos no presente trabalho.

Mais trabalhos comportamentais ainda precisam ser realizados para que se possa compreender a preferência dos escarabeíneos por diferentes tipos de luminosidade, variações na umidade e temperatura, para tentar esclarecer a distribuição temporal dessa comunidade. Entretanto, esta tese amplia o conhecimento desse importante grupo de insetos, no que diz respeito à utilização de diferentes recursos alimentares em diferentes horários do dia, o que promove a segregação de espécies potencialmente competidoras.

REFERÊNCIAS

ALLEE, W. C. Measurement of environmental factors in the tropical rain-forest of Panamá. **Ecology**, New York, v. 7, n. 3, p. 273-302, 1926.

ANDRESEN, E.; FEER, F. The role of dung beetle as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rain forests. In: FORGET, P. M. et al. (Ed.). **Oxon seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. Cambridge: CABI International, 2005. p. 331-349.

ANDRESEN, E. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. **Biotropica**, Malden, v. 34, n. 2, p. 261-272, 2002.

ARROW, G. J. New species of lamellicorn beetles (Subfam. Coprinae) from South America. **Stylops: A Journal of Taxonomic Entomology**, Londres, v. 1, n. 1, p. 223-226, 1932.

BERGSTROM, B. C.; MAKI, R. L.; WERNER, B. A. Small dung beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostongylid eggs in sheep and cattle feces. **Proceeding of the Helminthology Society of Washington**, Washington, v. 43, n. 3, p. 171-174, 1976.

BORNEMISSA, G. F.; WILLIAMS, C. H. An effect of dung beetle activity on plant yield. **Pedobiologia**, Berlin, v. 1, n. 1, p. 1-7, 1970.

BRÜHL, C.; KRELL, F. T. Finding a rare resource: Bornean Scarabaeoidea (Coleoptera) attracted by defensive secretions of diplopoda. **Coleopterists Bulletin**, New York, v. 57, n. 1, p. 51-55, 2003.

CAMBEFORT, Y. From saprophagy to coprophagy. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Ed.). **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University, 1991. p. 22-35.

CAMBEFORT, Y.; WALTER, P. Dung beetles in tropical forests in Africa. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Ed.). **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University, 1991. p. 198-210.

CANO, E. B. *Deltochilum valgum acropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habits and distribution. **Coleopterists Bulletin**, New York, v. 52, n. 2, p. 174-178, 1998.

CLARKE, K. R. Nonparametric analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, Sidney, v. 18, n. 1, p. 117-143, 1993.

CORRÊA, J. C. **Avaliação da degradação de pasto em um latossolo amarelo da Amazônia Central**. 1989. 111 p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

DANGERFIELD, J. M. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. **Pedobiologia**, Berlin, v. 34, n. 2, p. 141-150, 1990.

DAVIS, A. J. et al. The ecology and behavior of arboreal dung beetles in Borneo. In: STORK, N. E.; ADIS, J.; DIDHAM, R. (Ed.). **Canopy arthropods**. London: Chapman and Hall, 1997. p. 417-432.

DAVIS, A. J. Species packing in tropical forests: diel flight activity of rain forest dung-feeding beetles (Coleoptera: Aphodidae, Scarabaeidae, Hybosoridae) in Borneo. **Raffles Bulletin of Zoology**, Cingapura, v. 47, n. 2, p. 473-486, 1999.

DOUBE, B. M. Dung beetles of Southern Africa. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Ed.). **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University, 1991. p. 133-155.

ENDRES, A. A.; CREÃO-DUARTE, A. J. HERNÁNDEZ, M. I. M. Diversidade de Scarabaeidae (Coleoptera) da Reserva Biológica Guaribas, Mamanguape, Paraíba, Brasil: uma comparação entre Mata Atlântica e Tabuleiro Nordestino. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 51, n. 1, p. 67-71, 2007.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 7, n. 3, p. 459-474, 1991.

ESTRADA, A. et al. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 14, n. 4, p. 577-593, 1998.

FEER, F. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guiananrain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 15, n. 1, p. 1-14, 1999.

FINCHER, G. T.; DAVIS, R.; STEWART, T. B. Flight activity of coprophagous beetles on a swine pasture. **Annals of Entomological Society of America**, New York, v. 64, n. 3, p. 855-860, 1971.

FREY, G. Parc National de la Garamba Mission H. de Saeger, Onthophagini (Coleoptera, Lamellicornia). **Institut des Parcs Nationaux du Congo et du Ruanda-Urundi**, Congo, v. 21, p. 69-98, 1961.

GARDNER, T. A. et al. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, Londres, v. 45, n. 3, p. 883-893, 2008.

GILL, B. D. Dung beetles in tropical American forests. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Ed.). **Dung beetle ecology**. Princeton: Princeton University, 1991. p. 211-229.

HALFFTER, G.; ARELLANO, L. Variación de la diversidad en especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical. In: NAVARRETE HEREDIA, J. L.; FIERROS-LÓPEZ, H. E.; BURGOS-SOLORIO, A. (Ed.). **Tópicos sobre Coleoptera de México**. Guadalajara: Universidad de Guadalajara, 2001. p. 35-53.

HALFFTER, G.; EDMOUNDS, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutionary approach.** Cidade do Mexico: Instituto de Ecologia, 1982. 176 p.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E.; HALFFTER, V. Comparative studies on the structure of scarab guild in tropical rain forest. **Folia Entomologica Mexicana**, Jalapa, v. 82, p. 195-238, 1992.

HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. **Biological International**, New York, v. 27, n. 1, p. 15-21, 1993.

HALFFTER, G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Folia Entomológica Mexicana**, Jalapa, v. 82, n. 1, p. 195-238, 1991.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E. G. The natural history of dung beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomológica Mexicana**, Jalapa, v. 12, n. 14, p. 1-312, 1966.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. **Dung beetles ecology.** Princeton: Princeton University, 1991. 481 p.

HANSKI, I. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. **Acta Zoologica Fennica**, Helsinki, v. 167, n. 1 p. 1-45, 1983.

HANSKI, I.; KRIKKEN, J. Dung beetles in tropical forest in Southeast Asia. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Ed.). **Dung beetle ecology.** Princeton: Princeton University, 1991. p. 179-97.

HOWDEN, H. F.; YOUNG, O. P. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). **Contributions of the American Entomological Institute**, New York, v. 18, n. 1, p. 1-204, 1981.

JANZEN, D. H. Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pasture. **Oikos**, Copenhagen, v. 41, n. 2, p. 274-283, 1983.

KLEIN, B. C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. **Ecology**, New York, v. 70, n. 6, p. 1715-1725, 1989.

KRELL, F. T. East African dung beetles (Scarabaeidae) attracted by defensive secretions of Millipedes. **Journal of East African Natural History**, Quênia, v. 93, n. 1, p. 69-73, 2004.

KRELL, F. T.; SCHMITT, T.; KREMER, F. Scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) specialized on diplopod carcasses (Myriapoda: Diplopoda). In: INTERNATIONAL CONGRESS OF MYRIAPODOLOGY, 10., 1996, Copenhagen. **Abstracts...** Copenhagen: [s.l.], 1996. p. 35.

LARSEN, T. H.; LOPERA, A.; FORSYTH, A. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **The Coleopterists Bulletin**, New York, v. 60, n. 4, p. 315-324, 2006.

LOUZADA, J. N. C. **A comunidade de Scarabaeidae s. str. (Insecta: Coleoptera), em fragmentos de floresta atlântica.** 1995. 110 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

LOUZADA, J. N. C.; LOPES, F. S. A comunidade de Scarabaeidae copro-necrófagos (Coleoptera) de um fragmento de mata atlântica. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 41, n. 1, p. 117-121, 1997.

LOUZADA, J. N. C.; LOPES, F. S.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Structure and composition of a dung beetle community (Coleoptera, Scarabaeinae) in a small forest patch from Brazilian Pantanal. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 9, n. 2, p. 199-203, dez. 2007.

LUEDERWALDT, H. Os insetos necrófagos paulistas. **Revista do Museu Paulista**, São Paulo, v. 8, p. 414-433, 1911.

MAHSBERG, D. *Pelmatojulus tigrinus*, a key detritivore of a tropical gallery forest (Diplopoda, Spirobolida: Pachybolidae). **Entomologica Scandinavica Supplementum**, Scandinavia, v. 51, n. 2, p. 269-280, 1997.

MATHEWS, E. G. A revision of the Scarabaeinae dung beetles of Australia: I. Tribe Onthophagini. **Australian Journal of Zoology Supplementary Series**, Sydney, v. 9, n. 1, p. 1-133, 1972.

- MAY, R. M. How many species are there on earth? **Science**, New York, v. 241, n. 4872, p. 1441-1449, 1988.
- MEDRI, I. M.; LOPES, J. Scarabaeidae (Coleoptera) do parque estadual Mata dos Godoy e de área de pastagem, no norte do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 18, n. 1, p. 135-141, 2001.
- MILHOMEM, M. S.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; DINIZ, I. R. Técnicas de coleta de besouros copro-necrófagos no Cerrado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 11, p. 1249-1256, 2003.
- MONTREUIL, O. Analyse phylogénétique et parafilie des Coprini et Dichotomiini (Coleoptera: Scarabaeidae), scénario biogéographique. **Annales de la Société Entomologique de France**, Paris, v. 34, n. 2, p. 135-148, 1998.
- NEALIS, V. G. Habitat association and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 55, n. 2, p. 138-147, 1977.
- NICHOLS, E. et al. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, Londres, v. 141, n. 6, p. 1461-1474, 2008.
- PECK, S. B.; FORSYTH, A. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 60, n. 5, p. 1624-1634, 1982.
- PEREIRA, F. S.; MARTÍNEZ, A. Os gêneros de Canthonini americanos (col. Scarabaeidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 6, p. 91-192, 1956.
- PHILIPS, T. K.; PRETORIUS, R.; SCHOLTZ, C. H. A phylogenetic analysis of the dung beetles: (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. **Invertebrate Systematics**, Melbourne, v. 18, n. 1, p. 1-36, 2004.
- PIRES, J. M. Tipos de vegetação da Amazônia. **Brasil Florestal**, Brasília, v. 17, n. 5, p. 48-58, 1974.
- RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2. ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural, 1997. 747 p.

SCHEFFLER, P. Y. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 21, n. 1, p. 9-19, Jan. 2005.

SILVA, F. A. B.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; MOURA, R. C. Comunidade de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) copro-necrófagos da região de Brejo Novo, Caruaru, Pernambuco, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 51, n. 2, p. 228-233, 2007.

SILVA, P. H. **Estrutura de comunidades de Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) em diferentes sistemas de uso da terra na Amazônia**. 2005. 47 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

SILVEIRA, F. A. O. et al. Predation on *Atta laevigata* (Smith 1858) (Formicidae:Attini) by *Canthon virens* (Mannerheim 1829) (Coleoptera Scarabaeidae). **Tropical Zoology**, Firenze, v. 19, n. 1, p. 1-7, 2006.

SPECTOR, S. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. **Coleopterist Bulletin**, New York, v. 60, n. 5, p. 71-83, 2006.

TOKESHI, M. **Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives**. Oxford: Blackwell Science, 1999. 454 p.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae S. STR. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. In: MARTIN PIERA, F.; MORRONE, J. J.; MELIC, A. (Ed.). **Hacia un Proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000**. Zaragoza: SEA, 2000. p. 183-195. (Monografias tercer milenio, 1).

VAZ-DE-MELLO, F. Z.; LOUZADA, J. N. C. Considerações sobre forrageio arbóreo por Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea), e dados sobre sua ocorrência em floresta tropical do Brasil. **Acta Zoológica Mexicana**, Jalapa, v. 72, n. 1, p. 55-61, 1997.

VAZ-DE-MELLO, F. Z. Revision and phylogeny of the dung beetle genus *Zonocoprís* Arrow 1932 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), a phoretic of land snails. **Annales de la Société Entomologique de France**, Paris, v. 43, n. 2, p. 231-239, 2007.

WALTER, P. Diurnal and nocturnal flight activity of Scarabaeinae coprophages in tropical Africa. **Geo-Eco-Trop**, Paris, v. 9, n. 1, p. 67-87, 1985.

WHITMORE, T. C. **Tropical rain forests of the Far East**. Oxford: Oxford University, 1984. 352 p.

WHITTAKER, R. H.; LEVIN, S. A.; ROOT, R. B. Niche, habitat, and ecotope. **The American Naturalist**, Chicago, v. 107, n. 955, p. 321-338, 1973.

WILSON, E. O. **The diversity of life**. Cambridge: Belknap, 1992. 494 p.

YOUNG, O. P. Perching of neotropical dung beetles on leaf surfaces: an example of behavioral or thermoregulation? **Biotropica**, Malden, v. 16, n. 4, p. 324-327, 1984.

ZUNINO, M. Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y su implicaciones biogeográficas. **Folia Entomologica Mexicana**, Jalapa, v. 64, n. 1, p. 101-115, 1985.