

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

JULIANO ANDRÉ BOGONI

**ASSOCIAÇÕES ENTRE BESOUCOS ESCARABEÍNEOS E
MAMÍFEROS DE MÉDIO E GRANDE PORTE DA MATA
ATLÂNTICA EM SANTA CATARINA, BRASIL**

Florianópolis

2014

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

JULIANO ANDRÉ BOGONI

**ASSOCIAÇÕES ENTRE BESOUROS ESCARABEÍNEOS E
MAMÍFEROS DE MÉDIO E GRANDE PORTE DA MATA
ATLÂNTICA EM SANTA CATARINA, BRASIL**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina para obtenção de grau de Mestre em Ecologia

Orientadora: Prof^a. Dra. Malva Isabel Medina Hernández

Co-orientador: Dr. Maurício Eduardo Graipel

Florianópolis

2014

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Bogoni, Juliano André

Associações entre besouros escarabeíneos e mamíferos de médio e grande porte da Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil / Juliano André Bogoni ; orientadora, Malva Isabel Medina Hernández ; co-orientador, Maurício Eduardo Graipel. - Florianópolis, SC, 2014.

97 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

Inclui referências

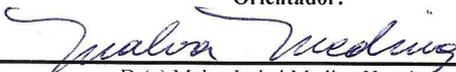
1. Ecologia. 2. Defaunação. 3. Scarabaeinae. 4. Comunidades. I. Hernández, Malva Isabel Medina. II. Graipel, Maurício Eduardo. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

“Associações entre escarabeíneos e mamíferos de médio e grande porte da Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil”.

por

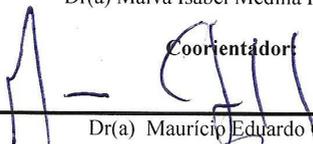
Juliano André Bogoni
Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora (Port. 04/PPGECO/2014) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia - UFSC, composta pelos Professores Doutores:

Orientador:



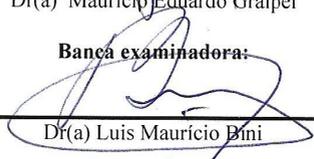
Dr(a) Malva Isabel Medina Hernández

Coorientador:



Dr(a) Maurício Eduardo Graipel

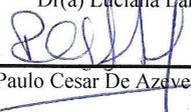
Banca examinadora:



Dr(a) Luis Mauricio Bini



Dr(a) Luciana Lannuzzi



Dr(a) Paulo Cesar De Azevedo-Simoes Lopes

Coordenadora:



Dra. Natalia Hanazaki
Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Florianópolis, 20 de fevereiro de 2014.

À minha família e à minha companheira Andréia, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar toda minha família, meu pai Juarez, minha mãe Celita e minha irmã Talita e minha maravilhosa companheira Andréia Tomazoni por acreditarem no meu potencial e pelo incentivo de sempre!

Agradeço também a todo o pessoal do Laboratório de Ecologia Terrestre Animal (LECOTA), em especial a Pedro Giovâni da Silva, Renata Calixto Campos, Daniel Albeny Simões, Patrícia Menegaz de Farias, Moacyr Battilani Filho e Artur Palau e a Douglas Farias do Laboratório de Ecologia de Anfíbios e Répteis (LEAR) pelo apoio em campo e no laboratório e nos momentos de discussões que sempre engrandecem o conhecimento.

Ao pessoal do Laboratório, em especial a Felix Rosumek, Karla Scherer e o conterrâneo do velho-oeste, Cristian Klunk, mesmo sendo gremista...

Também agradeço a todos os professores e profissionais e a todos meus colegas do PPG-Ecologia, UFSC pelos ensinamentos e apoio.

Agradeço a minha orientadora Dr^a. Malva Isabel Medina Hernández e ao meu co-orientador Dr. Maurício Eduardo Graipel que me acolheram e proporcionaram-me condições e aprendizados que foram, e sempre serão, fundamentais para minha carreira acadêmica.

Agradeço ao Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, da Universidade Federal do Mato Grosso, pela identificação taxonômica das espécies de escarabeíneos.

Ao professor Dr. Benedito Cortes Lopes pela colaboração apresentada durante a Semana Acadêmica de Pesquisa em Ecologia (SAPECO) e ao professor Dr. Nivaldo Peroni, por ter sido membro da pré-banca, contribuindo muito com seus comentários, além disso, pelas discussões e ensinamentos a respeito de algumas análises.

Agradeço, também, a todas as pessoas envolvidas na coleta de dados e na logística: Vanessa Kuhnen, Cássio Marcon, Thiago Maccarini, Felipe Fantacini, Pedro Volkmer de Castilho, Michel Omena, Micheli Ribeiro Luiz, José Carlos dos Santos Júnior, Marcos Tortato, Fernando Vilas-Boas Goulart, Fernando José Pimentel Teixeira, Christiane Pimentel Teixeira, Ademir Reis, Paulo Schweitzer, Adilson Aparecido da Silva, Jhonatan Vicente Trindade e Fernando Brüggemann.

Além disso, gostaria de agradecer a Fundação do Meio Ambiente de Santa Catarina (FATMA) e aos donos e administradores das RPPNs pesquisadas: RPPN Chácara Edith, RPPN Leão da Montanha, RPPN Rio das Lontras e RPPN Caraguatá, ao Instituto Felinos do Aguaí, ao pessoal do Parque Nacional São Joaquim e do Hotel Plaza Caldas da Imperatriz.

Agradeço também aos membros da banca examinadora e da pré-banca pela disponibilidade de participar da avaliação desse trabalho e partilharem, assim, seus conhecimentos.

Além disso, se eu, porventura me esqueci de algum nome, peço desculpas e por gentileza, não considere isso e saiba que eu fico profundamente agradecido.

Obrigado.

RESUMO

Os escarabeíneos estão ecológica e evolutivamente ligados aos mamíferos já que se alimentam e nidificam usando suas fezes e carcaças; assim, dependem da qualidade e quantidade desses recursos, que muitas vezes é escasso temporal ou espacialmente. Efeitos decorrentes da defaunação da mastofauna podem ter importantes implicações na estrutura das comunidades de escarabeíneos e sugerem efeitos em cascata, tais como, a redução da dispersão secundária de sementes, da incorporação de matéria orgânica no solo e o comprometimento de serviços ecossistêmicos dependentes desses grupos. O objetivo desse trabalho foi avaliar a relação entre a riqueza de mamíferos e de escarabeíneos com base na hipótese de que a estruturação das comunidades de escarabeíneos está relacionada à composição de mamíferos, assim como à estrutura do hábitat e à distância espacial entre locais. Além disso, visou avaliar a atratividade de espécies de escarabeíneos em relação à oferta de fezes de mamíferos nativos de guildas tróficas diferentes, assumindo a hipótese de que a atratividade irá variar de acordo com a espécie de escarabeíneos e com tipo de fezes. O estudo foi conduzido em seis Unidades de Conservação localizadas na Serra Geral Catarinense, onde foram estabelecidas 15 estações de amostragem. Os registros mastofaunísticos foram realizados entre os anos 2005 e 2011, com armadilhas fotográficas. Nas mesmas estações, entre 2009 e 2013 foram coletados os escarabeíneos seguindo protocolo padrão através de armadilhas de queda. Para a avaliação da atratividade alimentar foram utilizadas como isca fezes de carnívoros (*Puma concolor*: puma), onívoros (*Cerdocyon thous*: graxaim e *Sapajus nigritus*: macaco-prego) e herbívoros (*Tapirus terrestris*: anta) em cinco áreas no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, com quatro armadilhas de queda em cada área, em três campanhas no verão de 2013. As análises para verificar a associação entre escarabeíneos e mamíferos incluíram, para os mamíferos: dados de riqueza e índices de dissimilaridade; e, para as comunidades de escarabeíneos: riqueza, abundância, biomassa e índices de dissimilaridade. As análises estatísticas entre dados de escarabeíneos e mamíferos foram correlações e partição da variação dos fatores envolvidos, objetivando isolar efeitos da mastofauna, da complexidade estrutural de hábitats e da distância espacial na explicação da variação das comunidades de escarabeíneos. Para analisar o uso do recurso das espécies calculou-se o índice de

Rodgers para experimentos tipo “cafeteria”. A riqueza de mamíferos foi de 29 espécies, havendo 5 a 15 espécies por estação, os escarabeíneos somaram 4.120 indivíduos de 43 espécies (variando entre 7 e 21 espécies/estação), com biomassa total por estação entre 3,2 g e 90,6 g. A análise de correlação demonstrou significância entre a riqueza e biomassa de escarabeíneos em relação à riqueza de mamíferos, assim como, a riqueza de escarabeíneos em relação à riqueza de mamíferos onívoros e de médio porte. A partição da variação demonstrou que a composição, abundância, biomassa total e biomassa média de escarabeíneos foram mais influenciadas pela composição da mastofauna, mas que, paralelo a isso, a distância espacial entre as estações aliada a mastofauna também foram importantes. Na avaliação da atratividade coletou-se 426 indivíduos de 17 espécies. As iscas que tiveram maior atratividade foram fezes de *C. thous* (59% dos indivíduos) e *S. nigritus* (23%) registrando 15 e 12 espécies, respectivamente, enquanto que o recurso dos outros mamíferos registrou oito espécies cada. O índice Rodgers demonstrou que a maior atratividade de todas as espécies foi por fezes de *C. thous*, em detrimento das demais. Estes resultados mostram a importância da mastofauna na composição e estruturação das comunidades de escarabeíneos e que, portanto, a manutenção dos processos ecológicos dependentes desses dois grupos, na Mata Atlântica, pode estar ameaçada pelas mudanças na paisagem e redução de populações de mamíferos, que dessa forma, potencialmente aumentam a sensibilidade de um dos biomas neotropicais mais reduzidos e ameaçados.

Palavras-chave: ecologia, defaunação, diversidade, comunidades, Scarabaeinae

ABSTRACT

The dung beetles are ecologically and evolutionarily linked to mammals due to their feeding and nesting behavior on mammals feces and carcasses; thus, they are dependent of the quality and quantity of these resources, which are often scarce temporally or spatially. Effects of mammalian species defaunation might have important implications for the dung beetles community structure, suggesting cascade effects, such as the reduction of secondary seed dispersal, organic matter incorporation in the soil and commitment of ecosystem services dependent on these groups. The main objective of the study was to evaluate the relationship between the richness of mammals affecting dung beetles, based on the hypothesis that the dung beetles community structure is related to the mammal's composition, as well as habitat structure and spatial distance between sites. Furthermore, aimed evaluate the attractiveness of dung beetles species related to the offer of feces native mammals of different trophic guilds, assuming the hypothesis that the attractiveness will change according to the feces type, which will influence the community structuring by the competition process. The study was conducted in six protected areas located at Serra Geral Catarinense, where 15 sampling stations were established. The mammals were recorded by using of camera traps between the years of 2005-2011. The dung beetles were collected at the same stations during 2009-2013. The beetles sampling was made by following standard protocol through pitfall traps. For the assessment of food attractiveness were used carnivores (*Puma concolor*: puma), omnivores (*Cerdocyon thous*: crab-eating fox and *Sapajus nigritus*: black-horned capuchin) and herbivores (*Tapirus terrestris*: lowland tapir) bait feces, in five areas in the Serra do Tabuleiro State Park, with four pitfall traps in each area, in three campaigns in the summer of 2013. The analyzes to verify dung beetles and mammals association included, for mammals, richness data and dissimilarity indices, and for dung beetles community, richness, abundance, biomass and dissimilarity indices. Correlations and variation partitioning of the involved factors were made to describe the relationship between mammals and dung beetles, in order to isolate the mammals effects, habitat structural complexity and spatial distance to explain the variation of dung beetles communities. To analyze the use of the resources we calculated the Rodgers index for experiments like "cafeteria". The mammals species richness was 29, with 5 to 15 species

per station, the dung beetles reached 4,120 individuals of 43 species (ranging from 7 to 21 species/station), with total biomass per station between 3.2 g and 90.6 g. The correlation analysis showed significance between dung beetles richness and biomass related to mammal richness, as well as the dung beetles richness related to both, omnivorous and midsize mammal richness. The partition of variation showed that the dung beetles composition, abundance, total and average biomass were more influenced by the mammals composition, but parallel to this, the spatial distance among the stations and mammals was also important. According to the attractiveness evaluation 426 individuals of 17 species were collected. *C. thous* and *S. nigritus* feces baited traps attracted the highest dung beetles individuals number (59 % and 23 %, respectively), recording 15 and 12 species, respectively, while traps baited with other mammals feces recorded eight species each. The Rodgers index showed that the greater attractiveness in all species was feces *C. thous*, at the expense of others. These results show the mammals importance on both, dung beetles composition and community structure. Therefore, at the Atlantic Forest, ecological processes maintenance, dependent on these two groups, can be threatened by landscape changes and mammals population reduction, thus potentially increase the sensitivity of one of the most reduced and threatened neotropical biomes.

Key-words: ecology, defaunation, diversity, communities, Scarabaeinae

LISTA DE SIGLAS

CA - RPPN Caraguatá
CAP - Circunferência na Altura do Peito
CAT - Circunferência na Altura do Tornozelo
CE - RPPN Chácara Edith
CONSEMA - Conselho Estadual de Meio Ambiente de Santa Catarina
GPS - Global Positioning System (Sistema de Posicionamento Global)
LM - RPPN Leão da Montanha
PCNM - Análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas
PEST - Parque Estadual da Serra do Tabuleiro
RA - Reserva Biológica Estadual do Aguaf
RDA - Análise de Redundância
ReBio - Reserva Biológica
RL - RPPN Rio das Lontras
RPPN - Reserva Particular do Patrimônio Natural
SC - Santa Catarina
UC - Unidade de Conservação
UFMT - Universidade Federal do Mato Grosso
UFSC - Universidade Federal de Santa Catarina

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Mapa e localização das estações de amostragem de mamíferos, escarabeíneos e habitats em áreas de Mata Atlântica localizadas na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. Detalhes em verde correspondem aos remanescentes de Mata Atlântica na região de estudo em 2011-2012. E1, E2 e E3: Estações de amostragem localizadas na RPPN Chácara Edith; E4 e E5: Estações de amostragem localizadas na RPPN Caraguatá; E6: Estação de amostragem localizada na RPPN Rio das Lontras; E7, E8, E9, E10 e E11: Estações de amostragem localizadas no PEST; E12 e E13: Estações de amostragem localizadas na RPPN Leão da Montanha; e E14 e E15: Estações de amostragem localizadas na ReBio Aguai..... 10

Figura 2. Mapa esquemático da variação espacial da riqueza de mamíferos e da riqueza de escarabeíneos de 15 estações em áreas de Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil. O tamanho dos círculos e quadrados é proporcional à riqueza (de escarabeíneos e mamíferos respectivamente) de cada estação de amostragem. Os números nos quadrados são representativos da riqueza de mamíferos, nos círculos, da riqueza de escarabeíneos em cada estação de amostragem. O gráfico de barras mostra a biomassa total (g) de escarabeíneos por estação. (A) agrupamento da mastofauna (dissimilaridade de Jaccard), com destaque para o grupo significativo. (B) agrupamento para comunidades de escarabeíneos (dissimilaridade de Bray-Curtis), com destaque aos grupos significativos. 22

Figura 3. Curva de rarefação de espécies de escarabeíneos de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. 23

Figura 4. Análise de correlação de Pearson entre: (A) riqueza de mamíferos e riqueza de escarabeíneos; (B) riqueza de mamíferos e biomassa total de escarabeíneos; (C) riqueza de mamíferos onívoros e riqueza de escarabeíneos; (D) riqueza de mamíferos de médio porte e riqueza de escarabeíneos de 15 estações de amostragens em áreas de

Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil.25

Figura 5. Modelo esquemático do diagrama de partição da variação. O retângulo representa a variação total das comunidades de escarabeíneos, o círculo superior esquerdo representa a proporção de explicação atribuída exclusivamente aos mamíferos, o círculo superior direito a explicação atribuída unicamente ao hábitat e o círculo inferior a explicação atribuída exclusivamente à distância espacial entre as estações de amostragem.....29

Figura 6. Análise da partição da variação da estruturação de comunidades de escarabeíneos para: composição, abundância, biomassa total e biomassa média em relação às frações de explicação das variáveis explanatórias: [a] mamíferos; [b] complexidade estrutural de hábitats; [c] espaço; [d] mamíferos e hábitat; [f] mamíferos e espaço; [g] todos os fatores conjuntamente; e [h] resíduos; de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. Valores em vermelho são estatisticamente significativos.30

Capítulo 2

Figura 1. Mapa de localização da área amostrada e desenho amostral para avaliação da preferência alimentar de espécies de escarabeíneos por fezes de mamíferos nativos de diferentes guildas tróficas na Mata Atlântica.....53

Figura 2. Curva de proporção acumulada de uso do recurso (fezes de mamíferos) por indivíduos de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) coletados em cinco pontos de Mata Atlântica localizados no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brasil.57

Figura 3. Curva de proporção acumulada de uso do recurso (fezes de mamíferos) por espécies de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) coletados em cinco pontos de Mata Atlântica localizados no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brasil. As barras laterais ao lado das imagens das espécies correspondem à medida de um centímetro.58

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Mamíferos de 15 estações em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil, registrados através de armadilhamento fotográfico. CE: RPPN Chácara Edith (Brusque); CA: RPPN Caraguatá (Antonio Carlos); RL: RPPN Rio das Lontras (São Pedro de Alcântara); PESTa: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Santo Amaro da Imperatriz); PESTb: PEST (São Bonifácio); LM: RPPN Leão da Montanha (Urubici); RA: Reserva Biológica Estadual do Aguai (Nova Veneza). 16

Tabela 2. Escarabeíneos coletados em 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em seis unidades de conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil coletados através de armadilhas de queda. CE: RPPN Chácara Edith (Brusque); CA: RPPN Caraguatá (Antonio Carlos); RL: RPPN Rio das Lontras (São Pedro de Alcântara); PESTa: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Santo Amaro da Imperatriz); PESTb: PEST (São Bonifácio); LM: RPPN Leão da Montanha (Urubici); RA: Reserva Biológica Estadual do Aguai (Nova Veneza). 18

Tabela 3. Riqueza de mamíferos e riqueza, riqueza estimada (*Chao 1*), abundância e biomassa total de escarabeíneos em 15 estações em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. CE: RPPN Chácara Edith (Brusque); CA: RPPN Caraguatá (Antonio Carlos); RL: RPPN Rio das Lontras (São Pedro de Alcântara); PEST: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Santo Amaro da Imperatriz e São Bonifácio); LM: RPPN Leão da Montanha (Urubici); RA: Reserva Biológica Estadual do Aguai (Nova Veneza). 24

Tabela 4. Resultado da partição da variação da estrutura das comunidades de escarabeíneos (composição, abundância, biomassa total e biomassa média), em relação à composição das comunidades de mamíferos, à complexidade estrutural de habitats e à distância espacial (espaço) entre as estações de amostragem (R^2_{aj}) com teste de

significância baseado em 1000 permutações, de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil.28

Capítulo 2

Tabela 1. Tipo, composição e parâmetros qualitativos das dietas dos mamíferos: *Puma concolor*, *Cerdocyon thous*, *Sapajus nigritus* e *Tapirus terrestris* e de suas fezes com base na alimentação recebida em cativeiro e revisão de literatura. Nf: Nitrogênio nas fezes (gN/d^{-1}); Nfd: Nitrogênio das fezes disponível para assimilação (gN/d^{-1}); P: proteínas; G: gorduras; C: carboidratos; D: quantidade de fezes produzida (g/dia).
.....55

Tabela 2. Número e percentual de indivíduos por espécie de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) atraídos em relação aos tipos de recursos (fezes de mamíferos) na Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil.....56

Tabela 3. Índice de Rodgers e respectivos escores para experimento tipo “cafeteria” para a preferência de espécies de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) por tipo de recurso (fezes) de diferentes espécies de mamíferos nativos de diferentes guildas tróficas. A última coluna representa a atratividade ordenada por tipo de recurso. A: Área somada da curva particionada; R: Escores do índice de Rodgers; P: *P. concolor*; C: *C. thous*; S: *S. nigritus* e T: *T. terrestris*.59

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	1
CAPÍTULO 1. BESOUROS ESCARABÉINEOS: ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES EM RELAÇÃO À MASTOFAUNA, AO HÁBITAT E À DISTÂNCIA ESPACIAL	3
RESUMO	3
ABSTRACT	4
INTRODUÇÃO	5
MATERIAL E MÉTODOS	9
Áreas de estudo	9
Amostragem	11
Mastofauna	11
Escarabéineos	11
Complexidade estrutural dos habitats e distância espacial	12
Análise dos dados	13
RESULTADOS	15
Mastofauna e escarabéineos	15
Relações entre escarabéineos, mamíferos, habitat e distância espacial	24
DISCUSSÃO	31
REFERÊNCIAS	36
CAPÍTULO 2. ATRATIVIDADE DE FEZES DE MAMÍFEROS NATIVOS DE DIFERENTES GULDAS TRÓFICAS SOBRE ESCARABÉINEOS	47
RESUMO	47
ABSTRACT	48
INTRODUÇÃO	49
MATERIAL E MÉTODOS	51
RESULTADOS	54
DISCUSSÃO	60
REFERÊNCIAS	63

CONCLUSÃO GERAL	69
APÊNDICES	71

APRESENTAÇÃO

Os mamíferos representam um grupo amplamente ameaçado nos ecossistemas neotropicais, por vários fatores que incluem destruição e fragmentação de habitats e caça predatória, e são considerados os principais fornecedores de recursos alimentares aos escarabeíneos. Esses, por sua vez, participam ativamente na ciclagem de nutrientes, na dispersão secundária de sementes e na redução de patógenos em mamíferos, pois se utilizam de matéria orgânica em decomposição (principalmente carcaças e fezes) e desta forma possuem uma relação de dependência dos doadores desses recursos.

Esse trabalho teve como objetivo principal avaliar o efeito da defaunação de mamíferos na estrutura das comunidades de escarabeíneos em diferentes estações de amostragem localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral catarinense. Adicionalmente, observar se a estrutura do habitat e a distância espacial entre eles também influenciam a estruturação das comunidades de escarabeíneos. Além disso, objetivou-se avaliar a atratividade de escarabeíneos em relação à oferta de fezes de mamíferos nativos de diferentes guildas tróficas (carnívoros, herbívoros e onívoros).

Os resultados da presente pesquisa são apresentados em dois capítulos na forma de artigos, que serão submetidos à publicação em revistas científicas indexadas. O primeiro capítulo trata da relação entre a riqueza, abundância e biomassa de besouros escarabeíneos em relação à riqueza e composição de mamíferos de médio e grande porte de áreas de Mata Atlântica no estado catarinense, com uma abordagem adicional sobre aspectos de estrutura de habitats e distância espacial entre os locais de amostragem. Os dados dos mamíferos foram disponibilizados por vários pesquisadores, co-autores do artigo.

O segundo capítulo avalia a atratividade dos besouros escarabeíneos em relação à oferta de fezes de *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) (puma), *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) (graxaim), *Sapajus nigritus* (Goldfuss, 1809) (macaco-prego) e *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758) (anta), já que, devido à diferente qualidade nutricional que esses recursos oferecem para os escarabeíneos, espera-se haver competição intra e interespecífica, aumentada pela efemeridade temporal e raridade espacial de recursos.

O principal resultado do primeiro capítulo é que há relação positiva entre a riqueza de espécies dos grupos, isto é, que a riqueza das

comunidades de escarabeíneos é influenciada negativamente pela diminuição da riqueza de mamíferos. Outro aspecto relevante obtido nesse capítulo é que, além da composição da mastofauna, as características do hábitat e a distância espacial entre as estações de amostragem são importantes, principalmente quando aliadas à composição mastofaunística, sendo significativas na explicação das variações das comunidades de escarabeíneos.

Os resultados do segundo capítulo mostram maior atratividade das espécies de escarabeíneos analisadas (*Canthidium* aff. *trinodosum* (Boheman, 1858), *Canthon rutilans cyanescens* (Harold, 1868), *Coprophanaeus saphirinus* (Sturm, 1826), *Deltochilum furcatum* (Laporte, 1840), *Deltochilum morbillosum* Burmeister, 1848, *Eurysternus inflexus* (Germar, 1824), *Dichotomius fissus* (Harold, 1867) e *Dichotomius sericeus* (Harold, 1867)) foi em fezes do onívoro *Cerdocyon thous*, seguidamente por fezes do também onívoro *Sapajus nigritus*.

Assim, destaca-se que de fato os mamíferos são fundamentais para a manutenção das comunidades de escarabeíneos na Mata Atlântica e que, por causa da defaunação de mamíferos, certamente pode-se prever efeitos em cascata, não somente na fauna de escarabeíneos, mas nas funções ecológicas dependentes, direta e indiretamente, dos dois grupos. Além disso, é expressiva a importância dos mamíferos onívoros para as espécies de escarabeíneos da Mata Atlântica.

CAPÍTULO 1. *

BESOUROS ESCARABÉINEOS: ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES EM RELAÇÃO À MASTOFAUNA, AO HÁBITAT E À DISTÂNCIA ESPACIAL

RESUMO

A defaunação é uma ameaça à vida selvagem e como consequência espera-se haver efeitos em cascata nos ecossistemas. Escarabeíneos alimentam-se e nidificam usando fezes de mamíferos e dependem da quantidade e qualidade desses recursos. A hipótese desse trabalho é que a estrutura das comunidades de escarabeíneos está relacionada à composição de mamíferos. Adicionalmente, a estrutura do hábitat e a distância espacial entre as áreas também influenciam na estruturação das comunidades de escarabeíneos. Registros mastofaunísticos foram realizados entre 2005 e 2011 com armadilhas fotográficas, em 15 estações em seis Unidades de Conservação em Santa Catarina (SC), Brasil. Nos mesmos locais foram coletados escarabeíneos em amostragens protocoladas em duas repetições temporais entre 2012 e 2013. Para a biomassa seca dos insetos pesou-se 10 indivíduos/espécie/área. A caracterização dos hábitats seguiu o método do ponto-quadrante. As análises incluíram riqueza e índices de dissimilaridade para mamíferos e para as comunidades de escarabeíneos utilizaram-se medidas de riqueza, abundância, biomassa e índices de dissimilaridade. As análises estatísticas foram correlações e partição da variação através de análise de redundância. A riqueza total de mamíferos foi 29 espécies e de escarabeíneos foi 43 espécies. Houve correlação positiva entre a riqueza de escarabeíneos e a riqueza de mamíferos. A partição da variação demonstrou maiores atribuições de explicação da variação das comunidades de escarabeíneos ligadas aos mamíferos e, em alguns casos, aos mamíferos associados ao hábitat ou à distância espacial. Assim, os processos ecológicos dependentes desses dois grupos na Mata Atlântica podem estar ameaçados pelas mudanças na paisagem natural e redução dos mamíferos.

Palavras-chave: defaunação, riqueza, composição, partição da variação

* Artigo a ser traduzido e submetido para publicação em revista científica. Autores: Bogoni, J.A., Graipel, M.E., Castilho, P.W., Fantacini, F.M., Goulart, F.V.B., Kuhnen, V.V., Luiz, M.R., Maccarini, T.B., Marcon, C.B., Teixeira, C.P., Tortato, M.A., Vaz-de-Mello, F.Z., Hernández, M.I.M.

CHAPTER 1.

DUNG BEETLES: STRUCTURATION OF COMMUNITIES IN RELATION TO MAMMAL FAUNA, HABITAT, AND SPATIAL DISTANCE

ABSTRACT

The defaunation is a threat to wildlife and its consequence is the cascading effects expected in ecosystems. Dung beetles feed and nest using mammal feces and they depend on the quantity and quality of these resources. The hypothesis of this study is that the community structure of dung beetles is related to the composition of mammals. In addition, habitat structure and spatial distance between areas also influence on the community structure of dung beetles. Mammals' records were carried out between 2005 and 2011 with camera traps in 15 stations in six protected areas in Santa Catarina (SC), Brazil. In the same locations dung beetles were collected in protocolled sampling in two temporal replicates between 2012 and 2013. For dry biomass of insects 10 individuals/specie/area were weighed. The characterization of habitats followed the method of quadrant-point. The analyses included richness and dissimilarity indexes for mammals and, for dung beetle communities we used measures of richness, abundance, biomass and indexes of dissimilarity. Statistical analyses used were correlations and partition variation by analysis of redundancy. The total richness was 29 species of mammals and 43 species of dung beetles. The correlation of dung beetles richness was significant in relation to the mammal richness. The partition of variation showed greater explanation attributions in relation to mammals and, in some cases, to mammals associated with habitat or spatial distance. Thus, the dependent ecological processes of these two groups in the Atlantic Forest may be threatened by changes in the natural landscape and reduction of mammals.

Key-words: defaunation, richness, composition, partition of variation

INTRODUÇÃO

A biodiversidade global está sendo perdida em grandes taxas e há poucos dados sobre a distribuição geográfica e lacunas na taxonomia da biota, o que tem sido chamado de deficiências Wallaceana e Linneana, respectivamente (Whittaker et al., 2005). A maior parte dessas perdas está atribuída, direta ou indiretamente, às perturbações antrópicas (Wright, 2003; Brook et al., 2008; Tylianakis et al., 2008). Em diferentes escalas, as mudanças forçam os ecossistemas a limiares críticos, afetam a biodiversidade e funcionalidade dos mesmos e tendem a se aproximar de uma escala planetária (Barnosky et al., 2012; Cardinale et al., 2012).

A fragmentação de florestas tropicais tem forte impacto na biodiversidade (Wade et al., 2003). Mais de um terço das espécies desaparece quando os habitats são fragmentados (Klein, 1989; Driscoll, 2004). Muitos autores consideram a perda de habitat e a fragmentação como principais fatores para a perda de diversidade, como exemplo, Chiarello (1999) estudando os efeitos em mamíferos, decorrentes da fragmentação da Mata Atlântica, demonstrou que fragmentos menores de 200 ha são pequenos e perturbados demais para manter intactas suas assembleias, e, além de um empobrecido conjunto de espécies, o tamanho populacional é reduzido.

A perda de hábitat em florestas tropicais pode ter efeitos em escalas locais e de longo alcance, incluindo mudanças no clima regional, especialmente nos padrões de chuvas, produtividade biológica, aceleração da erosão do solo, desestabilizações hidrográficas e um aumento na temperatura atmosférica mundial, bem como outros impactos sobre a dinâmica do clima global (Smitinand, 1995). Dentre os muitos problemas relacionados à diminuição de áreas naturais, especialmente nas regiões tropicais, impulsionada pela caça e perda de habitats, destaca-se a defaunação seletiva e seus efeitos decorrentes (Peres, 2001; Canale et al., 2012; Kurten, 2013; Galetti e Dirzo, 2013).

Os efeitos da defaunação atuam em várias escalas afetando sistemas biológicos ao longo de um gradiente de processos, que vão desde desempenho reprodutivo vegetal a comportamento animal (movimento e padrões de forrageamento e dieta), e, em curto prazo afetam a dinâmica e a estrutura das populações e comunidades, levando a mudanças de funcionamento dos ecossistemas, em longo prazo, podendo haver mudanças evolutivas (Galetti e Dirzo, 2013).

A defaunação tem, portanto, representado uma grande ameaça para a vida selvagem nas florestas tropicais e espera-se que haja um efeito em cascata em todos os outros organismos (Canale et al., 2012; Kurten, 2013). A sobre-exploração da fauna de mamíferos, sobretudo seletiva, causa severos declínios ou extinção local com impactos sobre a regeneração de plantas e impactos indiretos em espécies comensais (Culot et al., 2013).

A região Neotropical contém o maior número de espécies de mamíferos do novo mundo e a segunda maior riqueza de espécies do planeta, com o maior número de famílias endêmicas (Ojeda, 2013). Na Mata Atlântica, a mastofauna compreende 298 espécies, com 90 endemismos (Paglia et al., 2012). A superexploração de populações selvagens que ocorre nos trópicos úmidos é uma significativa ameaça para a sobrevivência de mamíferos em longo prazo (Wiederholt et al., 2010). Especialmente em Santa Catarina, dezenove espécies de mamíferos terrestres de médio e grande porte (aproximadamente ¼ do total de espécies do estado) estão em alguma das categorias de ameaças de extinção (Conselho Estadual de Meio Ambiente de Santa Catarina [CONSEMA], 2011).

Pesquisas comprovam que os escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) – com mais de 7000 espécies conhecidas (ScarabNet, 2013) e com registro de mais de 90 espécies para o estado de Santa Catarina (Vaz-de-Mello, 2000) – estão intimamente associados aos mamíferos (e.g. Cambefort, 1991; Barlow et al., 2007; 2010; Culot et al., 2013).

Embora existam inconsistências em registros fósseis e a literatura sobre a filogenia, ecologia e biogeografia de Scarabaeoidea gerarem incertezas sobre a escala de tempo da evolução de escarabeíneos (Davis et al., 2002), a história evolutiva dos escarabeíneos está ligada à história evolutiva dos vertebrados terrestres. Há evidências fósseis (coprolitos coletados em túneis subterrâneos) que a coprofagia evoluiu associadamente com dinossauros, antes mesmo da diversificação de mamíferos (Chin e Gill, 1996). Entretanto, a ligação ecológica entre escarabeíneos e mamíferos parece ter sido importante na formação evolutiva e da estrutura de comunidades de escarabeíneos por pelo menos 40 milhões de anos (Howden e Young, 1981; Cambefort, 1991).

Pelo fato dos escarabeíneos usarem fezes e carcaças de vertebrados para alimentação e nidificação, os mamíferos são seus principais fornecedores de recursos alimentares (Halffter e Matthews, 1966). Em um estudo no México, claramente houve uma diminuição na

captura de besouros escarabeíneos onde as taxas de detecção de mamíferos de médio e pequeno porte foram baixas, diminuindo assim a oferta de fezes (Estrada e Coates-Estrada, 2002). Estudos suportam a hipótese de que a riqueza de mamíferos é um importante determinante na abundância e riqueza de escarabeíneos (e.g. Barlow et al., 2007; 2010). Além disso, há evidências que apontam declínio na riqueza e abundância de escarabeíneos, sugerindo ser efeito em cascata em situações de defaunação de mamíferos, isto é, os escarabeíneos apresentam respostas negativas com a diminuição da abundância e riqueza de mamíferos e, conseqüentemente, na oferta de fezes ou carcaças como recursos alimentares (Nichols et al., 2009; Culot et al., 2013).

Com comportamento alimentar variável, havendo espécies coprófagas, necrófagas e generalistas, os escarabeíneos atuam no ciclo de nutrientes, dispersam secundariamente sementes e diminuem doenças parasitárias em mamíferos, controlando, ao matarem as larvas e ovos depositados nas fezes, o aumento populacional de moscas (Halffter e Matthews, 1966). Na maioria das espécies de escarabeíneos há comportamento alimentar oportunista, onde os indivíduos utilizam ampla variedade de tipos de recursos (Hanski e Cambefort, 1991).

Entretanto, assim como os demais detritívoros não controlam a taxa com que seus recursos se tornam disponíveis ou se regeneram, eles dependem da taxa com que alguma outra força libera o recurso do qual vivem (Pimm, 1982). Apesar de muitos detritívoros não conseguirem digerir alguns substratos, eles obtêm grande parte da energia alimentar da microflora do recurso ou material em decomposição (Odum e Barret, 2008). A função de ciclagem torna-se ainda mais importante em excrementos de vertebrados, onde uma porção significativa dos nutrientes consumidos não é aproveitada (Steinfeld et al., 2006). Noventa e cinco por cento da produção de matéria orgânica das plantas em um ecossistema típico entra na cadeia de detritívoros juntamente com cadáveres e os produtos de excreção em todos os níveis da cadeia trófica, sendo, dessa forma, reaproveitado e reciclado (Galante e Marcos-García, 1997).

Positivamente, portanto, relacionados aos mamíferos (e outros grupos taxonômicos) os escarabeíneos são bons indicadores de diversidade. Por terem curto ciclo de vida, ampla distribuição e abundância, os escarabeíneos apresentam rápidas respostas às alterações ambientais, sendo também importantes indicadores ecológicos (Halffter e Favila, 1993; Favila e Halffter, 1997), apresentando mudanças na

estrutura das comunidades em função de alterações ambientais: frequentemente há menor riqueza de espécies em áreas que sofreram degradação ambiental (e.g. perda de hábitat e fragmentação) (Davis et al., 2001; Barlow et al., 2007; Hernández e Vaz-de-Mello, 2009; Slade et al., 2011). Além disso, quando existe perda de espécies devido à perda de habitats, as espécies de escarabeíneos de maior tamanho corporal dentro de cada gênero são as mais afetadas e desaparecem (Gardner et al., 2008b).

Estabelecer relações entre a distribuição das espécies e as características ambientais é um dos principais objetivos na ecologia. Características de habitats podem ser importantes preditores relacionados à estruturação de comunidades biológicas, podendo explicar a distribuição de um conjunto de espécies (Peres-Neto et al., 2006). Outro importante fator que influencia ou limita, em curto espaço de tempo, a dispersão dos organismos e, assim, a composição das comunidades biológicas, são questões espaciais e biogeográficas (Krebs, 1972; Holyoak et al., 2005; Hortal et al., 2011). O conhecimento sobre a dispersão de espécies de escarabeíneos é ainda escasso e há, para algumas espécies, poucas informações quantitativas. Alguns estudos revelam que a movimentação é de, no máximo, entre 300 e 1500 metros, variando entre espécies e entre sexos (Peck e Forsyth, 1982; Arellano et al., 2008; Noriega e Acosta, 2011; Roslin e Viljanen, 2011).

Embora existam vários fatores que afetam a estrutura das comunidades de escarabeíneos, a competição por alimentos faz parte da dinâmica populacional das espécies envolvidas e conseqüentemente da estruturação das comunidades (Hanski e Camberfort, 1991). A partilha dos recursos alimentares permite que os escarabeíneos minimizem a competição através de diferentes comportamentos (e.g. pela presença de diferentes guildas tróficas e funcionais) (Hanski e Camberfort, 1991; Estrada et al., 1993; Hernández, 2002; Simmons e Ridsdill-Smith, 2011).

Assim, baseado no conhecimento atual a respeito da relação entre escarabeíneos e mamíferos, bem como em relação à estrutura de habitats e à distância espacial entre as áreas, a fim de compreender quais fatores, e em quais proporções, determinam a estruturação de comunidades de escarabeíneos formulam-se as predições de que: (1) a riqueza de escarabeíneos está positivamente relacionada à riqueza de mamíferos (2) a composição, estrutura e biomassa das comunidades de escarabeíneos são afetadas, em diferentes proporções, pela composição de mamíferos, pela estrutura do hábitat e pela distância espacial entre áreas. Portanto, o

objetivo do trabalho é avaliar se existe relação entre a riqueza de mamíferos e de escarabeíneos e elucidar a contribuição relativa de cada conjunto de variáveis – mastofauna, hábitat e distância espacial – na explicação da variação das comunidades de escarabeíneos. A hipótese é que a estruturação das comunidades de escarabeíneos está relacionada à composição de mamíferos, assim como à estrutura do hábitat e à distância espacial entre locais.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo

O estudo foi desenvolvido em 15 estações de amostragem localizadas em seis Unidades de Conservação da Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil (Figura 1).

Ao norte, no município de Brusque, foram realizadas coletas em três estações (E1, E2 e E3) localizadas na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Chácara Edith (27°05'55"S; 48°53'32"O; altitude: 163 m; área: 509 ha). No município de Antônio Carlos, onde fica localizada a sede da RPPN do Caraguatá (27°25'56"S; 48°51'46"O; altitude: 733 m; área: 4.300 ha), coletou-se em duas estações de amostragem (E4 e E5). Em São Pedro de Alcântara foram feitas coletas em uma estação de amostragem (E6) na RPPN Rio das Lontras (27°37'36"S; 48°53'01"O; altitude: 444 m; área: 27 ha). No Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (87.405 ha), maior Unidade de Conservação (UC) de proteção integral do estado, ocupando cerca de 1% do território catarinense, abrangendo áreas de oito municípios, foi realizada amostragem em cinco estações, três delas nos domínios do município de Santo Amaro da Imperatriz (E7, E8 e E9) (27°44'38"S; 48°48'30"O; altitude: 378 m) e duas no município de São Bonifácio (E10 e E11) (27°53'24"S; 48°51'19"O; altitude: 858 m). Na RPPN Leão da Montanha (27°59'15"S; 48°22'41"O; altitude: 1106 m; área: 126 ha), localizada no município de Urubici, foram feitas coletas em duas estações de amostragem (E12 e E13). Ao sul, por fim, na escarpa da Serra Geral, a oeste do município de Nova Veneza coletou-se em duas estações de amostragem (E14 e E15), na Reserva Biológica

Estadual do Aguai (ReBio) (RA) (27°33'02''S; 48°36'05''O; altitude: 278 m; área:7.672 ha) (Figura 1).

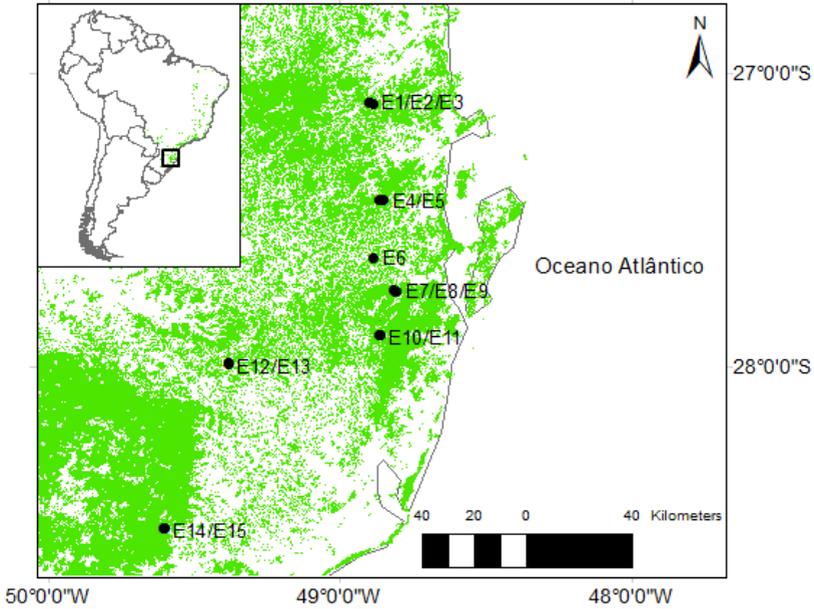


Figura 1. Mapa e localização das estações de amostragem de mamíferos, escarabeíneos e habitats em áreas de Mata Atlântica localizadas na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. Detalhes em verde correspondem aos remanescentes de Mata Atlântica na região de estudo em 2011-2012. E1, E2 e E3: Estações de amostragem localizadas na RPPN Chácara Edith; E4 e E5: Estações de amostragem localizadas na RPPN Caraguatá; E6: Estação de amostragem localizada na RPPN Rio das Lontras; E7, E8, E9, E10 e E11: Estações de amostragem localizadas no PEST; E12 e E13: Estações de amostragem localizadas na RPPN Leão da Montanha; e E14 e E15: Estações de amostragem localizadas na ReBio Aguai.

Amostragem

Mastofauna

Os dados da composição de mamíferos (presença-ausência) em cada estação de amostragem foram obtidos através do uso de armadilhas fotográficas entre os anos de 2005 e 2011. As armadilhas foram fixadas em árvores a uma altura de 30 a 40 cm do solo e permaneceram ativas em cada local por, em média, 60 dias (1400 horas). Essas armadilhas são equipamentos constituídos por uma câmera fotográfica acrescida de um sensor infravermelho, que faz a fotografia disparar automaticamente quando o feixe do sensor é interrompido por algum movimento. A autonomia de funcionamento é de aproximadamente 1600 horas, entretanto havia verificação e manutenção das armadilhas aproximadamente a cada 30 dias (720 horas) de armadilhamento em campo.

Como a fauna de mamíferos apresenta grande variação de hábitos e de tamanho corporal, além de variação na preferência por habitats, o uso de armadilhas fotográficas limita-se aos animais terrestres de médio e grande porte (mamíferos acima de 1 kg), sendo apropriada para tal finalidade, embora, ainda existam algumas restrições na eficiência de detecção de algumas espécies (Voss e Emmons, 1996; Lyra-Jorge et al., 2008). No entanto, há estudos que utilizam tal metodologia até mesmo para estimar densidade populacional, embora com algumas restrições (e.g. Tôres et al., 2012). Sendo assim, para análise dos dados foram excluídos os registros de mamíferos de pequeno porte da ordem Cricetidae (pequenos roedores) (ver: Chiarello et al., 2008).

Escarabeíneos

Nas mesmas estações de amostragem, assumindo que a composição da mastofauna se manteve similar por serem áreas de preservação permanente, entre 2012 e 2013 foi realizada a captura dos escarabeíneos com armadilhas de queda tipo *pitfalls* – que consistem em potes plásticos enterrados até a borda no solo preenchidos até a metade com água e detergente neutro (Lobo et al., 1988) – em duas repetições

temporais: uma repetição ocorreu entre os meses de novembro e dezembro de 2012 e a outra em fevereiro e março de 2013. Nas estações de amostragem E1, E2 e E3 (RPPN Chácara Edith) e E7, E8 e E9 (PEST, Santo Amaro da Imperatriz) a coleta de escarabeíneos foi realizada durante os anos de 2009 e 2010 nos mesmos meses do ano, ou seja, primavera e verão, época favorável à coleta de insetos.

Em cada estação de amostragem foram utilizadas 10 armadilhas de queda, que consistiram em potes plásticos enterrados no solo até a borda, contendo água e detergente neutro e um suporte como tampa no qual foram penduradas as iscas de atração. Cinco armadilhas foram iscadas com fezes humanas (10-15 g) e cinco com carne de porco (15-20 g) em decomposição, formando um par de armadilhas para escarabeíneos copronecrófagos por ponto amostral, com distância de 10 m entre o par. As armadilhas permaneceram nos locais por 48 horas e foram dispostas preferencialmente nos mesmos locais onde foram instaladas no pretérito as armadilhas fotográficas, entretanto, obedeceu-se a distância mínima de 50 m entre cada par de armadilhas (Larsen e Forsyth, 2005).

Os espécimes coletados foram tombados na Coleção Entomológica do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC) e material testemunho se encontra na Seção de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT).

Foram pesados 10 indivíduos (biomassa seca) por espécie/área em balança de precisão, sorteados de maneira aleatória. Quando o número de indivíduos de uma determinada espécie era inferior a 10 foram pesados todos os indivíduos coletados. Multiplicou-se a média obtida para a espécie/área pelo número de indivíduos da espécie nas respectivas estações, para compor a biomassa total de cada estação de amostragem.

Complexidade estrutural dos habitats e distância espacial

Para a caracterização da complexidade de habitat das estações seguiu-se um protocolo previamente definido, consistindo em uma série de 24 medidas de parâmetros vegetacionais e de ambiente. Para tanto, foi utilizado o método do ponto-quadrante adaptado (Brower et al., 1998), no qual, a partir de uma cruz alocada entre o 1º, 3º e 5º par de

armadilhas de cada estação foram demarcados quatro quadrantes (nordeste, sudeste, sudoeste e noroeste) e tomadas as medidas. Este procedimento foi realizado logo após a amostragem dos escarabeíneos.

Em cada quadrante, para cada árvore com circunferência na altura do peito (CAP) ≥ 16 cm e cada arbusto com circunferência na altura do tornozelo (CAT) < 5 cm e altura < 1 m que estavam mais próximos em relação ao ponto central, foram medidas suas distâncias até o centro da cruz, a altura, o diâmetro da copa e o perímetro do tronco. Além disso, em cada quadrante, dentro de um quadrado de 1m^2 demarcado no solo com auxílio de canos plásticos, foi medida a altura da serrapilheira. Obteve-se, em cada quadrado, através de estimativa visual, as porcentagens de cobertura de serrapilheira e de área verde, usando as seguintes classes: 0-5, 6-25, 26-50, 51-75, 76-95 e 96-100%. Utilizando-se as mesmas classes, estimou-se visualmente a porcentagem de cobertura do dossel nas quatro direções, com o auxílio de um quadrado de 10cm^2 , colocado a uma distância de 40 cm do olho do observador, a uma inclinação de 20° em relação ao zênite (Ramos, 2000).

A distância espacial linear entre as estações de amostragem foi calculada através de dados georreferenciados, obtidos através de GPS, os quais foram transformados em uma matriz truncada de distância. Dados de altitude também foram considerados como uma das variáveis ambientais.

Análise dos dados

Primeiramente os dados foram explorados descritivamente através da riqueza e índice de dissimilaridade de Jaccard para as comunidades de mamíferos de cada estação de amostragem e através da riqueza, abundância, biomassa e dissimilaridade de Bray-Curtis para as comunidades de escarabeíneos de cada estação de amostragem, incluindo correlações cofenéticas para avaliar os dendrogramas obtidos (Legendre e Legendre, 1998). Em seguida foi testada a significância dos agrupamentos da análise de dissimilaridade de Jaccard para as comunidades de mamíferos e de Bray-Curtis para as comunidades de escarabeíneos, adotando nível de significância de $p \leq 0,05$, pelo teste de análise do perfil de similaridade (SIMPROF) (Clarke et al., 2008).

Além disso, foram calculadas curvas de rarefação e o estimador de riqueza *Chao 1* para as comunidades de escarabeíneos (Chao, 1984; Colwell e Coddington, 1994; Magurran, 2004; Colwell et al., 2012).

A associação entre as comunidades de escarabeíneos (composição, abundância, biomassa total e biomassa média por espécie) e de mamíferos (composição) de cada estação foi analisada em três etapas:

a) análise de correlação de Pearson (Zar, 1999) entre a riqueza, abundância e biomassa total de escarabeíneos e a riqueza total de mamíferos. Essa análise também foi utilizada selecionando os mamíferos por guildas tróficas e também por tamanho corporal médio (informações obtidas a partir de dados de literatura);

b) análise de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM) para determinação dos componentes espaciais significativos obtidos da matriz de distância entre as estações de amostragem. Foram selecionadas somente as PCNMs significativas de acordo com a autocorrelação espacial obtida pelo índice de Moran (Borcard et al., 2004; 2011);

c) partição da variação (Borcard et al., 2011; Legendre et al., 2012) de todos os fatores envolvidos (mamíferos, hábitat e distância espacial), com o objetivo de identificar a contribuição de cada um deles na explicação da variação das comunidades de escarabeíneos. A partição foi realizada com modelos envolvendo apenas as variáveis significativas de acordo com o método de seleção proposto por Blanchet et al. (2008). A significância dos testes foi baseada em 1000 permutações.

Cabe destacar que para as análises de dissimilaridade, a assimetria da distribuição de abundância de escarabeíneos foi corrigida através da transformação de Hellinger (Borcard et al., 2011), assim como também o foram na partição da variação, juntamente com os dados de biomassa total e biomassa média. Para as demais análises, os dados foram mantidos sem transformação. As análises foram realizadas com o programa R 3.0.1 (R Core Team, 2013) através dos pacotes *Vegan* (Oksanen et al., 2013) e *Packfor* (Dray et al., 2013).

RESULTADOS

Mastofauna e escarabeíneos

Considerando as 15 estações de amostragem a riqueza total de mamíferos de médio e grande porte correspondeu a 29 espécies de 16 famílias, incluindo uma espécie exótica (*Lepus europaeus* (Pallas, 1778)) e uma espécie de pequeno porte (*Guerlinguetus ingrami* (Thomas, 1901)). A riqueza entre as 15 estações variou de cinco a 15 espécies, apresentando grande diversidade beta (Tabela 1). O índice de dissimilaridade de Jaccard para as comunidades de mamíferos das 15 estações de amostragem demonstrou dissimilaridade variando entre 12,5 e 78,1%, com coeficiente de correlação cofenética de 0,84. Entretanto, formou-se apenas um grupo significativamente diferente dos demais que incluiu E14 e E15 (ReBio Aguaí, Nova Veneza, SC) (Figura 2A).

No total foram coletados 4.120 indivíduos de 43 espécies de escarabeíneos, com variação entre sete (E11 e E13) e 21 (E6) espécies por estação de amostragem. A abundância total teve variação entre 99 (E11) e 519 (E8) indivíduos entre as 15 estações (Tabela 2). A biomassa total teve variação entre 3,2g (E11) e 90,6g (E6) (Figura 2) e a riqueza observada variou entre 54 e 100% em relação à estimada. A análise de dissimilaridade de Bray-Curtis, das comunidades de escarabeíneos, foi de 72,6% (obtido pela média) entre o grupo de estações E12 e E13 (RPPN Leão da Montanha, Urubici, SC) em relação às demais estações com a menor dissimilaridade observada (6,7%) entre as estações E2 e E3 (RPPN Chacara Edith, Brusque, SC), com coeficiente de correlação cofenética de 0,36. A análise “SIMPROF” revelou dois agrupamentos significativamente distintos, um contendo as estações E12 e E13 e outro todas as demais estações (Figura 2B).

A espécie de escarabeíneo mais abundante nas 15 estações foi *Canthidium* aff. *trinodosum* (Boheman, 1858) com 790 indivíduos capturados. A segunda espécie mais abundante foi *Dichotomius sericeus* (Harold, 1867) com 697 indivíduos capturados, porém ausente em cinco das 15 estações de amostragem (Tabela 2).

Tabela 1. Mamíferos de 15 estações em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil, registrados através de armadilhamento fotográfico. CE: RPPN Chácara Edith (Brusque); CA: RPPN Caraguatá (Antonio Carlos); RL: RPPN Rio das Lontras (São Pedro de Alcântara); PESTa: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Santo Amaro da Imperatriz); PESTb: PEST (São Bonifácio); LM: RPPN Leão da Montanha (Urubici); RA: Reserva Biológica Estadual do Aguai (Nova Veneza).

Família	Espécie	CE			CA		RL	PESTa			PESTb		LM		RA	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Canidae	<i>Cerdocyon thous</i> (Linnaeus, 1766)	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•			
	<i>Pseudalopex gymnocercus</i> (G. Fischer, 1814)						•									
Caviidae	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> (Linnaeus, 1766)		•				•								•	•
Cervidae	<i>Mazama</i> sp.															•
	<i>Mazama gouazoubira</i> (G. Fischer [von Waldheim], 1814)						•					•	•			
	<i>Mazama nana</i> (Hensel, 1872)												•			
Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)				•	•										
Dasypodidae	<i>Cabassous tatouay</i> (Desmarest, 1804)	•						•								
	<i>Dasyus novemcinctus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•			•	•
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta azarae</i> (Lichtenstein, 1823)	•	•	•			•									
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i> (Wied-Neuwied, 1826)			•			•			•						

Continuação Tabela 1.

Família	Espécie	CE			CA		RL	PESTa			PESTb		LM		RA	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	<i>Didelphis marsupialis</i> (Linnaeus, 1758)						•									
Erethizontidae	<i>Coendou spinosus</i> (F. Cuvier, 1823)						•									
Felidae	<i>Leopardus guttulus</i> (Hensel, 1872)		•		•			•			•	•	•	•	•	•
	<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821)	•			•	•	•		•	•	•		•	•	•	•
	<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)				•											
	<i>Puma yagouaroundi</i> (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803)	•		•					•							
	<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)				•								•		•	•
Leporidae	<i>Lepus europaeus</i> (Pallas, 1778)											•				
Mustelidae	<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	•		•	•		•	•	•	•			•	•	•	•
	<i>Galictis cuja</i> (Molina, 1782)								•			•		•		
	<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)			•			•			•						
Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•					•							
Procyonidae	<i>Nasua nasua</i> (Linnaeus, 1766)	•		•	•	•	•	•	•	•		•	•	•		
	<i>Procyon cancrivorus</i> (G.[Baron] Cuvier, 1798)	•	•	•	•		•		•	•					•	•
Rodentia	<i>Guerlinguetus ingrami</i> (Thomas, 1901)						•									
Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)										•					
Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)					•							•			

Tabela 2. Escarabeíneos coletados em 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em seis unidades de conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil coletados através de armadilhas de queda. CE: RPPN Chácara Edith (Brusque); CA: RPPN Caraguatá (Antonio Carlos); RL: RPPN Rio das Lontras (São Pedro de Alcântara); PESTa: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Santo Amaro da Imperatriz); PESTb: PEST (São Bonifácio); LM: RPPN Leão da Montanha (Urubici); RA: Reserva Biológica Estadual do Aguai (Nova Veneza).

Espécie	CE			CA		RL	PESTa			PESTb		LM		RA		T
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>Ateuchus</i> aff. <i>carbonarius</i> (Harold, 1868)														3	3	6
<i>Canthidium</i> aff. <i>dispar</i> Harold, 1867				1												1
<i>Canthidium</i> aff. <i>sulcatum</i> (Perty, 1830)												11	3			14
<i>Canthidium</i> aff. <i>trinodosum</i> (Boheman, 1858)	82	29	66	30	72	33	3	111	50	164	78	5	3	45	19	790
<i>Canthidium</i> <i>dispar</i> Harold, 1867							1		2							3
<i>Canthidium</i> sp.1														1		1
<i>Canthon</i> <i>angularis</i> (Harold, 1868)				7	25					1	2	78	36			149
<i>Canthon</i> <i>luctuosus</i> (Harold, 1868)				3				2	1			13				19
<i>Canthon</i> <i>oliverioi</i> (Pereira e Martínez, 1956)									1							1

Continuação Tabela 2.

Espécie	CE			CA		RL	PESTa			PESTb		LM		RA		T
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>Canthon rutilans cyanescens</i> (Harold, 1868)	81	11	35	4	5	8	164	29	105	7	10					459
<i>Canthonella catharinensis</i> (Pereira e Martínez, 1956)									1							1
<i>Chalcocopris hesperus</i> (Olivier, 1789)				2	20	4										26
<i>Coprophanaeus bellicosus</i> (Olivier, 1789)	4	3	15			7										29
<i>Coprophanaeus cerberus</i> (Harold, 1869)						19		1	2							22
<i>Coprophanaeus dardanus</i> (MacLeay, 1819)	14	16	18													48
<i>Coprophanaeus saphirinus</i> (Sturm, 1826)		5	16	25	13	5	9	29	33	5	4	1		45	14	204
<i>Deltochilum brasiliense</i> (Laporte, 1840)	5	1	2	9	13	27	6	6	1			14	10	35	17	146
<i>Deltochilum furcatum</i> (Laporte, 1840)	16	34	43		1	49		30	11							184
<i>Deltochilum morbillosum</i> Burmeister, 1848	5	22	49	13	14	15	7	58	133	1				1	1	319
<i>Deltochilum multicolor</i> Balthasar, 1939	13	16	9			1	12	3		1	3			5	5	68
<i>Deltochilum rubripenne</i> (Gory, 1831)		1	2	1					26							30
<i>Dichotomius</i> aff. <i>acuticornis</i> (Luederwaldt, 1930)				2	2					14						18

Continuação Tabela 2.

Espécie	CE			CA		RL	PESTa			PESTb		LM		RA		T
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>Dichotomius</i> aff. <i>ascanius</i> (Harold, 1869)						7										7
<i>Dichotomius</i> aff. <i>pygidialis</i> (Luederwaldt, 1922)		1	1				6									8
<i>Dichotomius</i> aff. <i>virescens</i> (Luederwaldt, 1935)											1					1
<i>Dichotomius assifer</i> (Eschscholtz, 1822)						2		1	1					9	20	33
<i>Dichotomius fissus</i> (Harold, 1867)				3		1				6	1					11
<i>Dichotomius mormon</i> (Ljungh, 1799)	24	14	40	2	1	5		2								88
<i>Dichotomius quadrinodosus</i> (Felsche, 1901)	4	2	2					4								12
<i>Dichotomius sericeus</i> (Harold, 1867)	1		56	1	1	220	37	169	42					107	63	697
<i>Eurysternus cyanescens</i> Balthasar, 1939				6	17	7	1	12	36							79
<i>Eurysternus inflexus</i> (Germar, 1824)				6	4	1	1	7	3					10	8	40
<i>Eurysternus parallelus</i> Laporte, 1840						1										1
<i>Homocopris</i> sp.1										1		4	2			7
<i>Ontherus azteca</i> Harold, 1869														2		2

Continuação Tabela 2.

Espécie	CE			CA		RL	PESTa			PESTb		LM		RA		T
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>Onthophagus catharinensis</i> Paulian, 1936	4	12	10			1									1	28
<i>Onthophagus tristis</i> Harold, 1873												4	3			7
<i>Phanaeus splendidulus</i> (Fabricius, 1781)				1	6	16	10	53	27					7	12	132
<i>Uroxys</i> sp.1			1				4	2								7
<i>Uroxys</i> sp.2				11	6	1						241	149			408
<i>Uroxys</i> sp.3					12											12
<i>Uroxys</i> sp.4														1		1
<i>Uroxys</i> sp.5															1	1
Abundância	253	167	365	127	212	430	261	519	475	200	99	371	206	271	164	4120
Riqueza	12	14	16	18	16	21	13	17	17	9	7	9	7	13	12	43

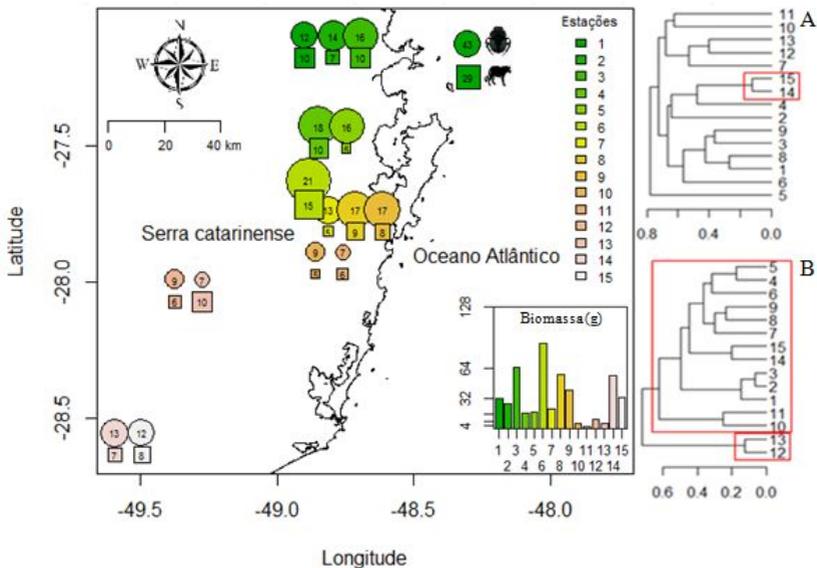


Figura 2. Mapa esquemático da variação espacial da riqueza de mamíferos e da riqueza de escarabeíneos de 15 estações em áreas de Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil. O tamanho dos círculos e quadrados é proporcional à riqueza (de escarabeíneos e mamíferos respectivamente) de cada estação de amostragem. Os números nos quadrados são representativos da riqueza de mamíferos, nos círculos, da riqueza de escarabeíneos em cada estação de amostragem. O gráfico de barras mostra a biomassa total (g) de escarabeíneos por estação. (A) agrupamento da mastofauna (dissimilaridade de Jaccard), com destaque para o grupo significativo. (B) agrupamento para comunidades de escarabeíneos (dissimilaridade de Bray-Curtis), com destaque aos grupos significativos.

As curvas de rarefação de espécies em cada local de amostragem mostram que houve uma boa suficiência amostral na coleta de escarabeíneos (Figura 3). Houve uma grande variação na abundância em cada estação de amostragem, entretanto a variação na riqueza de espécies não foi tão acentuada. O cálculo do intervalo de confiança de 95% mostrou que as estações de menor riqueza foram E10, E11, E12, E13, com sete e nove espécies.

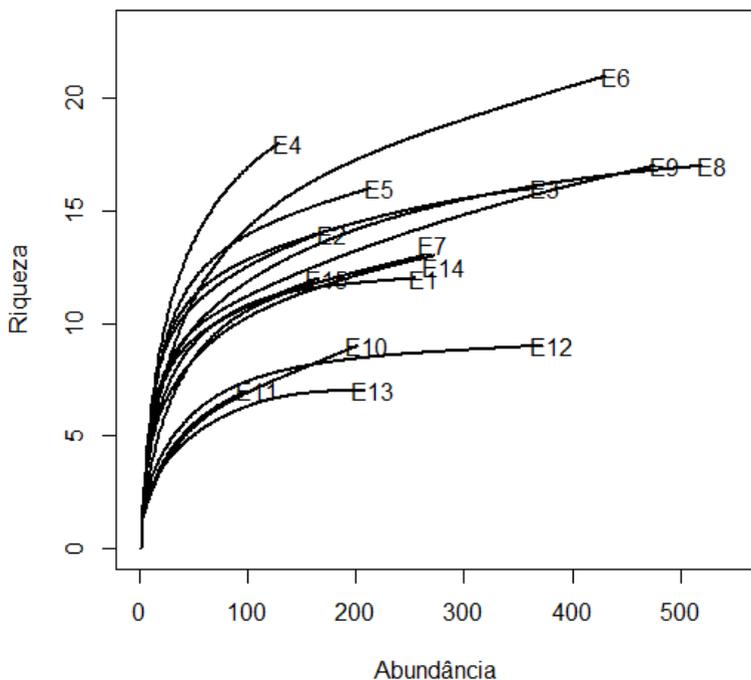


Figura 3. Curva de rarefação de espécies de escarabeíneos de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil.

A variação espacial da riqueza de mamíferos e de escarabeíneos ficou evidente em estações mais ao norte da Serra Geral onde foi registrado maior número de espécies de ambos os grupos. Detalhadamente as medidas ecológicas das comunidades de cada estação de amostragem tiveram maiores índices nas estações mais ao norte, diminuindo em relação ao sul. Em exceção, nas duas estações mais ao sul, a riqueza de ambos os grupos tornou a aumentar (Tabela 3).

Tabela 3. Riqueza de mamíferos e riqueza, riqueza estimada (*Chao 1*), abundância e biomassa total de escarabeíneos em 15 estações em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. CE: RPPN Chácara Edith (Brusque); CA: RPPN Caraguatá (Antonio Carlos); RL: RPPN Rio das Lontras (São Pedro de Alcântara); PEST: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (Santo Amaro da Imperatriz e São Bonifácio); LM: RPPN Leão da Montanha (Urubici); RA: Reserva Biológica Estadual do Aguaf (Nova Veneza).

Área	Estação	Mamíferos	Escarabeíneos			Biomassa Total (g)
		Riqueza	Riqueza	Riqueza Estimada	Abundância	
CE	E1	10	12	12,0	253	31,93
	E2	7	14	18,5	167	26,68
	E3	10	16	16,7	365	65,27
CA	E4	10	18	20,6	127	16,94
	E5	5	16	20,5	212	18,05
RL	E6	15	21	39,0	430	90,55
PEST	E7	5	13	16,0	261	21,33
	E8	9	17	17,7	519	57,75
	E9	8	17	23,2	475	40,54
	E10	5	9	15,0	200	6,14
	E11	6	7	9,0	99	3,24
LM	E12	6	9	9,0	371	10,11
	E13	10	7	7,0	206	5,82
RA	E14	7	13	17,5	271	55,68
	E15	8	12	15,0	164	32,92

Relações entre escarabeíneos, mamíferos, hábitat e distância espacial

Houve correlação estatisticamente significativa entre a riqueza de mamíferos e a riqueza de escarabeíneos [$r=0,53$; $p=0,04$] e entre a riqueza de mamíferos e biomassa total de escarabeíneos [$r=0,68$; $p<0,01$]. Já a abundância total de escarabeíneos não foi correlacionada com a riqueza de mamíferos [$r=0,34$; $p=0,19$].

A riqueza de escarabeíneos foi estatisticamente correlacionada com a riqueza de mamíferos onívoros [$r=0,61$; $p=0,01$], assim como

com a riqueza de mamíferos de médio porte (entre 4 e 10 kg) [$r=0,62$; $p=0,02$] (Figura 5). Para as demais guildas e tamanhos de mamíferos não houve significância em relação à riqueza de escarabeíneos. Também foram estatisticamente significativas as correlações entre a biomassa de escarabeíneos e a riqueza de mamíferos onívoros, mamíferos médios e mamíferos pequenos [$r=0,71$; $p<0,01$; $r=0,63$; $p=0,02$; $r=0,56$; $p=0,03$ respectivamente] e a abundância de escarabeíneos e riqueza de mamíferos onívoros [$r=0,57$; $p=0,03$].

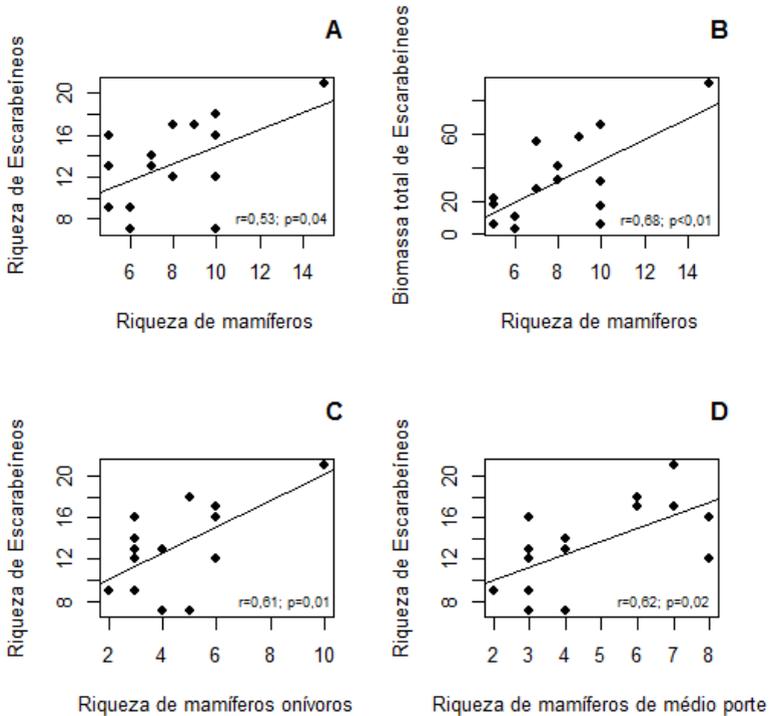


Figura 4. Análise de correlação de Pearson entre: (A) riqueza de mamíferos e riqueza de escarabeíneos; (B) riqueza de mamíferos e biomassa total de escarabeíneos; (C) riqueza de mamíferos onívoros e riqueza de escarabeíneos; (D) riqueza de mamíferos de médio porte e riqueza de escarabeíneos de 15 estações de amostragens em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil.

A variação altitudinal entre todas as 15 estações de amostragem foi de 984 m (variando entre 124 a 1108 metros acima do nível do mar). A distância linear entre estações da mesma área foi de no mínimo 800 metros e, em média, 1500 m; a distância média entre todas as estações foi de 77,5 km. A análise PCNM realizada através da matriz truncada de distância criou, dentre os nove autovalores, um modelo com três vetores positivos e estatisticamente significativos de acordo com o índice de Moran, que foi incorporado à partição da variação.

De acordo com a seleção de variáveis, os resultados obtidos para os dados de composição de escarabeíneos foram: (1) espécies que representaram os mamíferos: *D. azarae*, *P. cancrivorus*, *C. paca*, *C. spinosus*, *M. gouazoubira*, *C. thous*, *L. pardalis* e *D. novemcinctus*; (2) variáveis ambientais e vegetacionais representativas dos habitats: percentual de cobertura verde e altitude; e (3) três autovetores espaciais representativos da distância espacial entre as estações de amostragem. Para os dados de abundância a seleção incluiu: (1) mamíferos: *D. novemcinctus*, *P. cancrivorus*, *C. tatouay* e *D. azarae*; (2) habitat: percentual de cobertura verde e altitude; e (3) um autovetor espacial representativo da distância espacial entre estações de amostragem. Em relação à biomassa total: (1) mamíferos: *D. azarae*, *M. gouazoubira*, *C. spinosus*, *E. barbara*, *C. thous* e *C. paca*; (2) habitat: percentual de cobertura verde e altitude; e (3) três autovetores espaciais. Para a biomassa média foram: (1) mamíferos: *D. azarae*, *D. novemcinctus*, *P. cancrivorus*, *P. tajacu*, *M. nana* e *C. thous*; (2) habitat: percentual de cobertura verde e altitude; e (3) três autovetores espaciais.

Com os preditores significativos resultantes da seleção de variáveis, a partição da variação demonstrou, para a composição de escarabeíneos, uma explicação da variação atribuída aos mamíferos e ao espaço de 20%; atribuída exclusivamente aos mamíferos de 14%; e atribuída aos mamíferos e ao habitat de 14% (Tabela 4). Os outros fatores não tiveram percentual de explicação (r^2 ajustado [r^2_{aj}]) significativo na análise da variação da composição de escarabeíneos, sendo que 34% da variação foi residual.

Na figura 5 pode-se observar o diagrama da partição da variação com os respectivos componentes de explicação (mamíferos, habitat e espaço). De forma representativa são demonstradas: a variação total nas comunidades de escarabeíneos; a variação explicada pelos mamíferos; a variação atribuída ao habitat; a variação atribuída ao espaço; e as frações conjuntas relativas aos fatores combinados.

Analisando-se a abundância de escarabeíneos, a explicação da variação total atribuída aos mamíferos e ao hábitat foi de 21% e exclusivamente aos mamíferos de 18%. Houve 5% da variação atribuída ao hábitat e o espaço conjuntamente e 3% atribuída aos mamíferos e ao espaço em conjunto, com 46% de resíduo. No caso da biomassa total, os percentuais foram: mamíferos: 26%; mamíferos e hábitat: 25%; mamíferos e espaço: 22%; e hábitat e espaço: 5%; com 22% residual. Para a biomassa média, os percentuais foram: mamíferos: 26%; mamíferos; espaço: 20%; mamíferos e hábitat: 17%; mamíferos e espaço: 11%; hábitat e espaço: 6%; com 20% de resíduos (Figura 6).

Tabela 4. Resultado da partição da variação da estrutura das comunidades de escarabeíneos (composição, abundância, biomassa total e biomassa média), em relação à composição das comunidades de mamíferos, à complexidade estrutural de habitats e à distância espacial (espaço) entre as estações de amostragem (R^2_{aj}) com teste de significância baseado em 1000 permutações, de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil.

Preditores		Escarabeíneos											
		Composição			Abundância			Biomassa Total			Biomassa Média		
Frações individuais		R^2_{aj}	F	P	R^2_{aj}	F	p	R^2_{aj}	F	P	R^2_{aj}	F	p
[a]	Mamíferos	0,14	1,6	0,05	0,18	2,1	0,02	0,26	3,0	<0,01	0,26	3,0	<0,01
[b]	Habitat	0,07	1,5	0,33	0,07	1,7	0,13	0,04	1,6	0,16	0,06	1,7	0,24
[c]	Espaço	0,10	1,6	0,14	-0,01	0,9	0,43	0,03	1,4	0,29	0,20	3,1	0,03
[d]	Mamíferos e Espaço	0,14	2,4	<0,01	0,21	3,2	<0,01	0,25	4,8	<0,01	0,17	4,4	<0,01
[e]	Habitat e Espaço	-0,03	1,7	0,10	0,05	2,3	0,02	0,05	2,1	0,05	0,06	3,6	0,02
[f]	Mamíferos e Espaço	0,20	2,7	<0,01	0,03	2,4	<0,01	0,22	4,5	<0,01	0,11	4,9	<0,01
[g]	Todos os fatores	0,02	-	-	-0,02	-	-	-0,06	-	-	-0,05	-	-
[h]	Resíduos	0,34	-	-	0,46	-	-	0,22	-	-	0,20	-	-

- Não testável

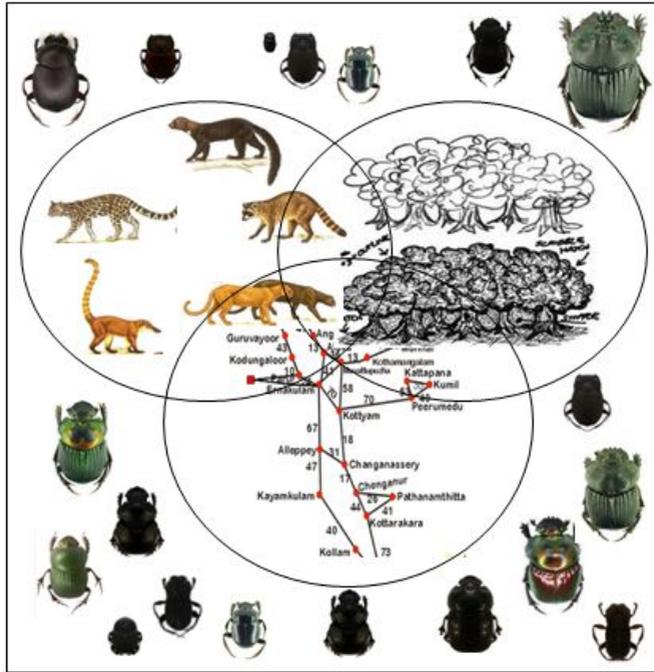


Figura 5. Modelo esquemático do diagrama de partição da variação. O retângulo representa a variação total das comunidades de escarabeíneos, o círculo superior esquerdo representa a proporção de explicação atribuída exclusivamente aos mamíferos, o círculo superior direito a explicação atribuída unicamente ao hábitat e o círculo inferior a explicação atribuída exclusivamente à distância espacial entre as estações de amostragem.

Fonte das imagens utilizadas na ilustração: Mamíferos: F.A. Reid (2007); Hábitat: Cartographes Guild (2014); Distância espacial: Kerala Map (2014); Escarabeíneos: Flickriver (2014) e dados do trabalho (2013).

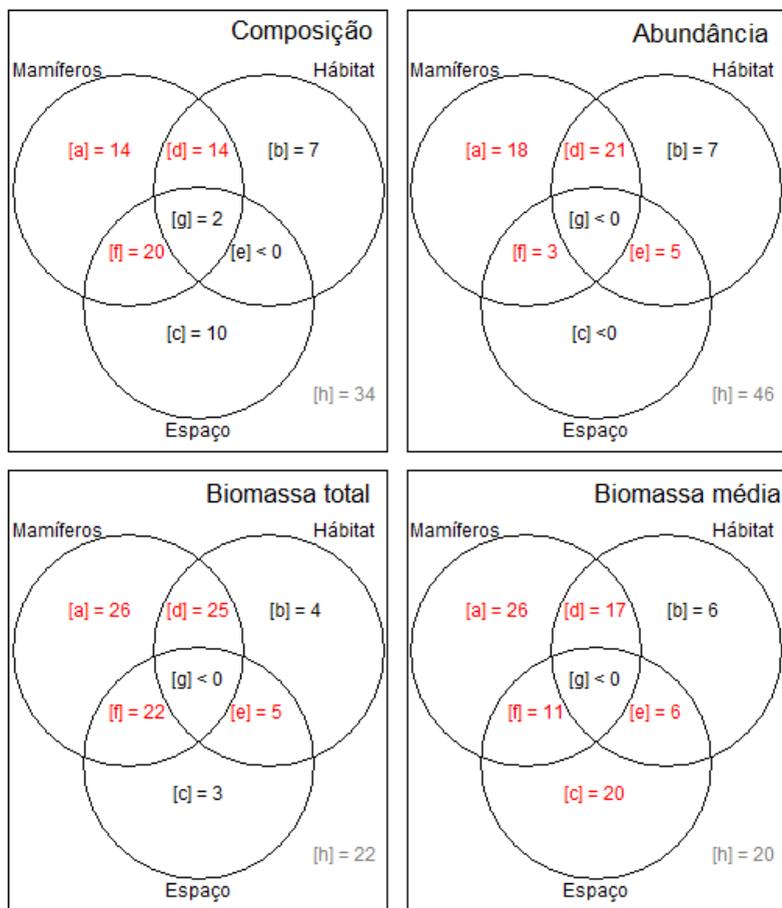


Figura 6. Análise da partição da variação da estruturação de comunidades de escarabeíneos para: composição, abundância, biomassa total e biomassa média em relação às frações de explicação das variáveis explanatórias: [a] mamíferos; [b] complexidade estrutural de habitats; [c] espaço; [d] mamíferos e hábitat; [f] mamíferos e espaço; [g] todos os fatores conjuntamente; e [h] resíduos; de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em Unidades de Conservação na Serra Geral do estado de Santa Catarina, Brasil. Valores em vermelho são estatisticamente significativos.

DISCUSSÃO

Um dos principais resultados desse estudo mostra que de fato existe correlação positiva entre a riqueza de espécies de escarabeíneos em relação ao aumento da riqueza de mamíferos. O co-declínio de ambos os grupos é sugerido na revisão realizada por Nichols et al. (2009) e demonstrado nos trabalhos de Barlow et al. (2007; 2010) e Culot et al. (2013).

As comunidades de mamíferos e escarabeíneos na Serra Geral Catarinense apresentam diferenças espaciais, que ficam evidentes tanto na riqueza de espécies como na variação na diversidade beta (dissimilaridade). Variações nas comunidades em diferentes gradientes espaciais são frequentes e suas métricas são cientificamente bem abordadas e discutidas (e.g. Pielou, 1975; Colwell e Coddington, 1994; Gaston, 1994; Krebs, 1999; Magurran, 2004; Colwell et al., 2012). Os dados do trabalho também vêm contribuir com o conhecimento da fauna do estado de Santa Catarina, que apresenta deficiências no conhecimento da riqueza e distribuição de espécies (Cherem et al., 2004; Cáceres et al., 2007).

A riqueza da mastofauna é maior nas estações localizadas ao norte do estado e, ainda nesse contexto, se observa que o agrupamento das estações ao sul, analisando a composição de espécies, é estatisticamente diferente em relação às demais estações de amostragem. O gradiente norte-sul de riqueza de espécies também fica evidente na fauna de escarabeíneos. É possível que as estações mais ao norte estejam refletindo condições de menores alterações e melhor qualidade de habitats do que as encontradas ao sul da Serra Geral. As alterações e fragmentação das formações vegetais da maior parte do estado ocorreram principalmente devido à exploração madeireira e à expansão das atividades agropastoris, e, somam-se a esses impactos, outros fatores que afetam a fauna, tais como a caça, a introdução de animais domésticos e a poluição ambiental (Cáceres et al., 2007). É importante destacar ainda que modificações dos padrões de habitat podem diminuir a riqueza de alguns grupos taxonômicos e aumentar a riqueza de outros grupos (Barlow et al., 2007).

Outra importante consideração diz respeito à biomassa de escarabeíneos – condição diretamente relacionada ao consumo de recursos (Peters, 1983) – que também aumenta significativamente em relação ao aumento da riqueza de mamíferos. É bem documentado que a

principal fonte de recursos alimentares dos escarabeíneos são fezes de mamíferos onívoros e herbívoros, usadas tanto para nidificação quanto alimentação de larvas e adultos (Halffter e Matthews, 1966; Halffter e Edmonds, 1982; Hanski e Cambefort, 1991; Simmons e Ridsdill-Smith, 2011). No trabalho foi observado que a relação positiva entre os grupos se repete ao se considerar a riqueza de mamíferos onívoros, o que condiz com o que várias pesquisas têm demonstrado, onde maiores quantidades de escarabeíneos são atraídas por fezes de mamíferos onívoros, que em geral, são também os mamíferos de médio porte (e.g. Estrada et al., 1993; Filgueiras et al., 2009).

Uma vez que a competição espacial e temporal por recursos é um grande modificador da dinâmica populacional de escarabeíneos (Hanski e Camberfort 1991), mudanças dramáticas na composição de mamíferos, como a defaunação, podem conduzir a graves efeitos de segunda ordem (e.g. diminuição na abundância de escarabeíneos), alterando o funcionamento dos ecossistemas e ainda mais a estrutura dos habitats (Culot et al., 2013; Galetti e Dirzo, 2013).

A respeito da defaunação é relevante destacar que ao longo da história evolutiva dos mamíferos sul-americanos – antes mesmo dos processos recentes de fragmentação, destruição de habitat e sobreexploração – os mamíferos naturalmente já sofreram impactos decorrentes das introduções de infecções e patógenos de outros mamíferos imigrantes (Feringolo, 1999). Embora sejam especulações quanto ao passado, é importante destacar que evolutivamente há evidências que sugerem alterações e extinções na fauna de mamíferos sul-americanos por influências antrópicas e/ou ambientais (Lavallée, 1995; Martinez, 2001; Vivo e Carmignotto, 2004), sendo provável que o co-declínio entre escarabeíneos e mamíferos seja um evento evolutivamente presente nas alterações na estrutura das comunidades, com potencial para alterar padrões e processos dependentes desses grupos desde então. Um exemplo disso foram os gargalos na disponibilidade de fezes na região do Pampa argentino durante o Pleistoceno, que diminuiu a coprofagia e pode ter favorecido a necrofagia (Cantil et al., 2013).

As variações nas comunidades de escarabeíneos, tanto na composição, na abundância e na biomassa, mostram que sofrem influência de diferentes fatores. É conhecido que as alterações nas comunidades de escarabeíneos podem variar desde mudanças na composição até a dominância de determinadas espécies em detrimento da diminuição da abundância de outras, além da diminuição da riqueza

(Gardner et al., 2008a; Gardner et al., 2008b; Barlow et al., 2007; 2010). Mas, apesar de alguns estudos demonstrarem a dependência da fauna de escarabeíneos em relação aos mamíferos e/ou ao hábitat, nesse trabalho foi possível representar as respectivas frações individuais e combinadas de explicação, além da inclusão da distância espacial como um dos preditores da variação. Os resultados mostram que as variações na composição das comunidades de escarabeíneos são fortemente influenciadas por dois fatores em conjunto: a composição da mastofauna e a distância espacial. Já a abundância dos escarabeíneos sofre maior influência da fração combinada de mamíferos e hábitat. Em relação à variação da biomassa total de escarabeíneos, as explicações envolvem mamíferos, hábitat e distância espacial. Para a biomassa média, ou seja, a variação no tamanho do corpo das espécies de escarabeíneos presentes nas comunidades, a maior explicação envolveu os mamíferos e a distância espacial entre as localidades.

Esses resultados apontam para uma ação em conjunto desses fatores, embora se espere que a abundância de escarabeíneos seja mais fortemente influenciada pela composição de mamíferos (recursos) do que por características de hábitat ou espaço entre os locais. Para a composição é esperado haver maior influência da distância espacial por causa da dispersão, assim como das características de hábitat que podem limitar a presença de algumas espécies, embora também possa ser afetada pela presença de diferentes espécies de mamíferos. Pelo fato que muitas espécies de escarabeíneos têm comportamento alimentar generalista, espera-se haver mais influência da mastofauna na abundância das populações, sendo que a composição pode vir a ser mais afetada pelas características dos hábitats (Hanski e Cambefort, 1991; Hernández e Vaz-de-Mello, 2009; Campos e Hernández, 2012). Há também que se considerar que deve existir um *trade-off* entre a maior quantidade de recursos disponíveis e características ambientais inferiores.

A abundância total de escarabeíneos em áreas na Amazônia também foi influenciada pela atividade de mamíferos, sendo que a riqueza de espécies de escarabeíneos aumentou onde a atividade de mamíferos era maior. Entretanto, essa relação também teve influência do tipo de hábitat (Barlow et al., 2010). Ainda, a abundância média de escarabeíneos diminuiu com o aumento da biomassa de mamíferos, ou seja, diminuiu a dominância de algumas espécies (Culot et al., 2013). Em relação à composição de escarabeíneos, é conhecido que em locais defaunados ela é alterada: onde grandes mamíferos estão ausentes há

uma maior proporção de escarabeíneos de pequeno tamanho corporal (Gardner et al., 2008a; Culot et al., 2013). Além disso, o tamanho médio dos escarabeíneos aumenta em relação ao aumento da biomassa de mamíferos (Culot et al., 2013). A biomassa pode fornecer uma imagem mais ampla dos processos que conduzem a alterações na estrutura de comunidades (Saint-Germain et al., 2007), pois a relação entre o tamanho do corpo é diretamente proporcional à quantidade de recursos consumidos (Peters, 1983).

Esses efeitos “à jusante” da perda de grupos com importantes funcionalidades serão mais evidenciados se existir uma ligação com espécies ameaçadas de extinção ou declínio de populações que são dependentes desses grupos. Embora a compreensão das funções ecológicas mediadas por escarabeíneos permaneça incompleta, a dependência desse grupo dos mamíferos é suficiente para justificar uma preocupação sobre seu futuro declínio, tanto de riqueza, como de abundância ou de biomassa (Nichols et al., 2009; Barlow et al., 2007; Culot et al., 2013).

Atualmente, as principais ameaçadas à diversidade biológica são a perda e a fragmentação de habitats (Wade et al., 2003; Driscoll, 2004). Uma pesquisa recente conduzida por Jorge et al. (2013) demonstrou a dramaticidade das condições dos remanescentes florestais de Mata Atlântica para quatro importantes espécies de mamíferos (*Panthera onca*: onça, maior carnívoro neotropical; *Tapirus terrestris*: anta, maior herbívoro; *Tayassu pecari*: queixada, maior predador de sementes e *Brachyteles* spp.: primata, maior dispersor de sementes) mostrando que apenas 16% dos remanescentes são ambientalmente adequados para essas espécies. Esse esgotamento não é alarmante apenas para essas espécies, já que mamíferos médios também são preferidos por caçadores e impactados pela fragmentação e destruição de habitats (Redford, 1992; Kurten, 2013). A perda de habitats em áreas de Mata Atlântica também afeta de forma diferenciada determinadas espécies de escarabeíneos, assim como a integridade de suas comunidades (Hernández e Vaz-de-Mello, 2009; Filgueiras et al., 2011).

Alterações oriundas de efeitos em cascata decorrentes da defaunação incluem também alterações na regeneração e estruturação das comunidades vegetais (McConkey et al., 2012; Kurten, 2013). O declínio na riqueza e abundância de escarabeíneos pode trazer consequências na aeração do solo, modificação da hidrologia do solo, diminuição da dispersão secundária de sementes e redução na ciclagem de nutrientes (Halffter e Matthews, 1966; Andresen, 2002; Vulinec,

2002; Andresen e Levey, 2004; Vulinec et al., 2006; Brown et al., 2010; Iannuzzi et al., 2013), e até mesmo alterar funções ecológicas como a regulação trófica (Forti et al., 1999).

Os escarabeíneos diminuem drasticamente em áreas degradadas, sendo por isso utilizados como indicadores de mudanças da estrutura de habitats. Locais desestruturados comprometem a riqueza, abundância e biomassa de escarabeíneos, prejudicando o potencial dispersor das espécies, além da remoção de bolos fecais, que em geral é maior em locais pouco alterados quando comparados a locais desmatados (Vulinec, 2002; Horgan, 2005). A complexidade estrutural de habitats é importante na distribuição espacial de escarabeíneos. A maioria das espécies responde de alguma maneira em função do ambiente e do estado de conservação de diferentes formações vegetais (e.g. Davis et al., 2001; Quintero e Roslin, 2005; Barlow et al., 2007; Gardner et al., 2008a; Hernández e Vaz-de-Mello, 2009; Barraza et al., 2010; Campos e Hernández, 2013; Viegas et al., 2014).

Ademais, nesse estudo é demonstrado que há variação das comunidades de escarabeíneos em relação à altitude, relacionada frequentemente com alterações na composição e riqueza de espécies (Huston, 1994). A diminuição observada dos componentes ecológicos das comunidades também é relatada em outras pesquisas com escarabeíneos (e.g. Escobar et al., 2005; Lobo et al., 2007). A cobertura verde do solo também foi um fator influenciador da composição das comunidades de escarabeíneos (e.g. Campos e Hernández, 2012). Por fim, a distância espacial entre as comunidades também foi um fator que explicou as mudanças nas comunidades, já que ela afeta os padrões de dispersão. Apesar do conhecimento sobre a dispersão de espécies de escarabeíneos ser deficiente, algumas pesquisas mostram que a dispersão de escarabeíneos pode chegar a distâncias variando entre 300 e 1500 metros, dependendo do sexo e da conectividade funcional da paisagem (Peck e Forsyth, 1982; Arellano et al., 2008; Noriega e Acosta, 2011; Roslin e Viljanen, 2011). Assim, um sistema de gestão da paisagem é importante, pois as áreas protegidas atualmente cobrem somente uma pequena fração do planeta (Franklin e Lindenmayer, 2009).

Concluimos assim, que existe correlação positiva entre a riqueza de espécies dos dois grupos estudados e que a estrutura do habitat exerce influência em ambos os grupos. Além disso, outro fator relevante encontrado nesse estudo trata-se da distância espacial entre as localidades, a que influencia, juntamente com as características da

paisagem, como conectividade, os padrões e as possibilidades de dispersão das espécies de mamíferos e, principalmente, de escarabeíneos. Portanto, pode-se destacar que a integridade e a manutenção dos processos ecológicos dependentes desses dois grupos na Mata Atlântica podem estar ameaçadas pelos processos de mudanças na paisagem natural e redução gradativa de populações de mamíferos, aumentando ainda mais a sensibilidade de um dos biomas tropicais mais reduzidos e ameaçados.

REFERÊNCIAS

- Andresen, E. 2002. Dung beetle in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. **Ecological Entomology** **27**: 257-270.
- Andresen, E.; Levey, D.J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia** **139**: 45-54.
- Arellano, L.; León-Cortes, J.L.; Ovaskainen, O. 2008. Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. **Landscape Ecology** **23**: 69-78.
- Barlow, J.; Louzada, J.; Parry, L.; Hernández, M.I.M.; Hawes, J.; Peres, C.A.; Vaz-de-Mello, F.Z.; Gardner, T.A. 2010. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. **Journal of Applied Ecology** **47**: 779-788.
- Barlow, J.; Gardner, T.A.; Araujo, I.S.; Ávila-Pires, T.C.; Bonaldo, A.B.; Costa, J.E.; Esposito, M.C.; Ferreira, L.V.; Hawes, J.; Hernández, M.I.M.; Hoogmoed, M.S.; Leite, R.N.; Lo-Man-Hung, N.F.; Malcolm, J.R.; Martins, M.B.; Mestre, L.A.M.; Miranda-Santos, R.; Nunes-Gutjahr A.L.; Overal, W.L.; Parry, L.; Peters, S.L.; Ribeiro-Junior, M.A.; da Silva, M.N.F.; da Silva Motta, C.; Peres, C.A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary and plantation forest. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **104**(47): 18555-18560.
- Barnosky, A.D.; Hadly, E.A.; Bascompte, J.; Berlow, E.L.; Brown, J.H.; Fortelius, M.; Getz, W.M.; Harte, J.; Hastings, A.; Marquet, P.A.;

- Martinez, N.D.; Mooers, A.; Roopnarine, P.; Vermeij, G.; Williams, J.W.; Gillespie, R.; Kitzes, J.; Marshall, C.; Matzke, N.; Midell, D.P.; Revilla, E.; Smith, A.B. 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. **Nature** **486**: 52-58.
- Barraza, J.M.; Montes, J.F.; Martínez, H.N.; Deloya, C. 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). **Revista Colombiana de Entomología** **36**(2): 285-291.
- Bellés, X.; Favila, M.E. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte [Col. Scarabaeidae]. **Bulletin de la Société entomologique de France** **88**. 602-607.
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. **Ecology** **89**: 2623-2632.
- Borcard, D.; Gillet, F.; Legendre, P. 2011. **Numerical Ecology with R**. New York: Springer Science. 306p.
- Borcard, D.; Legendre, P.; Avois-Jacquet, C.; Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. **Ecology** **85**(7): 1826-1832.
- Brook, B.W.; Shodi, N.S.; Bradshaw, C.J.A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. **Trends in Ecology and Evolution** **23**: 453-460.
- Brower, J. E.; Zar, J. H.; Von Ende, C. N. 1998. **Field and Laboratory Methods for General Ecology**. 4th edition, Boston: McGraw-Hill. 288p.
- Brown, J.; Scholtz, C.H.; Janeau, J.L.; Grellier, S.; Podwojewski, P. 2010. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological proprieties. **Applied Soil Ecology** **46**: 9-16.
- Cáceres, N.C.; Cherem, J.J.; Graipel, M.E. 2007. Distribuição geográfica de mamíferos terrestres na região sul do Brasil. **Ciência & Ambiente** **35**: 167-180.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography and evolution. *In*: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.). **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University Press. 249p.
- Canale, G.R., Peres, C.A., Guidorizzi, C.E. Gatto, C.A.F., Kierulff, M.C.M. 2012. Pervasive defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. **PLoS ONE** **7**(8): e41671. doi:10.1371/journal.pone.0041671
- Cantil, L.F.; Sánchez, M.V.; Bellosi, E.S.; Gonzáles, M.G.; Sarzetti, L.C.; Genise, J.F. 2013. *Coprinisphaera akatanka* isp. nov.: The

- first fossil brood ball attributable to necrophagous dung beetles associated with an Early Pleistocene environmental stress in the Pampean region (Argentina). **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology** **386**: 541-554.
- Campos, R.C.; Hernández, M.I.M. 2013. Dung beetles assemblages (Coleoptera, Scarabaeinae) in Atlantic forest fragments in southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** **57**(1): 47-54.
- Cardinale, B.J.; Duffy, J.E.; Gonzalez, A.; Hooper, D.U.; Perrings, C.; Venail, P.; Narwani, A.; Mace, G.M.; Tilman, D.; Wardle, D.A.; Kinzig, A.P.; Daily, G.C.; Loreau, M.; Grace, J.B.; Larigauderie, A.; Srivastava, D.S.; Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature** **486**: 59-67.
- Chao, A., 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. **Scandinavian Journal of Statistics** **11**: 265-270.
- Cherem, J.J.; Simões-Lopes, P.C.; Althoff, S.; Graipel, M.E. 2004. Lista dos mamíferos do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. **Mastozoología Neotropical** **11**(2): 151-184.
- Chiarello, A.G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. **Biological Conservation** **89**: 71-82.
- Chiarello, A.G., Aguiar, L.M.S., Cerqueira, R., Melo, F.R., Rodrigues, F.H.G., Silva, V.M.F. (Orgs) 2008. **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (Mamíferos)**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 203p.
- Chin, K.; Gill, B.D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web. **Palaio** **11**: 280-285.
- Clarke, K.R.; Somerfield, P.J.; Gorley, R.N. 2008. Testing null hypothesis in exploratory community analysis similarity profiles and biota-environment linkage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **366**: 56-69.
- Colwell, R.K.; Coddington, J.A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. **Philosophical Transactions of the Royal Society** **345**: 101-118.
- Colwell, R.K.; Chao, A.; Gotelli, N.J.; Lin, A.Y.; Mao, C.X.; Chazdon, R.L.; Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology** **5**(1): 3:21.
- Conselho Estadual do Meio Ambiente de Santa Catarina (CONSEMA). 2011. **Lista oficial de espécies da fauna ameaçadas de extinção no estado de Santa Catarina**. Florianópolis: Secretaria de Estado

- do Desenvolvimento Econômico Sustentável, Conselho Estadual do Meio Ambiente de Santa Catarina. Resolução n° 002 de 06/12/2011.
- Culot, L.; Bovy, E.; Vaz-de-Mello, F.Z.; Guevara, R.; Galetti, M. 2013. Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. **Biological Conservation** **163**: 79-89.
- Davis, A.J.; Holloway, J.D.; Huijbregts, H.; Krikken, J.; Kirk-Spriggs, A.; Sutton, S.L. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. **Journal of Applied Ecology** **38**: 593-616.
- Davis, A.L.V.; Scholtz, C.H.; Philips, T.K. 2002. Historical biogeography of Scarabaeine dung beetles. **Journal of Biogeography** **29**: 1217-1256.
- Dray, S., Legendre, P., Blanchet, G. 2013. Packfor: Forward selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r109. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Driscoll, D.A. 2004. Extinction and outbreaks accompany fragmentation of a reptile community. **Ecological Applications** **14**: 220-240.
- 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.
- Estrada, A.; Halffter, G.; Coates-Estrada, R.; Merritt Jr, D.A. 1993. Dung beetle attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology** **9**: 45-54.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic island at Los Tuxtlas, Mexico. **Biodiversity and Conservation** **11**: 1903-1918.
- Favila, M.E.; Halffter, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. **Acta Zoologica Mexicana** **72**: 1-25.
- Ferigolo, J. 1999. Late Pleistocene South-American land-mammal extinctions: The infection hypothesis. *In*: Rabassa, J.; Salemme, M. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Volume 12, Rotterdam: A.A. Balkema Publishers. 310p.
- Filgueiras, B.K.C.; Liberal, C.N.; Aguiar, C.D.M.; Hernández, M.I.M.; Iannuzzi, L. 2009. Attractivity of omnivore, carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) in a tropical Atlantic forest remnant. **Revista Brasileira de Entomologia** **53**: 422-427.

- Filgueiras, B.K.C.; Ianuzzi, L.; Leal, I.R. 2011. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities. **Biological Conservation** **144**: 362-369.
- Forti, L.C.; Rinaldi, J.M.P.; Yassu, W.; Pinhão, M.A.S. 1999. Avaliação da eficiência de predação de *Canthon virens* (Coleoptera, Scarabaeidae). **Naturalia** **24**: 241–242.
- Franklin, J.F.; Lindenmayer, D.N. 2009. Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **106**: 349-350.
- Galante, E.; Marcos-García, A. 1997. Detritívoros, coprófagos y necrófagos. **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** **20**: 57-64.
- Galetti, M.; Dirzo, R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. **Biological Conservation** **163**: 1-6.
- Gardner, T.A.; Hernández, M.I.M.; Barlow, J.; Peres, C.A. 2008a. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. **Journal of Applied Ecology** **45**: 883-893.
- Gardner, T.A.; Barlow, J.; Araujo, I.S.; Ávila-Pires, T.C.; Bonaldo, A.B.; Costa, J.E.; Esposito, M.C.; Ferreira, L.V.; Hawes, J.; Hernández, M.I.M.; Hoogmoed, M.S.; Leite, R.N.; Lo-Man-Hung, N.F.; Malcolm, J.R.; Martins, M.B.; Mestre, L.A.M.; Miranda-Santos, R.; Overal, W.L.; Parry, L.; Peters, S.L.; Ribeiro Junior, M.A.; Silva, M.N.F.; Motta, C.S.; Peres, C.A. 2008b. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology Letters** **11**: 139-150.
- Gaston, K.J. 1994. **Rarity**. London: Chapman and Hall. 205p.
- Halffter, G.; Favila, M.E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying, and monitoring biodiversity in Tropical Rainforest and modified landscapes. **Biology International** **27**: 15-21.
- Halffter, G.; Matthews, E.G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomológica Mexicana** **12**(14): 1-312.
- Halffter, G.; Edmonds, W.D. 1982. **The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecologic and Evolutive Approach**. Mexico City: Man and Biosphere Program Unesco. 177p.

- Halffter, G.; Halffter, V. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** **45**: 1-22.
- Hanski, I.; Cambefort, Y. 1991. **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University Press. 249p.
- Hernández, M.I.M. 2002. The night and day of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. **Revista Brasileira de Entomologia** **46(4)**: 597-600.
- Hernández, M.I.M.; Vaz-de-Mello, F.Z. 2009. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** **53(4)**: 607-613.
- Holyoak, M.; Leibold, M.A., Holt, R.D. 2005. **Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities**. Chicago: The University of Chicago Press. 520p.
- Horgan, F.G. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern of the Peruvian Andes. **Forest Ecology and Management** **216**: 117-133.
- Hortal, J.; Diniz-Filho, J.A.F.; Bini, L.M.; Rodríguez, M.A.; Baselga, A.; Nogués-Bravo, D.; Rangel, T.F.; Hawkins, B.A.; Lobo, J.M. 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. **Ecology Letters** **14(8)**: 741-748.
- Huston, M.A. 1994 **Biology Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes**. Cambridge: Cambridge University Press. 681p.
- Howden, H.F.; Young, O.P. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). **Contributions of the American Entomological Institute** **18**: 1-204.
- Iannuzzi, L.; Leal, L.C.; Meiado, M.V.; Ribeiro, S.C.; Salomão, R.P. 2013. First record of myrmecochorous diaspores removal dung beetles in the Caatinga vegetation, a Brazilian semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments** **88**: 1-3
- Jorge, M.L.S.P.; Galetti, M.; Ribeiro, M.C.; Ferraz, K.M.P.M.B. 2013. Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. **Biological Conservation** **163**: 49-57.
- Klein B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. **Ecology** **70**: 1715-1725.

- Krebs, C.J. 1972. **Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance**. New York: Harper International Edition. 694p.
- Krebs, C.J. 1999. **Ecological Methodology**. 2nd edition, New York: Addison-Wesley Longman. 620p.
- Kurten, E.L. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forests communities. **Biological Conservation** **163**: 22-32.
- Larsen, T.H., Forsyth, A. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetles diversity studies. **Biotropica** **37**(2): 322-325.
- Lavallée, D. 1995. Promesse d'Amérique. La Préhistoire de l'Amérique du Sud. **Journal de la Société des Américanistes** **82**: 367-370.
- Legendre, P.; Legendre, L. 1998. **Numerical Ecology**. 2nd edition, Amsterdam: Elsevier Scientific B.V. 853p.
- Legendre, P.; Bordard, D.; Roberts, D.W. 2012. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. **Ecology** **93**(5): 1234-1240.
- Lobo, J.M., Martín-Piera, F., Veiga, C.M. 1988. Las trampas pitfall con sebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol** **25**(1): 77-100.
- Lobo, J.M., Chehlarov, E., Guéorguiev, B. 2007. Variation in dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages with altitude in the Bulgarian Rhodopes Mountains: A comparison. **European Journal of Entomology** **104**: 489-495.
- Lyra-Jorge, M.C., Ciochetti, G., Pivello, V.R., Meirelles, S.T. 2008. Comparing methods for sampling large- and médium-sized mammals: câmera traps and track plots. **European Journal of Wildlife Research** **54**: 739-744.
- Magurran, A.E., 2004. **Measuring Biological Diversity**. Malden: Blackwell Publishing. 132p.
- Martínez, G. 2001. "Fish-tail" projectiles point and megamammals: new evidences from Paso Otero 5 (Argentina). **Antiquity** **75**: 523-528.
- McConkey, K.R.; Prasad, S.; Corlett, R.T.; Campos-Arceiz, A.; Brodie, J.F.; Rogers, H.; Santamaria, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. **Biological Conservation** **146**: 1-13.

- Nichols, E.; Gardner, T.A.; Peres, C.A. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. **Oikos** **118**: 481-487.
- Noriega, J.A.; Acosta, A. 2011. Population size and dispersal of *Sulcophanaeus leander* (Coleoptera: Scarabaeidae) on riverine beaches in the Amazonian region. **Journal of Tropical Ecology** **27**: 111-114.
- Odum, E.; Barret, G.W. 2008. **Fundamentos de Ecologia**. 5ª Edição, São Paulo: Cengage Learning. 611p.
- Ojeda, R.A. 2013. Diversity and conservation of Neotropical Mammals. **Encyclopedia of Biodiversity**. 2nd Edition, Waltham: Academic Press. 594p.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H. 2013. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paglia, A.P.; da Fonseca, G.A.B.; Rylands, A.B.; Herrman, G.; Aguiar, L.M.S.; Chiarello, A.G.; Leite, Y.L.R.; Costa, L.P.; Siciliano, S.; Kierulff, M.C.M.; Mendes, S.L.; Tavares, V.C.; Mittermeier, R.A.; Patton, J.L. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil, 2ª Edição. **Occasional Papers in Conservation Biology** **6**. Washington: Conservation International. 76p.
- Peck, S.B.; Forsyth, A. 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). **Canadian Journal of Zoology** **60**: 1624-1634.
- Peres, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian Forest vertebrates. **Conservation Biology** **15**(6): 1490-1504.
- Peres-Neto, P.R.; Legendre, P.; Dray, S.; Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. **Ecology** **87**(10): 2614-2625.
- Peters, R.H. 1983. **The Ecological Implications of Body Size**. Melbourne: Cambridge University Press. 329p.
- Pielou, E. C. 1975. **Ecological Diversity**. New York: Wiley-Interscience. 165p.
- Pimm, S.L. 1982. **Food Webs**. London: Chapman and Hall. 219p.
- Quintero, I.; Roslin, T. 2005. Rapid recovery of dung beetles communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. **Ecology** **86**(12): 3303-3311.

- R Core Team. 2013. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Ramos, F.A. 2000. Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. **Journal of Research on the Lepidoptera** **35**: 29-41.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. **Bioscience** **42**: 412-422.
- Roslin, T.; Viljanen, H. 2011. Dung beetle populations: structure and consequences, p. 220-244. In: Simmons, L.W.; Ridsdill-Smith, T.J. (eds.). **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing. 347 p.
- Saint-Germain, M.; Buddle, C.M.; Larrivé, M.; Mercado, A.; Motchula, T.; Reichert, E.; Sckett, T.E.; Sylvain, Z.; Webb, A. 2007. Should biomass be considered more frequently as a currency in terrestrial arthropod community analyses? **Journal of Applied Ecology** **44**: 330-339.
- ScarabNet. 2013. **Global Taxon Database**. URL: <http://www.scarabnet.org/ScarabNet/Home/Home.html>. Acesso: 20/05/2013.
- Slade, E.M.; Mann, D.J.; Lewis, O.T. 2011. Biodiversity and ecosystem function of tropical dung beetles under contrasting logging regimes. **Biological Conservation** **144**: 166-174.
- Simmons, L.W.; Ridsdill-Smith, T.J. (Eds). 2011. **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing. 347p.
- Smitinand, T. 1995. Overview of the status of biodiversity in tropical and temperate forests. In: Boyle, T.J.B.; Boontawee, B. (Eds). **Measuring and Monitoring Biodiversity in Tropical and Temperate Forests**. Bogor: Center for International Forestry Research. 408p.
- Steinfeld, H.; Gerber, P.; Wassenaar, T.; Castel, V.; Rosales, M.; De Haan, C. 2006. **Livestock's Long Shadow: Environmental Issues and Options**. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 414p.
- Tôrres, N.M., De Marco Jr, P., Santos, T., Silveira, L., Jácomo, A.T.A., Diniz-Filho, J.A.F. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. **Diversity and Distribution** **18**: 615-627.
- Tylianakis, J.M.; Didham, R.K.; Bascompte, J.; Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters** **11**: 1351-1363.

- Vaz-de-Mello, F. Z. 2000. Estado de conhecimento dos Scarabaeidae *s. str.* (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. *In*: Martín-Piera, F.; Morrone, J. J.; Melic, A. (Eds.). **Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica**. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa. 326p.
- Viegas, G.; Sternert, C.; Schulz, U.H.; Maltchik, L. 2014. Dung beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. **Ecological Indicators** **36**: 703-710.
- Vivo, M.; Carmignotto, A.P. 2004. Holocene vegetation change and mammal faunas of South America and Africa. **Journal of Biogeography** **31**: 943-957.
- Voss, R., Emmons, L.H., 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforest: a preliminary assessment. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **230**: 1-115.
- Vulinec, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. **Biotropica** **34**(2): 297-309.
- Vulinec, K.; Lambert, J.E.; Mellow, D.J. 2006. Primate and dung beetle communities in secondary growth rain forests: Implications for conservation of seed dispersal systems. **International Journal of Primatology** **27**(3): 855-879.
- Wade, T.G.; Riitters, K.H.; Wickham, J.D.; Jones, K.B. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. **Conservation Ecology** **7**(2), 7 [online] URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss2/art7>
- Whittaker, R.J.; Araújo, M.B.; Jepson, P.; Ladle, R.J.; Watson, J.E.M.; Willis, K.J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. **Diversity and Distribution** **11**: 3-23.
- Wiederholt, R.; Fernandez-Duque, E.; Diefenbach, D.R.; Rudran, R. 2010. Modeling the impacts of hunting on the population dynamics of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). **Ecological Modelling** **221**: 2482-2490.
- Wright, S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **6**: 73-86.
- Zar, J.H., 1999. **Biostatistical Analysis**. 4^a ed, New Jersey: Prentice-Hall. 663p.

CAPÍTULO 2. *

ATRATIVIDADE DE FEZES DE MAMÍFEROS NATIVOS DE DIFERENTES GULDAS TRÓFICAS SOBRE ESCARABEÍNEOS

RESUMO

A maioria das espécies de escarabeíneos usa fezes de mamíferos para alimentação e nidificação e o desenvolvimento larval dependem da quantidade e qualidade do recurso. Por necessidades fisiológicas, competição ou partilhando recursos, supõe-se que os escarabeíneos apresentam preferências em relação às melhores fezes de maior qualidade nutricional, sugerindo conseqüentes efeitos na estruturação das comunidades. A hipótese da pesquisa é que o processo de atratividade de escarabeíneos irá variar de acordo com o tipo de fezes de mamíferos de diferentes guildas tróficas. Desenvolveu-se o trabalho em áreas de Mata Atlântica no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brasil (27°44'S, 48°48'O). Para avaliar a atratividade utilizou-se como isca fezes do carnívoro *Puma concolor*, dos onívoros *Cerdocyon thous* e *Sapajus nigritus* e do herbívoro *Tapirus terrestris*. A amostragem foi feita em cinco áreas, com quatro armadilhas de queda cada, iscadas com um tipo diferente de fezes, em três campanhas no verão de 2013. Para analisar a preferência alimentar das espécies calculou-se o índice de Rodgers para experimentos tipo “cafeteria”. Coletou-se 426 indivíduos de 17 espécies. As iscas que tiveram maior atratividade foram fezes dos mamíferos onívoros *C. thous* (59% dos indivíduos) e *S. nigritus* (23%) capturando 15 e 12 espécies, respectivamente, enquanto que o recurso dos outros mamíferos capturou oito espécies cada. O índice Rodgers demonstrou, para todas as espécies de escarabeíneos, maior atratividade por fezes de *C. thous*, em detrimento das demais.

Palavras-chave: recurso alimentar, partilha de recursos, onívoros, competição, estruturação

* Artigo a ser traduzido e submetido para publicação em revista científica. Autores: Bogoni, J.A. e Hernández, M.I.M.

CHAPTER 2

ATTRACTIVENESS OF NATIVE MAMMALS FECES OF DIFFERENT TROPHIC GUILDS ABOUT DUNG BEETLES

ABSTRACT

Most species of dung beetles use mammal feces for feeding and breeding, and the larval development depends on the quantity and quality of the resource. By physiological needs, competition or resources sharing, it is assumed that dung beetles have preferences regarding the best feces with greater nutritional quality, suggesting consequential effects on community structure. The research hypothesis is that the process of attractiveness of dung beetles changes according to the type of feces of mammals of different trophic guilds. This study was developed in Atlantic Forest areas in Serra do Tabuleiro State Park, Santa Catarina, Brazil (27°44' S, 48°48' O). In order to assess the attractiveness, the baits used were feces of the carnivore *Puma concolor*, the omnivores *Cerdocyon thous* and *Sapajus nigritus* and the herbivore *Tapirus terrestris*. Sampling was carried out in five areas, with four pitfall traps each, baited with a different type of feces, in three campaigns in the summer of 2013. To analyze the feeding preference of the species we calculated the Rodgers index for experiments like "cafeteria". Were collected 426 individuals of 17 dung beetles species. The more attractive baits were of the omnivorous *C. thous* (59% of individuals) and *S. nigritus* (23%) capturing species 15 and 12, respectively, while the resource of other mammals captured eight species each. Rodgers index showed, for all dung beetles species, that the greater attractiveness was for *C. thous* feces, in detriment of others types of feces.

Key-words: food resource, resources sharing, omnivores, competition, structuring

INTRODUÇÃO

A teoria ecológica clássica prediz que a dinâmica de estruturação de comunidades é principalmente influenciada pela competição, que por sua vez, determina as espécies competidoras que podem ou não co-ocorrer (Tansley, 1917; Gause, 1934, 1935; Hairston et al., 1960; Brown, 1971; Connell, 1980; Tilman, 1980; Lehman e Tilman, 2000). Segundo o princípio da exclusão competitiva, duas populações não podem ocupar o mesmo nicho ecológico e na presença de recursos limitantes uma delas é excluída ou ecologicamente deslocada. Vários estudos assumem que a competição e a limitação alimentar são fatores principais na estruturação de comunidades biológicas (e.g. Simons e Martin, 1990; Richardson, 1991; Boggs e Ross, 1993).

Hutchinson (1957), na clássica teoria do nicho, supõe que todas as dimensões do nicho ecológico implicam na probabilidade de persistência da espécie. As dimensões do nicho não permanecem inalteradas. Ao longo da história evolutiva ou espacialmente pode ocorrer deslocamento, minimizando a competição por recursos e/ou gerando conseqüências diretas nos padrões de dispersão e na estruturação das comunidades biológicas (Paine et al., 1981; Pulliam, 2000; Pearman et al., 2007; Colwell e Rangel, 2009).

A maior parte das espécies de escarabeíneos compete por recursos escassos e efêmeros – fezes ou carcaças de vertebrados, em especial, de mamíferos. Estes recursos são utilizados para alimentação e nidificação, tanto de adultos como de larvas. Com ciclo de vida tendo metamorfose completa, o desenvolvimento do adulto depende principalmente da quantidade e qualidade do recurso consumido durante o período larval (Halffter e Matthews, 1966; Halffter e Edmonds, 1982).

A partilha de recursos pode em muitos casos diminuir a competição interespecífica por um recurso em comum. A biologia e comportamento das espécies (e.g. guilda funcional, morfologia, período de atividade, comportamento e tempo de busca e de alocação do recurso e até mesmo proteção química dos ninhos) são importantes aspectos aumentam a partilha de recursos entre espécies de escarabeíneos (Halffter e Edmonds, 1982; Bellés e Favila, 1983; Hernández, 2002; Hernández et al., 2011).

A diferenciação funcional e do período de atividade geralmente permite que os escarabeíneos minimizem a competição por recursos limitados (Hanski e Cambefort, 1991; Estrada et al., 1993; Hernández,

2002). Diferentes comportamentos de busca, geralmente ocorridos em vãos junto ao solo ou empoleirados em folhas do sub-bosque, são importantes para a possibilidade de coexistência de espécies competidoras, assim como a forma de enterrar o recurso (e.g. endocoprídeos: comportamento de residência no recurso; paracoprídeos: alocação em túneis imediatamente abaixo do recurso; e telecoprídeos: alocação de porções em túneis relativamente distantes do recurso) (Halffter e Matthews, 1966; Halffter e Edmonds, 1982).

A relação evolutiva entre escarabeíneos e mamíferos tem sido importante na estrutura de comunidades de escarabeíneos por pelo menos 40 milhões de anos (Howden e Young, 1981; Cambefort, 1991). Existem evidências fósseis (coprolitos) que sugerem que a coprofagia evoluiu associadamente com dinossauros, antes mesmo da diversificação de mamíferos (Chin e Gill, 1996). Entretanto, inconsistências nos registros fósseis e lacunas na literatura sobre a filogenia, ecologia e biogeografia de Scarabaeoidea geram incertezas sobre a escala de tempo da evolução dos escarabeíneos (Davis et al., 2002).

Essa relação de dependência alimentar é descrita por Pimm (1982) como controlada pelo doador (e.g. mamíferos). O doador da matéria orgânica morta (“recurso-presa”) controla, portanto, a densidade do detritívoro (“predador”). Entretanto a relação inversa não ocorre, diferindo das relações predador-presa verdadeiramente interativas. Além disso, os escarabeíneos e outros detritívoros, não se alimentam somente da matéria orgânica quimicamente oriunda de seus produtores, mas também da microflora que se desenvolve associada a essa matéria orgânica (Odum e Barret, 2008). Há indícios evolutivos da fauna microbiana associada aos mamíferos no período quaternário, onde a diversidade bacteriana aumentou de carnívoros para onívoros, e destes para herbívoros, cujos excrementos possuem importante quantidade de micróbios associados (Ley et al. 2008).

Apesar da existência de espécies estenofágicas, ou seja, possuírem especificidade alimentar (Halffter e Matthews, 1966), em muitas áreas (e.g. pastagens) a mais importante fonte de recursos alimentares para os besouros escarabeíneos são fezes de mamíferos herbívoros (Hanski e Cambefort, 1991). Estudos na região neotropical têm apontado preferência alimentar de escarabeíneos por fezes de mamíferos onívoros, que em geral atraí um maior número de espécies em relação às fezes de herbívoros e carniça. Essa preferência possivelmente está associada ao fato dos onívoros possuírem maior

amplitude e variedade de itens alimentares, além de importantes variações sazonais (Estrada et al., 1993; Uchoa e Moura-Britto, 2004; Silva et al., 2007; Filgueiras et al., 2009; Rocha-Mendes et al., 2010; Marsh et al., 2013).

Dependendo da guilda trófica dos mamíferos, isto é da dieta (carnívoro, herbívoro ou onívoro) a composição e qualidade de itens alimentar irão variar. Em geral, os excrementos são compostos de material vegetal e animal parcialmente digerido ou não digerido, que podem incluir uma gama de componentes (e.g. penas, ossos, quitina de artrópodes, sementes e tecidos vegetais, grãos de pólen, além de muco, secreções, células e uma grande quantidade de bactérias) (Bang e Dahlström, 1975; Bjune, 2000; Chame, 2003).

Ao se alimentarem de fezes, carcaças e outros materiais em decomposição, os escarabeíneos atuam no ciclo de nutrientes, dispersam secundariamente sementes e diminuem doenças parasitárias em mamíferos, controlando o aumento populacional de moscas e nematódeos ao matarem as larvas e ovos depositados nas fezes (Halffter e Matthews, 1966; Andresen e Levey, 2004; Vulinec et al., 2006).

Assim, pode-se prever que as espécies de escarabeíneos possuem preferências alimentares em relação às fezes de maior qualidade nutricional que por sua vez são relacionadas a diferentes mamíferos nativos. Assumindo-se previamente essa predição o objetivo do trabalho foi avaliar a atratividade de diferentes tipos de fezes de mamíferos sobre as espécies de escarabeíneos e a hipótese da pesquisa é que o processo de atratividade de escarabeíneos irá variar de acordo com o tipo de fezes de mamíferos de diferentes guildas tróficas.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido em áreas de Floresta Ombrófila Densa (bioma Mata Atlântica) no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PEST), localizadas no município de Santo Amaro da Imperatriz, Santa Catarina, Brasil (27°44'S, 48°48'O).

Para avaliar a preferência das espécies de Scarabaeinae foram utilizadas como isca, fezes de mamíferos nativos de diferentes guildas tróficas encontrados da região sul da Mata Atlântica: o carnívoro *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) (puma); dois onívoros com diferentes dietas: *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) (graxaim) – com dieta onívora,

porém mais propensa à ingestão de conteúdo proteico de origem animal – e *Sapajus nigritus* (Goldfuss, 1809) (macaco prego) – com dieta mais generalista propensa à ingestão de uma maior quantidade de material vegetal –; e o herbívoro *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758) (anta). As fezes dos animais foram fornecidas pela Fundação Herman Weege (Zoológico Pomerode) de Pomerode, Santa Catarina, Brasil.

Para quantificar a qualidade nutricional das fezes das quatro espécies de mamíferos foi realizada a descrição nutricional com base na dieta detalhada fornecida pelo zoológico. As informações a respeito da dieta dos animais constituíram na quantidade (kg/animal) de cada item alimentar, incluindo rações, suplementos e sais minerais.

Através das quantidades e tipos de itens fornecidos aos animais em cativeiro, foi calculado com base em equações pré-estabelecidas: (a) a quantidade de nitrogênio nas fezes (gN/dia) em relação ao peso médio da espécie (ver: Oliveira e Cassaro, 2005 e Parera, 2002) por subtração da entrada de nitrogênio, considerando síntese de proteínas, demanda e excreção exógena, com base nas equações de entrada ($y = 1600P - 0.65$) (Evans e Miller, 1968), de síntese ($y = 367P - 0.65$) (Munro, 1969), de demanda ($y = 250P - 0.65$) (Miller e Payne, 1964) e de excreção exógena ($y = 146P - 0.65$) (Brody, 1945); (b) quantidade de nitrogênio disponível nas fezes (gN/dia) com base na eficiência de assimilação em relação aos itens consumidos (Ricklefs, 1974); (c) cálculo do percentual de proteínas, gorduras e carboidratos considerando os itens consumidos (Ricklefs, 1974); e (d) quantidade de massa fecal produzida (g/dia) com base no peso médio do animal de acordo com a equação $y = 0,85P - 0,37$ (Blueweiss et al., 1978).

A amostragem dos escarabeíneos foi realizada em cinco pontos (repetições espaciais [e]) com distância média entre si de 2 km. Em cada ponto foram colocadas quatro armadilhas de queda, que consistem em potes plásticos enterrados até a borda no solo preenchidos até a metade com água e detergente neutro, distantes entre si por 25 m, em três campanhas no verão de 2013 (repetições temporais [t]). Cada armadilha foi iscada com um dos quatro tipos diferentes de fezes (10 g), sendo que a configuração da disposição espacial e temporal foi realizada aleatoriamente. Foram, portanto, dispostas no total 15 armadilhas (5e x 3t) por tipo de isca totalizando um esforço amostral de 60 armadilhas (Figura 1).

Nas armadilhas as iscas ficaram suspensas de forma que os insetos caíam antes de atingi-las. Por medidas profiláticas as fezes foram primeiramente congeladas (mínimo de 48 h), minimizando assim, o

risco de infecção de espécies selvagens presentes nas áreas por parasitos. Foi também reduzido o acesso de vetores por meio de uma proteção física ao redor das fezes, diminuindo o contato direto tanto dos escarabeíneos quanto de outros insetos potencialmente atraídos. Após o armadilhamento, as fezes foram recolhidas das áreas e devidamente descartadas.

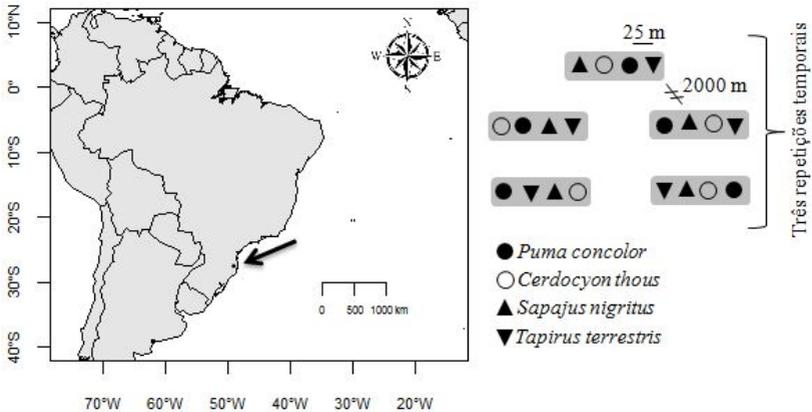


Figura 1. Mapa de localização da área amostrada e desenho amostral para avaliação da preferência alimentar de espécies de escarabeíneos por fezes de mamíferos nativos de diferentes guildas tróficas na Mata Atlântica.

Os dados foram analisados inicialmente de maneira descritiva, explorando-se o número e o percentual de espécies e de indivíduos atraídos por cada tipo de fezes. Para analisar o uso do recurso em termos de preferência alimentar, foi calculado o índice de Rodgers para experimentos do tipo “cafeteria”, excluindo da análise as espécies consideradas raras ($n < 7$), tendo como unidade mínima as espécies e o respectivo número total de indivíduos por espécie. Em experiências do tipo “cafeteria” uma matriz de tipos de alimentos é apresentada a um animal em igual abundância, de modo que a disponibilidade não entra diretamente nas mensurações da preferência (Krebs, 1999). Rodgers e Lewis (1985) sugerem que a medida mais apropriada de preferência é a área sob cada uma das curvas cumulativas de consumo padronizado, com um máximo de 1,0. Dessa forma, o uso do recurso foi calculado sob a curva de uso, particionando-a em uma série de triângulos,

trapézios e/ou retângulos e somando suas áreas. Em seguida foram normalizadas as pontuações de preferência para o intervalo entre 0,0 e 1,0, de modo que o recurso preferido tem pontuação máxima (1,0) e o menor escore padronizado é o menos preferido. Os escores são dados pela seguinte fórmula:

$$R_i = A_i / \max(A_i)$$

Onde:

R_i = Índice de preferência de Rodgers para experimento de “cafeteria” para i espécies

A_i = Área sob a curva de proporção acumulada consumida pelas i espécies com base na partição da curva (triângulos, trapézio e/ou retângulos)

$\max(A_i)$ = maior valor de A_i

O mesmo índice foi calculado para as espécies separadamente, tomando como unidades mínimas as repetições espaciais e temporais, incluindo todos os indivíduos de cada espécie. As análises foram realizadas com o programa R 3.0.1 (R Core Team, 2013).

RESULTADOS

Os espécimes cativos mantidos no Zoológico de Pomerode, cujas fezes foram obtidas, recebiam dieta balanceada semelhante à dieta nativa (e.g. Uchoa e Moura-Britto, 2004; Pedó et al., 2006; Rocha-Mendes et al., 2010), porém com suplementos, sais minerais e rações de conteúdo basicamente proteico.

Puma concolor possui dieta estritamente protéica consumindo em média 1,125 kg de carne diariamente, jejuando em dois dias na semana. *C. thous* e *S. nigritus* apresentam variação de itens diariamente, com dieta a base de frutos e proteínas (carnes, ovos e rações). Grande quantidade da alimentação de *T. terrestris* é composta essencialmente de verduras e frutos. Na análise da proporcionalidade de cada item da dieta, especialmente o percentual calculado de proteínas, gorduras e

carboidratos, notavelmente *C. thous* apresenta considerável quantidade de proteína na dieta sem detrimento dos demais componentes. Já *P. concolor* possui dieta altamente protéica, porém sem carboidratos; *S. nigritus*, assim como *C. thous*, apresenta menor diferença entre os percentuais dos três componentes observados. Já *T. terrestris* tem baixo percentual de todos os três itens, especialmente proteínas (Tabela 1).

Tabela 1. Tipo, composição e parâmetros qualitativos das dietas dos mamíferos: *Puma concolor*, *Cerdocyon thous*, *Sapajus nigritus* e *Tapirus terrestris* e de suas fezes com base na alimentação recebida em cativeiro e revisão de literatura. Nf: Nitrogênio nas fezes (gN/d⁻¹); Nfd: Nitrogênio das fezes disponível para assimilação (gN/d⁻¹); P: proteínas; G: gorduras; C: carboidratos; D: quantidade de fezes produzida (g/dia).

Espécie	Guilda trófica	Dieta em cativeiro (kg/dia)
<i>P. concolor</i>	Carnívoro	Frango (2,8); Bovino (3,3); Suíno (1,7); Suplemento (0,085)
<i>C. thous</i>	Onívoro	Frutos (1,0); Bovino (1,4); Ovo (0,175); Ração (0,5)
<i>S. nigritus</i>	Onívoro	Frutos (0,55); Verduras (0,35); Carne (0,13); Ovo (0,2); Ração (0,35)
<i>T. terrestris</i>	Herbívoro	Verduras (49,7); Frutos (8,4); Ração (7,0); Sal mineral (0,35)

Qualidade nutricional média						
Espécie	Nf (gN/d⁻¹)	Nfd (gN/d⁻¹)	P(%)	G(%)	C(%)	D(g/dia)
<i>P. concolor</i>	9,1	6,8	22,9	5,7	0	665,5
<i>C. thous</i>	2,8	2,0	15,9	4,0	4,0	214,5
<i>S. nigritus</i>	2,0	1,3	10,3	2,6	4,3	153,0
<i>T. terrestris</i>	30,3	18,2	2,8	0,7	1,6	2138,6

Foram coletados 426 indivíduos pertencentes a 17 espécies de escarabeíneos. As iscas que tiveram maior atratividade foram fezes dos mamíferos onívoros *C. thous* (59% dos indivíduos) e *S. nigritus* (23%). O mesmo resultado foi observado quando analisado o número de espécies atraídas em relação ao tipo de recurso. Fezes de *C. thous* e de *S. nigritus*, no total, capturaram 15 e 12 espécies de escarabeíneos, respectivamente, enquanto que o recurso proveniente do animal carnívoro e o do herbívoro capturaram oito espécies cada um. (Tabela 2).

Tabela 2. Número e percentual de indivíduos por espécie de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) atraídos em relação aos tipos de recursos (fezes de mamíferos) na Mata Atlântica em Santa Catarina, Brasil.

Espécie	Recurso (Fezes)			
	<i>P. concolor</i>	<i>C. thous</i>	<i>S. nigrítus</i>	<i>T. terrestris</i>
<i>Canthidium</i> aff. <i>trinodosum</i> (Boheman, 1858)	7 (14%)	29 (59%)	7 (14%)	6 (12%)
<i>Canthidium</i> <i>dispar</i> Harold, 1867	1 (14%)	2 (29%)	2 (29%)	2 (29%)
<i>Canthon</i> <i>luctuosus</i> (Harold, 1868)	1 (50%)	1 (50%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Canthon</i> <i>rutilans cyanescens</i> (Harold, 1868)	15 (10%)	98 (63%)	31 (20%)	11 (7%)
<i>Coprophanaeus</i> <i>cerberus</i> (Harold, 1869)	0 (0%)	1 (33%)	2 (67%)	0 (0%)
<i>Coprophanaeus</i> <i>saphirinus</i> (Sturm, 1826)	3 (12%)	13 (52%)	6 (24%)	3 (12%)
<i>Deltochilum</i> <i>brasiliense</i> (Laporte, 1840)	0 (0%)	4 (80%)	1 (20%)	0 (0%)
<i>Deltochilum</i> <i>furcatum</i> (Laporte, 1840)	0 (0%)	8 (44%)	9 (50%)	1 (6%)
<i>Deltochilum</i> <i>morbillosum</i> Burmeister, 1848	4 (29%)	8 (57%)	2 (14%)	0 (0%)
<i>Deltochilum</i> <i>multicolor</i> Balthasar, 1939	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Dichotomius</i> <i>fissus</i> (Harold, 1867)	0 (0%)	6 (46%)	6 (46%)	1 (8%)
<i>Dichotomius</i> <i>mormon</i> (Ljungh, 1799)	0 (0%)	1 (50%)	1 (50%)	0 (0%)
<i>Dichotomius</i> <i>sericeus</i> (Harold, 1867)	12 (12%)	57 (56%)	21 (21%)	11 (11%)
<i>Eurysternus</i> <i>cyanescens</i> Balthasar, 1939	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Eurysternus</i> <i>inflexus</i> (Germar, 1824)	0 (0%)	15 (63%)	9 (38%)	0 (0%)
<i>Phanaeus</i> <i>splendidulus</i> (Fabricius, 1781)	0 (0%)	4 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Uroxys</i> sp.1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)
Abundância	44 (10%)	249 (59%)	97 (23%)	36 (8%)
Riqueza	8 (47%)	15 (88%)	12 (70%)	8 (47%)

O índice de Rodgers calculado para analisar todos os indivíduos capturados, mostrou, através dos escores do particionamento da curva de uso do recurso (Figura 2), que o recurso mais atrativo foi fezes de *C. thous* [$A_{ct}=43,72$; $R_{ct}=1,000$], seguido de fezes de *S. nigritus* [$A_{sn}=19,80$; $R_{sn}=0,452$]. As fezes de animais com dietas mais restritas foram menos atrativas: *P. concolor* [$A_{pc}=8,13$; $R_{pc}=0,186$]; *T. terrestris* [$A_{tt}=7,06$; $R_{tt}=0,161$].

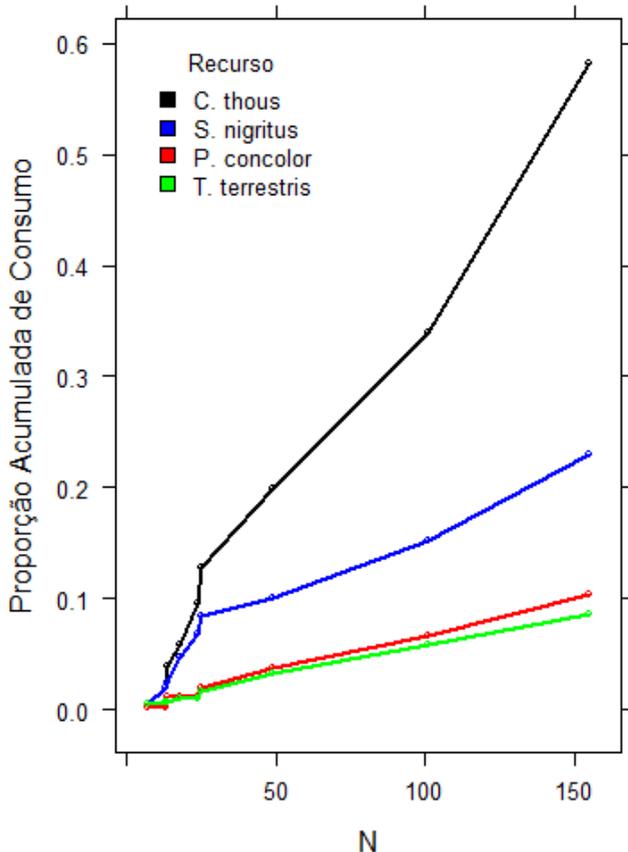


Figura 2. Curva de proporção acumulada de uso do recurso (fezes de mamíferos) por indivíduos de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) coletados em cinco pontos de Mata Atlântica localizados no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brasil.

A curva de proporção acumulada de consumo dos recursos alimentares demonstrou maior número de indivíduos por espécie de escarabeíneos capturados em fezes de onívoros, em comparação às fezes de *P. concolor* e *T. terrestris*.

Dentre as espécies analisadas *Eurysternus inflexus* foi a única espécie capturada apenas em fezes dos mamíferos onívoros. *Deltochilum furcatum* e *Dichotomius fissus* não foram capturados em fezes de *P. concolor*, assim como *Deltochilum morbillosum* não ocorreu em fezes de *T. terrestris*. As maiores diferenças entre as quantidades de indivíduos capturados entre os quatro tipos de recursos alimentares foram obtidas para as espécies *Canthon rutilans cyanescens*, *Coprophanaeus saphirinus*, *Dichotomius sericeus* e *Canthidium* aff. *trinodosum*, sendo que para essas espécies a proporção da indivíduos capturados em fezes de *C. thous* foi maior (Figura 3).

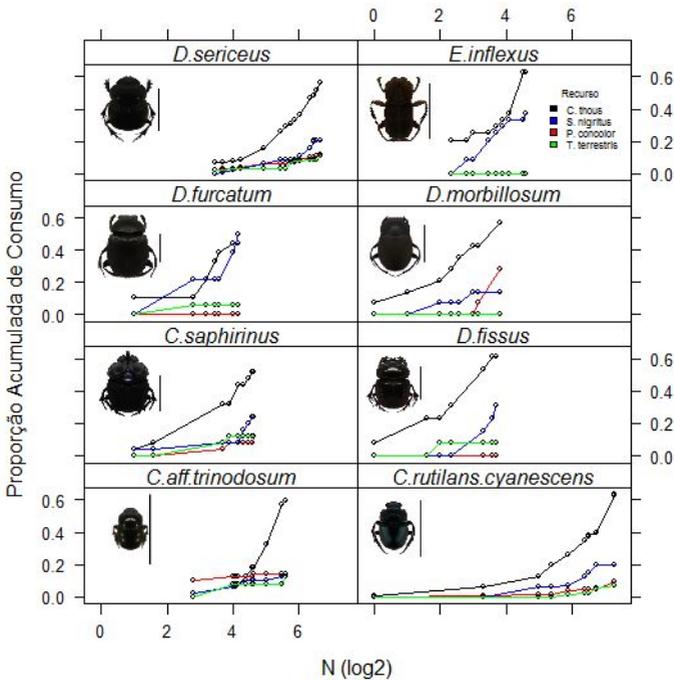


Figura 3. Curva de proporção acumulada de uso do recurso (fezes de mamíferos) por espécies de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae)

coletados em cinco pontos de Mata Atlântica localizados no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brasil. As barras laterais ao lado das imagens das espécies correspondem à medida de um centímetro.

Com base na análise da preferência por meio do índice de Rodgers, todas as espécies tiveram maior preferência por fezes de *C. thous*. Com exceção de *C. aff. trinodosum* todas as demais espécies analisadas tiveram, depois das fezes de *C. thous*, escores de preferência maiores por fezes de *S. nigritus* (Tabela 3).

Tabela 3. Índice de Rodgers e respectivos escores para experimento tipo “cafeteria” para a preferência de espécies de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeinae) por tipo de recurso (fezes) de diferentes espécies de mamíferos nativos de diferentes guildas tróficas. A última coluna representa a atratividade ordenada por tipo de recurso. A: Área somada da curva particionada; R: Escores do índice de Rodgers; P: *P. concolor*; C: *C. thous*; S: *S. nigritus* e T: *T. terrestris*.

Espécie	Recurso (Fezes)								Atratividade
	P. <i>Concolor</i>		C. <i>thous</i>		S. <i>nigritus</i>		T. <i>terrestris</i>		
	A	R	A	R	A	R	A	R	
<i>D. furcatum</i>	0,00	0,00	4,47	1,00	3,78	0,84	0,75	0,17	C S T
<i>E. inflexus</i>	0,00	0,00	7,42	1,00	4,58	0,62	0,00	0,00	C S
<i>D. sericeus</i>	6,79	0,24	28,57	1,00	9,61	0,33	5,52	0,19	C S P T
<i>D. fissus</i>	0,00	0,00	3,04	1,00	2,73	0,90	0,73	0,24	C S T
<i>C. saphirinus</i>	1,14	0,16	7,20	1,00	2,36	0,33	1,80	0,25	C S T P
<i>D. morbillosum</i>	0,93	0,19	4,78	1,00	1,29	0,27	0,00	0,00	C S P
<i>C. aff. trinodosum</i>	5,91	0,52	11,47	1,00	3,97	0,35	3,14	0,27	C P S T
<i>C. rutilans</i>									
<i>cyanescens</i>	6,30	0,13	48,90	1,00	18,11	0,37	4,17	0,08	C S T P

DISCUSSÃO

O principal resultado do presente estudo revela que a maior atratividade sobre os escarabeíneos é exercida por fezes de mamíferos onívoros, embora a amplitude e a composição da dieta dos escarabeíneos possam ser diversificadas (Halffter e Matthews 1966; Hanski e Cambefort 1991). Em especial, as fezes do mamífero onívoro *C. thous* foram o recurso alimentar que atraiu maior número de espécies e de indivíduos, indicando que há preferência por esse tipo de recurso em detrimento de fezes de mamíferos carnívoros e herbívoros. Outras pesquisas avaliando a preferência alimentar de escarabeíneos em relação a uma gama maior de tipos de fezes tem mostrado maiores números de escarabeíneos atraídos por fezes de mamíferos onívoros (e.g. Estrada et al., 1993; Filgueiras et al., 2009; Noriega, 2012).

A dieta de *C. thous* tem grande amplitude e variedade no uso de itens alimentares, com importantes variações sazonais, embora a dieta em cativeiro dos espécimes utilizados nessa pesquisa apresente menor quantidade de itens alimentares, porém sem prejuízo nutricional (e.g. Uchoa e Moura-Britto, 2004; Pedó et al., 2006; Rocha-Mendes et al., 2010). Essa amplitude implica na exploração de diferentes fontes de proteínas e outros nutrientes que não são assimilados e, portanto, eliminados de maneira significativa nas fezes (Steinfeld et al., 2006; Vulla et al., 2009).

Fezes de *P. concolor* (e felinos em geral) geralmente possuem alto teor de cálcio, oriundo da ingestão de grandes quantidades de ossos, e com isso apresentam textura mais rígida (Bang e Dahlström, 1975). A idade, dessecação e textura das fezes geralmente predizem seu estado nutricional, especialmente os níveis de nitrogênio e carboidratos, e assim também influenciam na preferência trófica dos escarabeíneos (Anderson e Coe, 1974; Sowig e Wassmer, 1994).

A preferência por fezes de *C. thous* corrobora a afirmação de que as fezes de onívoros são os principais recursos para alimentação e nidificação de escarabeíneos (Halffter e Matthews 1966; Halffter e Edmonds, 1982; Hanski e Cambefort 1991). Apesar de haver espécies de escarabeíneos estenofágicas (Halffter e Matthews, 1966), para a maioria das espécies de escarabeíneos a preferência alimentar tem sido documentada apenas em maiores escalas (e.g. generalista, coprófagos, necrófagos) sem a observação em relação à origem e qualidade do

recurso. (Halffter e Matthews 1966; Halffter e Edmonds, 1982; Hanski e Cambefort 1991).

Na exploração de fezes de mamíferos o comportamento alimentar dos escarabeíneos, em geral, é oportunista, utilizando ampla variedade de tipos de fezes (Hanski e Cambefort, 1991). O particionamento dos recursos tróficos em comunidades de escarabeíneos também é dependente da capacidade do inseto de detectar e selecionar os diferentes tipos de recursos quando disponíveis (Dormont et al., 2004). A textura e quantidade de água nas fezes dos mamíferos também podem ter relevante influência na escolha do recurso, uma vez que afeta o tempo de dessecação e a emissão de odor, principal aspecto utilizado pelos escarabeíneos na procura de alimento (Halffter e Edmonds, 1982).

Hanski e Cambefort (1991) argumentaram que a competição por recursos espacial e temporalmente é o grande modificador da dinâmica populacional de escarabeíneos. Devido ao ciclo de vida com metamorfose completa, o recurso utilizado por escarabeíneos durante o desenvolvimento larval irá influenciar diretamente na morfologia e no tamanho e biomassa dos indivíduos adultos, características que, por sua vez, exercerão influência na seleção sexual e em outros processos da história de vida (Hanski e Cambefort, 1991; Kotiaho, 2002; Cotter et al., 2008; Chamorro-Florescano e Favila, 2009; Simmons e Ridsdill-Smith, 2011; Hernández et al., 2011). A generalidade trófica apresenta tendência de diminuição na competição por recursos alimentares fugazes e/ou escassos, restringindo especialistas na ocupação de novos habitats onde não há alimentos específicos disponíveis (Silva, 2011).

As espécies de escarabeíneos coletadas em maior abundância neste estudo são classificadas por diversas pesquisas em diferentes guildas tróficas. *Deltochilum furcatum* e *D. morbillosum* são considerados necrófagos (Falqueto et al., 2005; Silva e Di Mare, 2012), *E. inflexus*, *D. sericeus* e *D. fissus*, coprófagos (Huertas e Arias, 2007; Campos e Hernández, 2013) e *C. saphirinus* e *C. rutilans cyanescens*, generalistas (identificado como *Canthon latipes* Blanchard, 1845 nos seguintes estudos: Almeida e Louzada, 2009; Silva e Di Mare, 2012; Campos e Hernández, 2013). Isso sugere que as espécies *D. furcatum* e *D. morbillosum*, consideradas preferencialmente necrófagas, foram coletadas em fezes possivelmente por serem oportunistas e/ou devido ao fato dos recursos dos quais geralmente se alimentam serem mais escassos.

O ajuste do cômputo entre tempo de busca, qualidade do recurso e gasto energético na busca por recursos alimentares são descritos na

clássica teoria do forrageamento ótimo (MacArthur e Pianka, 1966) como estratégias de ajustes que aperfeiçoam a eficácia de forrageio, reduzindo o tempo de busca para suprir necessidades alimentares. Esse ajuste é relacionado à quantidade de biomassa ou calorias e à facilidade de manipulação e capturas comparadas ao tempo de forrageio (Pianka, 2008). Dessa forma, a dinâmica competitiva por alimento entre escarabeíneos certamente terá influência na estruturação de suas comunidades, sendo que a preferência alimentar provavelmente será definida pela comparação de dieta das diferentes espécies de escarabeíneos com base na disponibilidade espaço-temporal do recurso e na possível ocorrência de mudanças resultando no uso de recursos alternativos em condições de efemeridade.

Além de coprofagia ser predominante e bem evidenciada evolutiva e ecologicamente, implicando em diferentes comportamentos competitivos de alimentação e nidificação entre as espécies de escarabeíneos, há uma preferência por recursos oriundos de fontes generalistas (onívoras), que possuem maior número de itens alimentares, sendo mais nutritivas quando comparadas aos demais tipos estudados. A predição de que as fezes são recursos limitadores e estruturadores da comunidade de escarabeíneos, indica que, em cenários de defaunação, possivelmente haveria reestruturação das comunidades de escarabeíneos. As alterações decorrentes da perda de um determinado mamífero localmente podem gerar efeitos diretos na fauna de escarabeíneos, que, por sua vez pode alterar processos de ciclagem de nutrientes e dispersão secundária de sementes. Além disso, os efeitos biológicos da defaunação atingem diferentes escalas (e.g local, regional, ecossistêmica e global) e amplitudes (e.g. comportamento e fisiologia, ecológicos e evolucionários) (Galetti e Dirzo, 2013).

Como conclusão, a atratividade das fezes de mamíferos sobre escarabeíneos é maior em fezes de mamíferos onívoros, que possuem dieta mais generalista, embora seja comum o oportunismo das espécies de escarabeíneos em relação à busca de recursos. No entanto, essa perspectiva sugere que os efeitos resultantes da perda de uma (ou mais) espécie de mamífero podem gerar uma assimetria na competição entre indivíduos e entre espécies de escarabeíneos, ou até mesmo a extinção local de espécies no caso de haver maior especificidade alimentar em relação às fezes da espécie extinta.

REFERÊNCIAS

- Almeida, S.S.P.; Louzada, J.N.C. 2009. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. **Neotropical Entomology** **38**(1): 32-43.
- Anderson, J. M.; Coe, M.J. 1974. Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment. **Oecologia** **14**: 111-125.
- Andresen, E.; Levey, D.J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia** **139**: 45-54
- Bang, P.; Dahlström, P. 1975. **Huellas y Señales de los Animales de Europa**. Barcelona: Omega. 239 p.
- Bellés, X.; Favila, M.E. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte [Col. Scarabaeidae]. **Bulletin de la Société Entomologique de France** **88**. 602-607.
- Bjune, A.E. 2000. Pollen analysis of faeces as a method of demonstrating seasonal variations in the diet of Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). **Polar Research** **19**: 183-192.
- Blueweiss, L.; Fox, H.; Kudzma, D.; Nakashima, D.; Peters, R.; Sams, S. 1978. Relationships between body size and some life history parameters. **Oecologia** **37**(2): 257-272.
- Boggs, C.L.; Ross, C.L. 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Ecology** **74**(2): 433-441.
- Brody, S. 1945. **Bioenergetics and Growth**. New York: Reinhold Publishing Corporation. 1023p.
- Brown, J.H. 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of Chipmunks. **Ecology** **52**(2): 305-311.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography and evolution. p.51-67 *In*: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.). **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University Press. 249 p.
- Campos, R.C.; Hernández, M.I.M. 2013. Dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in Atlantic Forest fragments in southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** **57**(1): 47-54.
- Chame, M. 2003. Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** **98**(1): 71-94.

- Chamorro-Florescano, I.A.; Favila, M.E. 2009. The reproductive status of both sexes affects the frequency of mating and the reproductive success of males in the ball roller beetle: *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeinae). **Behaviour** **146**: 1449-1512.
- Chin, K.; Gill, B.D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web. **Palaios** **11**: 280-285.
- Colwell, R.; Rangel, T.F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **106**(2): 19651-19658.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos** **35**: 131-138.
- Cotter, S.C.; Beveridge, M.; Simmons, L.W. 2008. Male morph predicts investment in larval immune function in the dung beetle, *Onthophagus taurus*. **Behavioral Ecology** **19**: 331-337.
- Davis, A.L.V.; Scholtz, C.H.; Philips, T.K. 2002. Historical biogeography of Scarabaeine dung beetles. **Journal of Biogeography** **29**: 1217-1256.
- Dormont, L.; Epinat, G.; Lumaret, J.P. 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. **Environmental Entomology** **33**(2): 370-377.
- Estrada, A.; Halffter, G.; Coates-Estrada, R.; Meritt Jr, D.A. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology** **9**: 45-54.
- Evans, E.; Miller, D.S. 1968. Comparative nutrition: growth and longevity. **Proceedings of the Nutrition Society** **27**: 121-129.
- Falqueto, S.A.; Vaz-de-Mello, F.Z.; Schoereder, J.H. 2005. Are fungivorous Scarabaeidae less specialist? **Ecología Austral** **15**: 17-22.
- Filgueiras, B.K.C.; Liberal, C.N.; Aguiar, C.D.M.; Hernández, M.I.M.; Iannuzzi, L. 2009. Attractivity of omnivore, carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) in a tropical Atlantic Forest remnant. **Revista Brasileira de Entomologia** **53**: 422-427.
- Galetti, M.; Dirzo, R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. **Biological Conservation** **163**: 1-6.
- Gause, G.F. 1934. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams e Willkins (reprinted 1964 by Hafner, New York).

- Gause, G.F. 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. **Journal of Experimental Biology** **12**: 44-48.
- Hairston, N.; Smith, F.E.; Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. **The American Naturalist** **94**(879): 421-425.
- Halffter, G.; Edmonds, W.D. 1982. **The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecologic and Evolutive Approach**. Mexico City: Man and Biosphere Program Unesco, 177p.
- Halffter, G.; Matthews, E.G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomológica Mexicana** **12**(14): 1-312.
- Hanski, I.; Cambefort, Y. 1991. **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University Press. 249p.
- Hernández, M.I.M. 2002. The night and day of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. **Revista Brasileira de Entomologia** **46**(4): 597-600.
- Hernández, M.I.M.; Monteiro, L.R.; Favila, M.E. 2011. The role of body size and shape in understanding competitive interactions within a community of Neotropical dung beetles. **Journal of Insect Science** **11**: 13 URL: <http://www.insectscience.org/11.13>
- Howden, H.F.; Young, O.P. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). **Contributions of the American Entomological Institute** **18**: 1-204.
- Huertas, B.C.; Arias, J.J. 2007. Estudio preliminar de la entomofauna de la Serranía de los Churumbelos: mariposas diurnas y escarabajos coprófagos. **Conservación Colombiana** **3**: 67-76.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. **Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology** **22**: 415-427.
- Kotiaho, J.S. 2002. Sexual selection and condition dependence of courtship display in three species of horned dung beetles. **Behavioral Ecology** **13**(6): 791-799.
- Krebs, C.J. 1999. **Ecological Methodology**. 2nd edition, New York: Addison-Wesley Longman. 620p.
- Lehman, C.L.; Tilman, D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. **The American Naturalist** **156**(5): 534-552.
- Ley, R.E.; Hamady, M.; Lozupone, C.; Turnbaugh, P.J.; Ramey, R.R.; Bircher, S.; Schlengel, M.L.; Tucker, T.A.; Schrenzel, M.D.; Knight,

- R.; Gordon, J.I. 2008. Evolution of mammals and their gut microbes. **Science** **320**: 1647-1651.
- MacArthur, R.H.; Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. **American Naturalist** **100**: 603-609.
- Marsh, C.J.; Louzada, J.; Beiroz, W.; Ewers, R.M. 2013. Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). **PlosOne** **8**(8): e73147.
- Miller, D.S.; Payne, P.R. 1964. Dietary factors influencing nitrogen balance. **Proceedings of the Nutrition Society** **23**: 11-19.
- Munro, H.N. 1969. Evolution of protein metabolism in mammals. In: Munro, H.N. (Ed.) 1969. **Mammalian Protein Metabolism**. Vol. 3, New York: Academic Press. 763p.
- Noriega, J.A. 2012. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) attracted to *Lagothrix lagotricha* (Humboldt) and *Alouatta seniculus* (Linnaeus) (Primates: Atelidae) dung in a Colombian Amazon Forest. **Psyche** **2012** doi:10.1155/2012/437589
- Odum, E.; Barret, G.W. 2008. **Fundamentos de Ecologia**. 5ª Edição, São Paulo: Cengage Learning. 611p.
- Oliveira, T.G.; Cassaro, K. 2005. **Guia de Campo dos Felinos do Brasil**. São Paulo: Instituto Pró-Carnívoros, Fundação Parque Zoológico de São Paulo, Sociedade de Zoológicos do Brasil, Pró-Vida Brasil. 80p.
- Paine, T.D., Birch, M.C., Svihra, P., 1981. Niche breath and resource partitioning by four sympatric species of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). **Oecologia** **48**: 1-6.
- Parera, A. 2002. **Los Mamíferos de la Argentina y la Región Austral de Sudamérica**. Buenos Aires: El Ateneo. 454p.
- Pearman, P.B.; Guisan, A.; Broennimann, O.; Randin, C.F. 2007. Niche dynamics in space and time. **Trends in Ecology and Evolution** **23**(3): 149-158
- Pedó, E.; Tomazzoni, A.C.; Hartz, S.M.; Christoff, A.U. 2006. Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora: Canidae), in a suburban area of southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **23**(3): 637-641.
- Pianka, E. R. 2008. Optimal Foraging. In: Jorgensen, S. E. (Ed.). **Encyclopedia of Ecology**. Amsterdam: Elsevier. 4122p.
- Pimm, S.L. 1982. **Food Webs**. London: Chapman and Hall. 219p.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. **Ecology Letters** **3**: 349-361.

- R Core Team. 2013. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Richardson, J.S. 1991. Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. **Ecology** **72**(3): 873-887.
- Ricklefs, R.E. 1974. Energetics of reproduction in birds. *In*: Paynter Jr., R.A. (Ed.). **Avian Energetics**. Cambridge: Nuttall Ornithological Club. 334p.
- Rocha-Mendes, F.; Mikich, S.B.; Quadros, J.; Pedro, W.A. 2010. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic Forest remnants, Southern Brazil. **Biota Neotropica** **10**(4): 2-10.
- Rodgers, A.R.; Lewis, M.C. 1985. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): food preferences. **Canadian Journal of Zoology** **63**(5): 1161-1173.
- Silva, F.A.B.; Hernández, M.I.M.; Ide, S.; de Moura, R.C. 2007. Comunidade de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) copro-necrófagos da região do Brejo Novo, Caruaru, Pernambuco, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **51**(2): 228-233.
- Silva, P.G. 2011. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of two non-native habitats in Bagé, Rio Grande do Sul, Brazil. **Zoological Studies** **50**: 546-559.
- Silva, P.G.; Di Mare, R.A. 2012. Escarabeíneos copro-necrófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) de fragmentos de Mata Atlântica em Silveira Martins, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoológica** **102**(2): 197-205
- Simmons, L.W.; Ridsdill-Smith, T.J. (Eds). 2011. **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing. 347p.
- Simons, L.S.; Martin, T.E. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the cactus wren. **Ecology** **71**(3): 869-876.
- Sowig, P.; Wassmer, T. 1994. Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: Phenology and microhabitat preferences. **Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere** **121**: 171-192.
- Steinfeld, H.; Gerber, P.; Wassenaar, T.; Castel, V.; Rosales, M.; De Haan, C. 2006. **Livestock's Long Shadow: Environmental Issues and Options**. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 414 p.
- Tansley, A.G. 1917. On competition between *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil. **Journal of Ecology** **5**: 173-179.

- Tilman, D. 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. **The American Naturalist** **116**: 362-393.
- Uchoa, T.; Moura-Britto, M. 2004. Hábito alimentar e uso do hábitat por canídeos no Parque Estadual do Cerrado: avaliação da situação atual da família Canidae no limite sul do bioma Cerrado no Brasil. **Cadernos de Biodiversidade** **4**(2): 59-65.
- Vulla, E.; Hobson, K.A.; Korsten, M.; Leht, M.; Martin, A.J.; Lind, A.; Männil, P.; Valdmann, H; Saarma, U. 2009. Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence from brown bears, badgers and pine martens. **Annales Zoologici Fennici** **46**: 395-415.
- Vulinec, K.; Lambert, J.E.; Mellow, D.J. 2006. Primate and dung beetle communities in secondary growth rain forest: Implications for conservation of seed dispersal systems. **International Journal of Primatology** **27** (3): 855-879.

CONCLUSÃO GERAL

Os principais resultados desse estudo mostram que existe relação positiva entre a riqueza de espécies de escarabeíneos em relação ao aumento da riqueza de mamíferos e que a preferência alimentar dos escarabeíneos pesquisados é por fezes de mamíferos onívoros. Tais resultados corroboram as previsões formuladas – de que existe relação positiva entre a riqueza de ambos os grupos estudados e de que há maior atratividade sobre escarabeíneos por recursos alimentares de maior qualidade nutricional – e geram importantes contribuições no conhecimento da ecologia e associação de ambos os grupos.

Outro importante resultado revela que as variações das comunidades de escarabeíneos possuem frações de explicação ligadas principalmente à composição de mamíferos, muito embora, as frações conjuntas de mamíferos e hábitat e de mamíferos e distância espacial são importantes preditores das variações encontradas nas comunidades. Os mamíferos, na qualidade de principais fornecedores de recursos alimentares para escarabeíneos, são ecologicamente fundamentais no seu desenvolvimento. Locais com hábitat estruturalmente superior podem permitir a presença de comunidades de escarabeíneos mais ricas, desde que existam os recursos fornecidos pelos mamíferos nesses locais. A distância espacial entre localidades limita a dispersão de ambos os grupos, porém especialmente da fauna de escarabeíneos. Assim, os resultados apontam que, além da importância da mastofauna na estruturação das comunidades de escarabeíneos, as características ambientais e a distância entre os locais devem ser consideradas ao estudar as variações entre as comunidades de escarabeíneos. Esses fatores atuam como condicionantes da associação entre os grupos ou são aliados à composição da fauna de mamíferos dos locais.

Além disso, a dinâmica competitiva originada pela busca por alimento entre escarabeíneos deve influenciar na estruturação de suas comunidades, sendo que a preferência alimentar é definida pela dieta das diferentes espécies, com base na disponibilidade espaço-temporal do recurso. Dessa forma, os resultados sugerem que a limitação do desenvolvimento dos escarabeíneos é dada pela competição por recursos alimentares, sendo um típico controle *bottom-up* mediado pela presença de diferentes espécies de mamíferos fornecendo recursos.

Neste trabalho foi registrada uma elevada riqueza de espécies de mamíferos e de escarabeíneos em várias localidades da Serra Geral do Estado de Santa Catarina. Especialmente, houve importantes diferenças entre as comunidades de mamíferos e de escarabeíneos, que ficaram evidentes na riqueza de espécies e na diversidade beta. É pertinente considerar os resultados do trabalho como importantes subsídios para o conhecimento da ecologia e da distribuição das espécies de ambos os grupos.

Os resultados encontrados nessa pesquisa sugerem que os efeitos resultantes da perda ou remoção de uma (ou mais) espécie(s) de mamífero(s) poderão alterar o processo de partilha de recursos entre os escarabeíneos, fazer com que a competição se torne mais assimétrica e/ou desencadear um processo de reestruturação das comunidades. Assim, pode-se destacar que a integridade e a manutenção dos processos ecológicos dependentes desses dois grupos na Mata Atlântica, podem estar ameaçadas pelos processos de mudanças na paisagem natural e pela redução gradativa de populações de mamíferos, ameaçando a estabilidade dos processos ecológicos e aumentando a sensibilidade de um dos biomas tropicais mais reduzidos e ameaçados.

APÊNDICES

Apêndice I. Biomassa de escarabeíneos de seis Unidades de Conservação em áreas de Mata Atlântica no estado de Santa Catarina, Brasil coletadas através de armadilhas de queda. Nessa apresentação, houve agrupamento das espécies por área. No final da tabela é apresentada a biomassa total por estação, separadas por barras.

Espécie	Unidade de Conservação/Estações de Amostragem						
	CE 1/2/3	CA 4/5	RL 6	PESTa 7/8/9	PESTb 10/11	LM 12/13	RA 14/15
<i>Ateuchus aff. carbonarius</i>	-	-	-	-	-	-	0.021(0.007)
<i>Canthidium aff. dispar</i>	-	0.026(0)	-	-	-	-	-
<i>Canthidium aff. sulcatum</i>	-	-	-	-	-	0.036(0.047)	-
<i>Canthidium aff. trinodosum</i>	0.013(0.004)	0.01(0.005)	0.014(0.013)	0.006(0.002)	0.011(0.002)	0.008(0.004)	0.009(0.003)
<i>Canthidium dispar</i>	-	-	-	0.033(0.027)	-	-	-
<i>Canthidium sp1</i>	-	-	-	-	-	-	0.075(0)
<i>Canthon angularis</i>	-	0.035(0.012)	-	-	0.035(0)	0.026(0.01)	-
<i>Canthon latipes</i>	0.034(0.011)	-	-	0.046(0.006)	-	-	-
<i>Canthon luctuosus</i>	-	0.023(0.007)	-	0.009(0.004)	-	0.013(0.004)	-
<i>Canthon oliverioi</i>	-	-	-	0.016(0)	-	-	-
<i>Canthon rutilans cyanescens</i>	-	0.051(0.006)	0.049(0.016)	-	0.044(0.006)	-	-
<i>Canthonella catharinensis</i>	-	-	-	0.001(0)	-	-	-
<i>Chalcocopris Hesperus</i>	-	0.083(0.022)	0.079(0.015)	-	-	-	-
<i>Coprophanaeus bellicosus</i>	1.032(0.499)	-	1.544(0.462)	-	-	-	-
<i>Coprophanaeus</i>	-	-	0.595(0.124)	0.326(0)	-	-	-

Cerberus

<i>Coprophanaeus dardanus</i>	0.293(0.062)	-	-	-	-	-	-
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	0.196(0.114)	0.314(0.053)	0.315(0.078)	0.286(0.088)	0.299(0.122)	0.403(0)	0.354(0.069)
<i>Deltochilum brasiliense</i>	0.412(0.143)	0.427(0.158)	0.46(0.139)	0.347(0.069)	-	0.342(0.068)	0.447(0.07)
<i>Deltochilum furcatum</i>	0.18(0.019)	0.228(0)	0.232(0.051)	0.186(0.062)	-	-	-
<i>Deltochilum morbillosum</i>	0.053(0.018)	0.067(0.015)	0.072(0.02)	0.06(0.01)	0.082(0)	-	0.081(0.014)
<i>Deltochilum multicolor</i>	0.11(0.017)	-	0.121(0)	0.127(0.023)	0.14(0.022)	-	0.158(0.037)
<i>Deltochilum rubripenne</i>	0.041(0.03)	0.073(0)	-	0.08(0.021)	-	-	-
<i>Dichotomius aff. acuticornis</i>	-	-	-	-	0.059(0.017)	-	-
<i>Dichotomius aff. acuticornus</i>	-	0.064(0.044)	-	-	-	-	-
<i>Dichotomius aff. ascanius</i>	-	-	0.054(0.017)	-	-	-	-
<i>Dichotomius aff. pygidialis</i>	0.053(0.015)	-	-	0.046(0.015)	-	-	-
<i>Dichotomius aff. virescens</i>	-	-	-	-	0.035(0)	-	-
<i>Dichotomius assifer</i>	-	-	0.147(0.006)	0.172(0.035)	-	-	0.223(0.071)
<i>Dichotomius fissus</i>	-	0.341(0.044)	0.202(0)	-	0.253(0.091)	-	-
<i>Dichotomius mormon</i>	0.509(0.098)	0.544(0.062)	0.453(0.17)	0.459(0.019)	-	-	-
<i>Dichotomius quadrinodosus</i>	0.222(0.059)	-	-	0.296(0.099)	-	-	-
<i>Dichotomius sericeus</i>	0.111(0.043)	0.169(0.009)	0.152(0.035)	0.124(0.018)	-	-	0.165(0.023)
<i>Eurysternus cyanescens</i>	-	0.069(0.021)	0.046(0.009)	0.038(0.01)	-	-	-

<i>Eurysternus inflexus</i>	-	0.026(0.007)	0.023(0)	0.018(0.004)	-	-	0.035(0.041)
<i>Eurysternus parallelus</i>	-	-	0.019(0)	-	-	-	-
<i>Homocopris sp1</i>	-	-	-	-	0	0.201(0.044)	-
<i>Ontherus azteca</i>	-	-	-	-	-	-	0.136(0.045)
<i>Onthophagus catharinensis</i>	0.004(0.001)	-	0.003(0)	-	-	-	-
<i>Onthophagus tristis</i>	-	-	-	-	-	0.014(0.005)	-
<i>Phanaeus splendidulus</i>	-	0.261(0.053)	0.233(0.086)	0.224(0.064)	-	-	0.343(0.088)
<i>Uroxys sp1</i>	-	-	0.002(0)	0.001(0.001)	-	-	-
<i>Uroxys sp2</i>	-	0.006(0.004)	-	-	-	0.006(0.002)	-
<i>Uroxys sp3</i>	-	0.004(0.002)	-	-	-	-	-
<i>Uroxys sp4</i>	-	-	-	-	-	-	0.006(0)
<i>Uroxys sp5</i>	-	-	-	-	-	-	0.001(0)
Biomassa							
total/estação	31.9 / 26.6 / 65.3	16.9 / 18.1	90.6	21.3 / 57.6 / 40.5	6.1 / 3.2	10.1 / 5.8	55.7 / 32.9

Apêndice II. Medidas vegetacionais e ambientais dos principais parâmetros de complexidade estrutural de hábitat de 15 estações de amostragem em áreas de Mata Atlântica localizadas em seis unidades de conservação no estado de Santa Catarina, Brasil coletadas através do método do ponto-quadrante adaptado.

