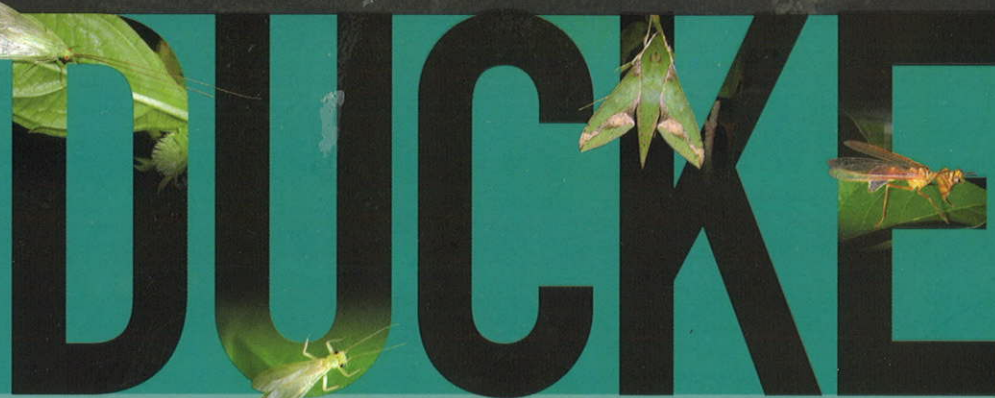


A FAUNA DE ARTRÓPODES DA RESERVA FLORESTAL

DUCKE



ESTADO ATUAL DO CONHECIMENTO TAXONÔMICO E BIOLÓGICO

ORGANIZADORES

CLAUDIO RUY VASCONCELOS DA FONSECA

CÉLIO MAGALHÃES

JOSÉ ALBERTINO RAFAEL

ELIZABETH FRANKLIN



A FAUNA DE ARTRÓPODES DA RESERVA FLORESTAL DUCKE

ORGANIZADORES

CLAUDIO RUY VASCONCELOS DA FONSECA

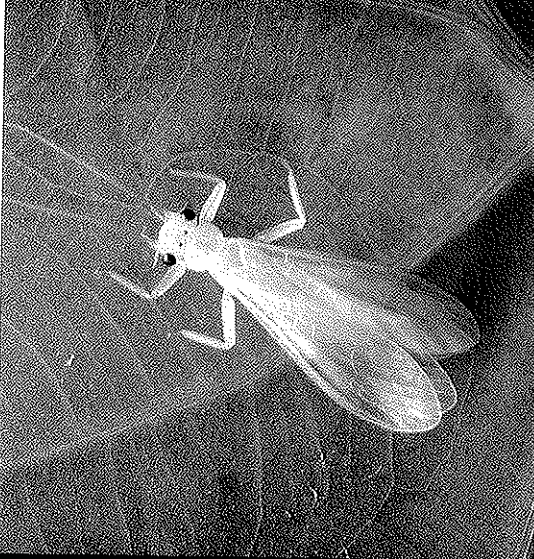
CÉLIO MAGALHÃES

JOSÉ ALBERTINO RAFAEL


ELIZABETH FRANKLIN


editora **INPA**

MANAUS, 2009



**ESTADO ATUAL
DO CONHECIMENTO
TAXONÔMICO
E BIOLÓGICO**



EDITORES

Isolde Dorothea Kossmann Ferraz
Vera Maria Fonseca de Almeida e Val

CAPA & PROJETO GRÁFICO

Tito Lívio do Nascimento Fernandes

IMPRESSÃO E ACABAMENTO

Gráfica e Editora Raphaela Ltda.

EQUIPE EDITORA INPA

PRODUÇÃO EDITORIAL

George Tokuwo Nakamura
Odinícia Garcia Bezerra
Shirley Ribeiro Cavalcante
Tito Lívio do Nascimento Fernandes

BOLSISTAS

Christiane Franco da Silva
Deisiane Mendes da Silva
Denis Ferreira Lima
Josa Monteiro da Silva
Micécia de Paula Rodrigues
Norlain Francisca Cardoso Muller
Thais Camila da Silva
Thais Reis Santiago

CATALOGAÇÃO NA FONTE

F264 A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Ducke /
organizadores, Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca ... [*et al.*] --
Manaus : Editora INPA, 2009.
308 p. : il.

ISBN 978-85-211-0054-6

- 1.Artrópode - Reserva Florestal Ducke (Manaus, AM)
 - 2.Artrópode - Taxonomia I.Fonseca, Claudio Ruy Vasconcelos da
-

CDD 19ª ed. 595.2098113



Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
Av. André Araújo, 2936 – Caixa Postal 478
Cep : 69011-970 Manaus – AM, Brasil
Fax : 55 (92) 3642-3438 Tel: 55 (92) 3643-3223
www.inpa.gov.br e-mail: editora@inpa.gov.br

SCARABAEIDAE (COLEOPTERA: LAMELLICORNIA) COPRÓFAGOS DA RESERVA FLORESTAL DUCKE, MANAUS, BRASIL

Kevina Vulinec, Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca & David J. Mellow

INTRODUÇÃO

Muitas espécies de besouros encontradas na Amazônia são endêmicas à região. Destes besouros, os Scarabaeidae são um dos mais numerosos em espécies e em números de indivíduos. Aproximadamente 1.200 espécies da subfamília Scarabaeinae foram descritas da região Neotropical (Cambefort, 1991). Além daquelas que se alimentam em excremento, muitas são necrófagas ou saprófagas (Halffter & Matthews 1966). Todavia, o escopo aqui ficará limitado à fauna de coprófagos na Reserva Ducke.

Neste trabalho, serão abordados aspectos taxonômicos da subfamília, considerações sobre a sua biogeografia, comportamento e ecologia, além de recentes pesquisas que foram concluídas sobre este grupo na Reserva Ducke. Também serão examinadas a abundância e biomassa de besouros coprófagos durante um ano, a correlação da abundância de besouros com abundância de primatas, e certos aspectos da ecologia do grupo, particularmente o seu papel na dispersão secundária de sementes espalhadas por vertebrados.

Descrição e Evolução do Tâxon – Os Scarabaeidae são um grupo de coleópteros que tiveram origem provável durante o período Triássico, na Era Mesozóica, portanto os ancestrais estiveram na Pangea (Lablokoff-Khnzorian, 1977; Crowson, 1981; Cambefort 1991). Sendo um grupo antigo, sua distribuição é cosmopolita, mas os coprófagos se distribuem preferencialmente na região dos trópicos e, segundo Halffter e Edmonds (1982), os Scarabaeinae, que são os besouros coprófagos propriamente ditos, possuem exigências ecológicas críticas e, conseqüentemente, são afetados no tempo e no espaço por fatores climáticos, tais como temperatura e precipitação. São menos diversificados nas regiões temperadas e ausentes nas regiões frias e nas regiões áridas.

Aphodinae, Geotrupinae e Scarabaeinae são as subfamílias com hábitos alimentares saprofágicos, mas a última mudou para coprofagia, um importante evento na evolução do grupo (Halffter e Edmonds, 1982). Por essa razão recebem a qualificação de besouros coprófagos.

Existe ainda alguma dúvida sobre a posição filética dos Scarabaeinae, mas assume-se que é um grupo monofilético relacionado, ainda que remotamente, com os Aphodinae e Georupinae, dos quais divergiu ainda cedo durante a cladogênese dos Scarabaeidae. A relação filética entre as três subfamílias tem como base os comportamentos de nidificação e alimentação além da estrutura larval e pupal (Halfiter e Edmonds, 1982).

A descoberta de fósseis de Scarabaeidae tem contribuído para a compreensão da filogenia do grupo. O provável mais antigo scarabaeoide, *Aphodiites*, é conhecido do Jurássico inferior, da Suíça. É um exemplar pequeno com 5 mm de comprimento, e muito semelhante aos Aphodinae atuais, com os élitros estriados e um grande protórax com marcas notais indicando uma característica importante dos Scarabaeidae. Fósseis maiores (15 mm) são provavelmente do Jurássico superior e nenhum fóssil é conhecido do Cretáceo superior (Iablokoff-Khnzorian, 1977; Crownson, 1981). Schohlz (1990) mostrou que pelos fósseis é possível verificar que as principais divisões dos Scarabaeoidea modernos tornaram-se distintas no início do terciário. Cerca de 80 espécies, algumas das quais representam gêneros existentes no presente, são conhecidas da América do Norte e Europa. Pelotas de excremento fósseis, tais quais as produzidas pelos Scarabaeinae atuais foram encontradas nos depósitos do Oligoceno no Chile, e formas similares aos atuais Aphodinae em depósitos de argila em Londres. O mais antigo fóssil de Scarabaeoidea, *Eophyllocerus*, identificado como pertencente à subfamília Melolonthinae, foi encontrado em depósitos carboníferos do Eoceno na Alemanha.

As principais características dos Scarabaeoidea adultos são as antenas lameladas; as tíbias anteriores fortemente armadas com dentes na lateral externa, uma adaptação às atividades fossoriais, bem como um único esporão apical; protórax com largas coxas; asas membranosas com venação reduzida e um mecanismo intrínseco muito forte para dobrá-las; segundo esternito abdominal representado por apenas uma porção lateral; oitavo tergito formando um verdadeiro pigídio e não fundido ao sétimo (Crownson, 1981).

As larvas em formato de "C" com antenas e pernas bem desenvolvidas; ausência de urogonfo, mas, com raster característico e, usualmente com espiráculos cribriformes (Crownson, 1967).

Biogeografia – Os mais antigos fósseis de besouros coprófagos são conhecidos do jurássico (Cambefort 1991); acredita-se que estes exploravam excremento dos dinossauros durante aquele período (Chin & Gill 1996). É aceito que a família Scarabaeidae se diferenciou na "Gondwana" antes da sua separação (Cambefort 1991). As distribuições atuais são um resultado da flutuação global da temperatura, a qual influenciou a extensão das florestas e savanas, particularmente durante o Mioceno, Plioceno, e Pleistoceno (Halfiter 1979, 1962; Sinclair 1983). As espécies de besouros coprófagos existentes evoluíram concomitantes com a fauna dos grandes mamíferos em todos os continentes (menos a Antártida), e têm atualmente distribuição mundial (Cambefort 1991). No hemisfério ocidental, várias mudanças geológicas e climáticas contribuíram às distribuições atuais. Em particular, as espécies Neotropicais foram impactadas pela formação da ponte de terra do Panamá, há 5 milhões de anos atrás que permitiu aos mamíferos placentários entrarem na América do Sul, e resultou na extinção dos principais mamíferos (Halfiter 1976; 1972). Duas tribos, Canthonini (28 gêneros) e Dichotomini (23 gêneros), são da velha fauna que evoluiu durante a existência da Gondwana, ao redor de 200-150 milhões de anos atrás (Cambefort 1991). Estas tribos contêm as espécies predominantes de rola-dores diurnos (Canthonini), e formadores de túneis noturnos (Dichotomini) encontrados na Amazônia. Eurysternini (26 espécies; (Jessop, 1985)) ocorre somente na região Neotropical, mas o seu horizonte temporal de origem é controverso. É aceito que eles evoluíram em associação com a extinta fauna de grandes mamíferos, mas ainda permanecem abundantes hoje (Cambefort 1991; Halfiter 1972). Phanaeini, embora considerada tribo endêmica, também é um grupo com origens incertas, possivelmente evoluindo em ambas América do Sul e/ou África (Edmonds 1994; Cambefort 1991; Zunino 1985). Coprini e Onthophagini se originaram provavelmente na região Holarctica e migraram à América do Sul pela ponte de terra panamenha; há só algumas espécies destes grupos que ocorrem na Amazônia (Cambefort, 1991; Gill 1991).

Na bacia amazônica, apesar de persistirem algumas espécies de relictos nos centros de endemismo formados durante os períodos secos do Pleistoceno, muitas espécies têm distribuições regionais

Os mais antigos fósseis de besouros conhecidos do jurássico (Cambefort 1991). É aceito que estes exploravam excrementos durante aquele período (Cambefort 1991). As distribuições atuais da flutuação global da temperatura influenciou a extensão das florestas e durante o Mioceno, Plioceno (Halffter 1979, 1962; Sinclair 1991) de besouros coprófagos existentes com a fauna dos grandes continentes (menos a distribuição mundial do hemisfério ocidental, várias espécies e climáticas contribuíram). Em particular, as espécies impactadas pela formação da América do Sul, há 5 milhões de anos, mamíferos placentários e aves (Halffter 1976; 1972). A extinção da antiga fauna que evoluiu na Gondwana, ao redor do mundo (Cambefort 1991). As espécies predominantes de besouros (Onthophagini), e formadores de galerias (Coprini) encontrados na América do Sul (26 espécies; Jessop, 1994) na região Neotropical, mas sua origem é controversa. Eles evoluíram em associação com grandes mamíferos, mas ainda existem hoje (Cambefort 1991; Halffter, 1979), embora considerada como um grupo com origens distintas evoluindo em ambas as Américas (Edmonds 1994; Cambefort 1991). Coprini e Onthophagini são comuns na região Holarctica da América do Sul pela ponte de terra entre as espécies destes grupos (Cambefort, 1991; Gill 1991). Além disso, a persistência de alguns centros de endemismo e espécies secas do Pleistoceno e suas distribuições regionais

em placentários (Edmonds 2000; 1994; Jessop 1985). A aceitação de grandes mamíferos na área, durante o Pleistoceno, provavelmente contribuiu à evolução de uma fauna de besouros coprófagos com uma ampla aceitação de alimentos de diferentes fontes (Gill 1991). Os especialistas, ou seja, besouros com especificidades alimentares existem (Howden & Young 1981; Ratcliffe 1980), mas a maioria dos besouros coprófagos na Amazônia é atraída a muitos tipos de excrementos e também outras fontes de alimentos, tais como carne putrefata ou frutos em processo de apodrecimento (Gill 1991). Esta habilidade para explorar recursos alimentares alternativos provavelmente determinou muito da ampla distribuição dos besouros coprófagos mais abundantes na Amazônia. Microclima e variedades de solos aparentam ser mais importantes na determinação da distribuição atual das espécies (Sowig 1995; Gill 1991), e as mais dramáticas diferenças nas comunidades de besouros coprófagos são encontradas quando a floresta tropical é substituída por agricultura e pecuária (Vulinec 2002; 2000; Klein 1989).

Ecologia e Comportamento dos Besouros coprófagos – Besouros coprófagos são componentes importantes de muitos ecossistemas, especialmente nas regiões tropicais que contêm a mais alta diversidade e densidade de besouros coprófagos no mundo (Halffter & Matthews 1966). Em primeiro lugar, besouros coprófagos enterram uma grande quantidade de excremento sugerindo uma contribuição significativa aos ecossistemas. Um estudo realizado na América do Norte relata que os besouros coprófagos enterram 25 kg de excremento por hectare por ano em pastagens. No processo, 144 kg de solo por hectare por ano são trazidos à superfície (Lindquist 1933). Estas estimativas são provavelmente mais altas na Amazônia onde a biomassa de besouros é ainda maior (Halffter & Matthews 1966). Dado que os macacos guaribas só podem depositar entre 11 - 55 gramas de excremento por hectare por dia (Julliot 1997; Estrada & Coates-Estrada 1991; Gill 1991), e tudo é usualmente enterrado por coprófagos, uma quantidade considerável de excremento está sendo retirada da superfície da terra e reciclada.

Além do papel da decomposição e da reciclagem de nutrientes desempenhado pelos besouros coprófagos, eles também ajudam na redução dos

insetos pragas no próprio excremento (Fincher 1981; Bornemissza 1970). Besouros coprófagos não são predadores dos outros insetos nos excrementos, mas eles carregam freqüentemente ácaros foréticos predadores que o fazem. Adicionalmente, quando besouros adultos enterram o excremento, a quantidade disponível às moscas ou outros insetos fica limitada. Esta qualidade conduziu a um programa de introdução na Austrália (Davis 1996; Ridsdill-Smith & Kirk 1985; Bornemissza 1979) e nos Estados Unidos (Montes de Oca & Halffter 1999; Fincher 1986, 1981).

Coprófagos adultos enterram excremento para o seu próprio consumo e para fazer ninhos para seus imaturos. Estes besouros têm baixas taxas reprodutivas em relação a outros insetos; na realidade, alguns podem ter somente de três a oito crias por fêmea em toda a vida (Halffter & Edmonds 1982). Concomitante com os menos jovens, estes besouros exibem um alto grau de cuidado parental e, freqüentemente, cooperação biparental na construção do ninho (Sowig 1996). Galerias para alimentação ou para aninhar são geralmente escavadas debaixo da pelota de excremento ou, no caso da guilda de rola-dores, a uma distância da fonte de excremento.

Preferências por excrementos existem, embora a maioria dos besouros seja generalista e oportunista (Castellanos et al. 1999; Brânquia 1991; Young 1981). Alguns besouros são atraídos para ambos excremento e carne putrefata, e um grupo grande de Scarabaeinae é estritamente comedor de carne putrefata (Halffter & Matthews 1966).

Os besouros coprófagos foram divididos em grupos funcionais baseados no seu comportamento de manipulação do excremento. Geralmente endocópridos, os que residem dentro de uma pelota de excremento, são muito pequenos, e escassos na Amazônia (Halffter & Edmonds 1982). Os rola-dores ou telocópridos fazem bolas no local de depósito do excremento, e rolam a bola a uma grande distância antes de enterrá-la. Os cavadores ou paracópridos, também chamados de tuneleiros, fazem túneis diretamente debaixo de uma fonte de excremento para alimentarem-se ou aninhar (Halffter & Edmonds 1982). Os besouros podem ainda ser subdivididos por tamanho ou comportamento em guildas ecológicas (Vulinec 2002; Doube 1990). A composição das guildas de comunidades de besouros coprófagos pode ter implicações ecológicas

importantes por funcionar como recicladoras de nutrientes e dispersadoras secundárias de sementes (Vulinec 2002).

Besouros coprófagos como Dispersores de Sementes – A maioria das espécies de besouros coprófagos faz bolas para alimentação que são enterradas e consumidas pelos adultos ou podem ser abandonadas. Adicionalmente, são provedores de alimentos às larvas, os quais são suficientes para o seu desenvolvimento. Os ninhos escavados no chão são empacotados com excremento, freqüentemente em forma de bolas, e os ovos são depositados nestas. As larvas se desenvolvem e empupam dentro das “bolas ninhos”, e emergem como adultos (Halffter & Edmonds 1982). Estes comportamentos têm conseqüências para as sementes defecadas por vertebrados frugívoros.

Os besouros coprófagos podem ser, na realidade, uma ligação importante na regeneração da floresta, por suas atividades como dispersores secundários de sementes (Vulinec 2002, 2000; Feer 1999; Shepherd & Chapman 1998; Estrada & Coates-Estrada 1991; Howard & Zanoni 1989; Wicklow et al. 1984). Juntamente com os pássaros e morcegos, os primatas são um dos dispersores primários de sementes de árvores em florestas tropicais (Chapman 1995; 1989; Estrada & Fleming 1986). Porém, nestas florestas, a maioria das sementes que permanecem no chão é freqüentemente destruída por roedores (Hulme 1993). Em Los Tuxtlas, México, mais que 90% das sementes contidas em excremento de macacos são perdidas por causa da predação de roedores a menos que sejam transportadas, principalmente por besouros coprófagos, os quais podem enterrar até 60% destas sementes. O comportamento de enterrar o excremento com as sementes contribui para aumentar a germinação (Estrada & Coates-Estrada 1991). Os resultados dos estudos em Los Tuxtlas demonstraram que os roedores são capazes de localizar 90-100% das sementes na superfície da terra, mas somente 56% quando as mesmas estão a 2.5 cm sob o solo. Em outro estudo, na Reserva do Manu, Peru, somente 5% das sementes enterradas experimentalmente em excremento de macaco a uma profundidade de 5 cm foram descobertas por predadores de sementes (Andresen 1999).

Espécies de besouros coprófagos diferem na sua habilidade como dispersores de sementes. Em ex-

periências conduzidas em cilindros de PVC, 41% das sementes experimentais totais foram enterradas por besouros coprófagos (30% por escavadores e 11% através de roedores). Foram enterradas 83% a uma profundidade maior que 2.5 cm e 54% a profundidades maiores que 5 cm. Escavadores (variação 1-18 mm de comprimento), mas os roedores enterraram as sementes de somente 11 das 20 possíveis espécies de plantas (Estrada & Coates-Estrada 1991). Os escavadores são esperados serem melhores que os roedores para enterrar sementes, mas roedores tendem a realocar as sementes, e esta dispersão poderia ser importante para a sobrevivência das plantas (Chapman & Chapman 1995). Adicionalmente, o tamanho da semente está correlacionado negativamente com a porcentagem de sementes enterradas por besouros (Vulinec 2002; Andresen 1999; Estrada & Coates-Estrada 1991). Pequenas sementes podem ser mais facilmente enterradas, porém, sementes pequenas como as de Ficus, por exemplo, podem não germinar a grandes profundidades. No estudo realizado por Estrada & Coates-Estrada (1991), a maioria das sementes foi enterrada a profundidades entre 2-5 cm, o que deveria ser uma ótima profundidade para germinação e fuga do roedor, conforme demonstrado anteriormente. Não obstante, algumas espécies grandes de besouros às quais seria esperado que enterrassem uma quantidade grande de excremento e sementes podem enterrar bolas de ninhada a profundidades de 40 cm (Peck & Forsyth 1982), uma profundidade que pode excluí-los como dispersores de alta qualidade.

Vulinec (2002) encontrou diferença significativa entre espécies de besouros coprófagos, quanto a sua habilidade para enterrar sementes e a habilidade para enterrar sementes pequenas e grandes. Preferências em relação à qualidade do excremento também podem existir, tornando algumas espécies de besouros melhores na dispersão do excremento de frugívoros e conseqüentemente das sementes (Estrada et al. 1993; Gill 1991; Halffter & Matthews 1966). Os besouros diurnos, às vezes, seguem grupos de macacos e poderiam ser mais importantes que as espécies noturnas na dispersão de sementes por causa da atividade destes primatas (Howden & Young 1981; Vulinec & Quintero, obs. pessoal). Por outro lado, os besouros crepusculares e noturnos

s em cilindros de PVC, 41%
ntais totais foram enterra-
rófagos (30% por escavado-
roladores). Foram enterradas
de maior que 2.5 cm e 54%
res que 5 cm. Escavadores
de 20 espécies de árvores
comprimento), mas os ro-
sementes de somente 11 das
plantas (Estrada & Coates-
vadores são esperados serem
ores para enterrar sementes,
e realocar as sementes, e esta
importante para a sobrevi-
pman & Chapman 1995).
nho da semente está cor-
nte com a porcentagem de
r besouros (Vulinec 2002;
& Coates-Estrada 1991).
em ser mais facilmente en-
tes pequenas como as de
em não germinar a grandes
do realizado por Estrada e
a maioria das sementes foi
es entre 2-5 cm, o que de-
ndidade para germinação
ne demonstrado anterior-
umas espécies grandes de
esperado que enterrassem
le excremento e sementes
ninhada a profundidades
h 1982), uma profundi-
como dispersores de alta

rou diferença significati-
ros coprófagos, quanto a
r sementes e a habilidade
quenas e grandes. Prefe-
ade do excremento tam-
ndo algumas espécies de
ersão do excremento de
mente das sementes (Es-
l; Halffter & Matthews
s, às vezes, seguem gru-
n ser mais importantes
dispersão de sementes
s primatas (Howden &
uintero, obs. pessoal).
crepusculares e noctur-

os provavelmente atuam como enterradores e dis-
persores de sementes, somente quando os primatas
estiverem repousando nas árvores dormitórios. A
dinâmica da comunidade de besouros coprófagos
em um local particular também influenciará o desti-
no das sementes naquela área (Vulinec 2002).

Besouros coprófagos e o Desmatamento – O
desmatamento contribui para a perda de diversida-
de biológica. Vários estudos ao longo dos trópicos
do Novo Mundo mostraram diminuições signi-
ficativas na diversidade de besouros coprófagos,
quando a floresta tropical é substituída por pasto
ou agricultura. Howden & Nealis (1975) coleta-
ram besouros coprófagos em áreas arborizadas e
em clareiras na Amazônia Colombiana. Somente 6
espécies foram coletadas em clareiras (4 delas só fo-
ram encontradas naquele hábitat). Por outro lado,
foram coletadas 50 espécies na floresta. O número
de indivíduos apanhados foi também aproximada-
mente 10 vezes menor nas clareiras que na floresta.
Em Chiapas, México, Morón (1987) encontrou 4
vezes a diversidade de Scarabaeinae necrófagos na
floresta tropical primária, não perturbada, quando
comparada com as plantações extensas de café e
cacau. Porém, a fauna de besouros nas plantações
era mais próxima as guildas de espécies originais
do que aquelas encontradas em pastos de gado ou
áreas agrícolas.

A fragmentação de áreas florestadas também
afeta a diversidade de besouros coprófagos. Klein
(1989) mostrou que há diminuição progressiva de
espécies em áreas contíguas de 10 ha, 1 ha, e clareira
perto de Manaus, Brasil. Vulinec (2000) também
mostrou uma diminuição na riqueza de espécies e
números de indivíduos da floresta primária para o
crescimento secundário, bem como para as clarei-
ras em três locais na Amazona brasileira. Resulta-
dos similares foram obtidos em quatro locais nas
florestas tropicais mexicanas com pastos derivados
nas suas cercanias e no crescimento secundário ao
longo das extremidades da floresta. A riqueza de es-
pécies e os índices de diversidade declinaram com
a intensidade do desmatamento. Adicionalmente,
os besouros eram menores em média de tamanho
(não atribuível à baixa disponibilidade de comida),
as espécies diurnas aumentaram e a estrutura da
guilda mudou; em áreas de clareiras, predomina-
ram rooladores, em floresta intacta, os não rooladores
(Halffter *et al.* 1992).

MÉTODOS

A Reserva Florestal Adolfo Ducke (10.000 ha)
está a 26 km a nordeste de Manaus no Amazonas e
está rodeada por um rápido desenvolvimento urba-
no. A precipitação pluviométrica na área alcança a
média de 2.100 mm anualmente, com uma estação
seca de junho a novembro e muita variação intera-
nual (Ribeiro & Adis, 1984).

Quinze inventários de besouros foram conduzi-
dos entre dezembro de 1997 e setembro de 1998.
Os besouros foram inventariados usando armadi-
lha pitfall com isca montadas ao longo da mesma
rota dos transectos dos primatas nos três locais
(Vulinec 2000). As armadilhas foram iscadas com
aproximadamente 25 cc de excremento humano.
Vinte e sete armadilhas foram colocadas em cada
inventário; estas foram revisadas após 24 horas.
Três armadilhas foram colocadas em intervalos de
20 m em nove estações diferentes de captura (três
estações de coleta na floresta primária, três no cres-
cimento secundário, e três na clareira; Fig. 1). A
estação de coleta R1 estava em areia branca a 200
m de um rio, enquanto R2 e R3 estavam ambas em
habitats de platô. O crescimento secundário foi
clareado e replantado há 20 anos atrás; existe algu-
ma recuperação do crescimento secundário nativo.
Este hábitat geralmente abriga um dossel alto com
o solo coberto por uma camada grossa de serapi-
lheira. S2 era o local mais semelhante à floresta
primária (quantidade de perturbação: S3>S1>S2).
Os locais foram classificados baseados na abundân-
cia de árvores grandes, de cobertura do dossel, e de
densidade do solo (Vulinec 1999).

As áreas de clareiras foram um campo de fute-
bol de 3 ha, uma área de clareira de 3 ha na estação
meteorológica, e uma clareira ao longo da borda da
rodovia. Os conteúdos das três armadilhas em cada
estação de captura foram agrupados (DeVries *et al.*
1997, 1999). Os dados foram analisados usando-
se métodos de ANOVA (Zar 1984). Adicional-
mente, armadilhas foram colocadas na torre (R3
no mapa) para coletar os besouros coprófagos que
forrageavam nas árvores.

Uma análise de correspondência foi executada
para a abundância de espécies com certos caracte-
res comportamentais (ativo durante o dia ou a noi-
te, tipo de manipulação do esterco) nas estações de
coletas nas florestas primárias e secundárias. Esta
técnica estatística multivariada agrupa os locais

mais semelhantes pela composição das suas espécies (Legendre & Legendre 1998). As distâncias entre os pontos são calculadas como distâncias de Chi-quadrado baseadas na tabela contingente de abundâncias de cada espécie em cada estação, os pontos são centróides das médias recíprocas de espécies com estações e estações com espécies (Legendre & Legendre 1998). Estas distâncias representam a abundância de espécies em uma determinada estação (proximidade do centróide de espécies para a estação), as espécies definidas de uma determinada estação (essas espécies que se agrupam com a estação), e quão diferente cada estação é em termos de suas espécies e das suas abundâncias (a distância entre estações).

Os eixos dimensão 1 e dimensão 2 são os que explicam a maior quantia de discrepância nos dados (94.8%). Não são exibidas dimensões adicionais. As espécies são plotadas mais próximas aos locais onde elas são mais numerosas. Espécies na periferia dos "plots" são raras em todos os locais. Usando esta análise examinou-se a abundância da atividade diurna contra a noturna, e escavadores contra o-

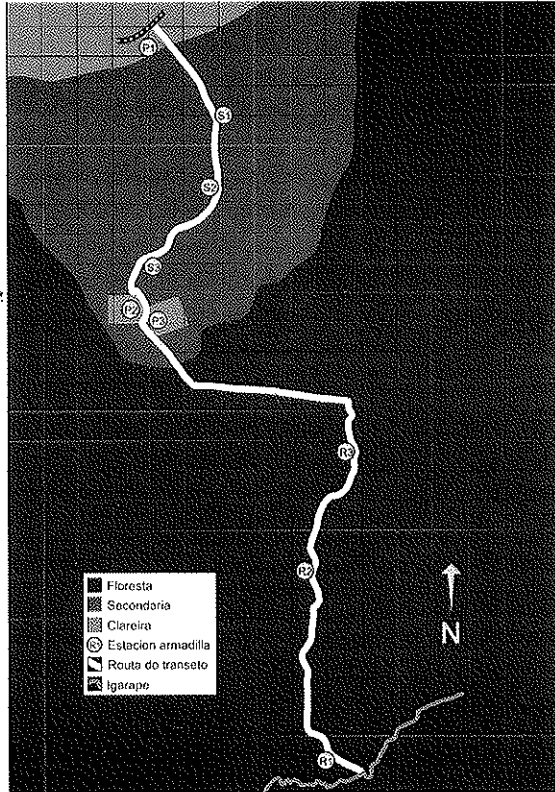


Figura 1. Mapa da Reserva Ducke, mostrando a transeção dos primatas e as estações de coletas dos besouros coprófagos.

ladores. Embora a significância estatística não seja acessada usando a análise de correspondência, padrões nos dados são apresentados geograficamente e revelam associações entre grupos (Legendre & Legendre 1998).

Os primatas foram inventariados usando-se um transeção ao longo da trilha principal (Fig. 1). Os métodos para estimativas da densidade de primatas estão descritos em Vulinec (2000). Para o presente estudo, examinamos o número total de primatas observados próximos às estações de coletas de besouros durante os 12 meses; um total de 252 quilômetros foi inventariado e correlacionado com o número total de besouros capturados nas estações durante o mesmo período de tempo (Zar 1984).

RESULTADOS

A abundância de besouros variou significativamente entre os três habitats, floresta primária, crescimento secundário, e clareiras (ANOVA: $F(2,40)=6.06$, $P=0.005$, Fig. 2). O crescimento secundário cujo subconjunto de espécies foi o mes-

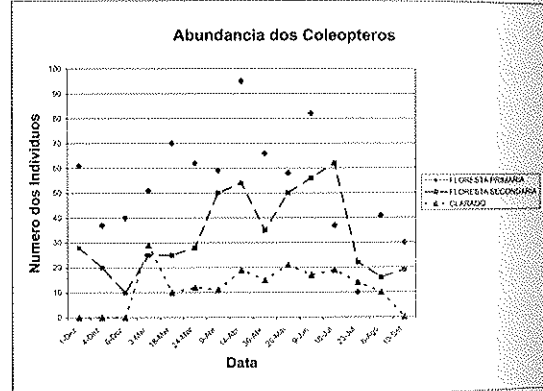


Figura 2. Abundância de besouros capturados em cada habitat (floresta primária, crescimento secundário e clareira) por data de coleta.

mo encontrado no crescimento primário (Tabela 1), teve mais baixa abundância de besouros comparada ao crescimento primário (t -teste (14)=3.82, $P=0.0009$). O número de espécies nas clareiras foi correlacionado com a quantidade de tempo desde que a área foi cortada ($r=0.962$, $df=2$, $p<0.025$). Havia também diferenças significativas na abundância de besouros entre os habitats de crescimento secundários com diferentes graus de perturbação (ANOVA: $F(2,42)=4.15$, $P=0.023$). Na Reserva Ducke, como em outras localidades, quanto mais perturbado o habitat, menos besouros foram cap-

turados (Vulinec havia uma segregação clareiras e quaisq... 1).

A biomassa fo... tre floresta primária (ANOVA: $F(2,42)$... A biomassa tamb...

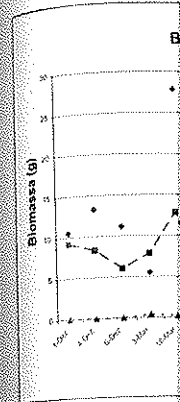


Figura 3. Biomassa por habitat (floresta primária, crescimento secundário e clareira) por data de coleta.

tre floresta primária Reserva Ducke

A abundância... ano em todas as... variação consid... rém, geralmente... foram mais alt... durante os me... mente tinha o... ros na estação o...

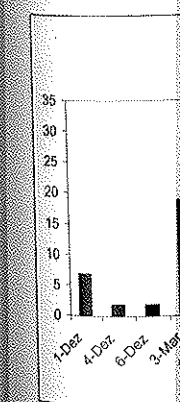
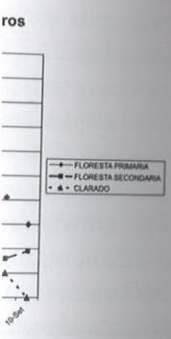


Figura 4. Besouros capturados na floresta primária, crescimento secundário e clareira por data de coleta. R1, R2, R3, R4, R5, R6, R7, R8, R9, R10, R11, R12, R13, R14, R15, R16, R17, R18, R19, R20, R21, R22, R23, R24, R25, R26, R27, R28, R29, R30, R31, R32, R33, R34, R35, R36, R37, R38, R39, R40, R41, R42, R43, R44, R45, R46, R47, R48, R49, R50, R51, R52, R53, R54, R55, R56, R57, R58, R59, R60, R61, R62, R63, R64, R65, R66, R67, R68, R69, R70, R71, R72, R73, R74, R75, R76, R77, R78, R79, R80, R81, R82, R83, R84, R85, R86, R87, R88, R89, R90, R91, R92, R93, R94, R95, R96, R97, R98, R99, R100.

estatística não seja correspondência, pa- os geograficamente tipos (Legendre & ... dados usando-se um principal (Fig. 1). Os nsidade de primatas (0). Para o presente total de primatas s de coletas de be- n total de 252 qui- relacionado com o rados nas estações npo (Zar 1984).

variou significati- floresta primária, reiras (ANOVA:). O crescimento espécies foi o mes-



capturados em mento secundário

primário (Tabe- le besouros com- teste (14)=3.82, nas clareiras foi de tempo desde f=2, p<0.025). ativas na abun- s de crescimento de perturbação 23). Na Reserva es, quanto mais urros foram cap-

urados (Vulinec 2002; 2000). Adicionalmente, havia uma segregação completa de espécies entre as clareiras e quaisquer das áreas arborizadas (Tabela 1).

A biomassa foi significativamente diferente entre floresta primária, floresta secundária, e clareiras (ANOVA: $F_{(2,42)} = 16.76, P = 0.000004$; Fig. 3). A biomassa também diferiu significativamente en-

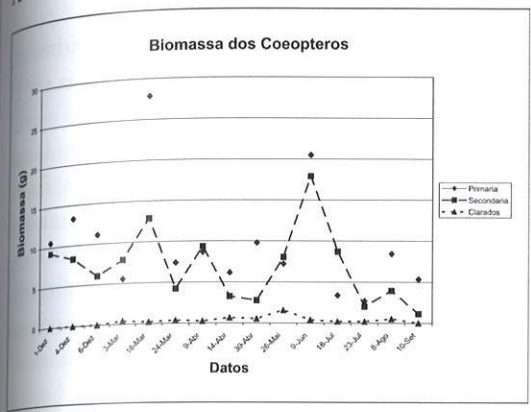


Figura 3. Biomassa de besouros capturados em cada habitat (floresta primária, crescimento secundário e clareira) por data de coleta.

tre floresta primária e crescimento secundário na Reserva Ducke (t-teste (14) = 2.33, $P = 0.034$).

A abundância dos besouros variou durante o ano em todas as estações de coletas (Fig. 4). Houve variação considerável de uma coleta à próxima, porém, geralmente os números de besouros coletados foram mais altos nos meses chuvosos, declinando durante os meses mais secos. R1 que freqüentemente tinha o solo saturado rendeu menos besouros na estação chuvosa. A maioria das variações co-

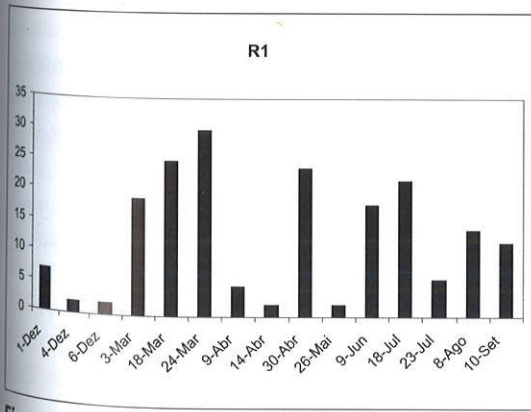


Figura 4. Besouros coletados em cada estação de captura na floresta primária e secundária por data de coleta. R1, R2, R3 = Sítios das armadilhas na floresta primária. S1, S2, S3 = Sítios das armadilhas na floresta secundária (Referência mapa na Figura 1).

leta a coleta foi encontrada em R1 e S3, o local com maior nível de perturbação. R1 é um local sazonalmente inundado por água preta, sendo possível que os besouros coprófagos evitem esses habitats durante os meses mais úmidos (Ratcliffe 1980).

As únicas espécies capturadas nas armadilhas fixadas na torre foram *Canthon subhyalinus* Harold, um besouro comum que forrageia em árvores na América Central e América do Sul (Tirado Herrera et al. 2002; Howden & Young 1981).

As análises de correspondência demonstraram que uma estação de floresta primária (R1) era claramente diferente das outras. Todos os locais secundários e R2 e R3 agruparam-se próximos uns dos outros. R1 estava em planícies ocasionalmente inundadas, e conteve abundância elevada de duas espécies de *Deltotichilum*, rolaadores noturnos relativamente grandes. Besouros diurnos foram menos comuns em todas as estações de coletas em florestas secundárias do que em floresta primária, enquanto que os besouros noturnos foram mais uniformemente abundantes em todas as estações de coletas (Fig. 5a). Novamente, os rolaadores se agruparam mais para o lado esquerdo (habitats de platô primários), e ao centro (i. e. eles foram menos abundantes nos locais secundários mais extremos)

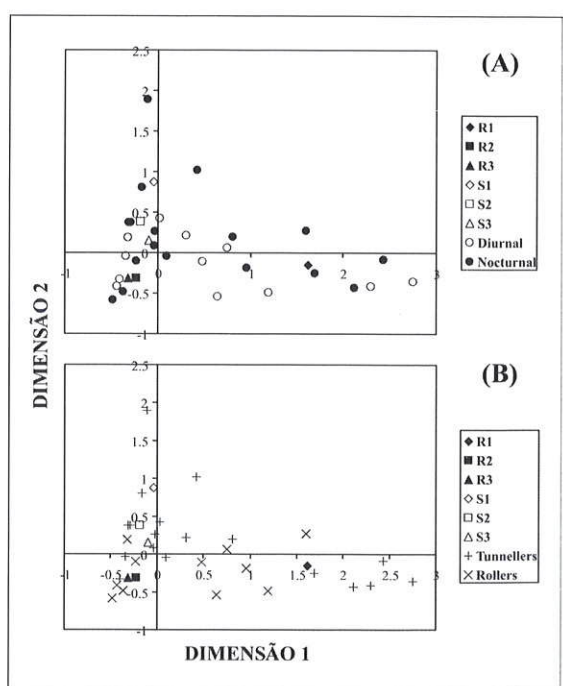


Figura 5. (A) Análise de correspondência das estações de captura versus atividade diurna e noturna. (B) Análise de correspondência das estações de captura e tuneleiros versus rolaadores.

que os cavadores (Fig. 5b). Os primatas na Reserva Ducke exibem uma baixa densidade comparada a outros locais na bacia amazônica (Vulinec 2000). As seguintes espécies foram observadas: *Alouatta seniculus* (Linnaeus), *Cebus apella* (Linnaeus), *Chirpotes satanus* Hoffmannsegg, *Pithecia pithecia* Linnaeus, *Saguinus bicolor* (Spix), e *Saguinus midas* (Linnaeus). Somente uma vez foi observado um bando de *Cebus apella*; na maior parte da Amazônia, são os primatas mais comuns. *Alouatta seniculus* foi comum, com pelo menos cinco grupos gritando em coro pela manhã. Eles foram ouvidos ocasionalmente no crescimento secundário, mas geralmente são encontrados na floresta primária. *Saguinus bicolor* foi o primata mais freqüente na floresta secundária. Pelo menos dois grupos distintos foram observados; dois indivíduos desta espécie foram vistos na floresta primária perto da torre. Um indivíduo de *Saguinus midas* foi observado na floresta secundária perto da rodovia. É possível que populações deste primata possam estar deslocando populações de *Saguinus bicolor* em algumas áreas (Van Roosmalen, comun. pessoal). A abundância total de besouros em cada estação de coletas foi correlacionada positivamente com a abundância dos primatas nas imediações (correlação de Pearson = 0.676, $P < 0.001$) (Fig. 6).

As seguintes hipóteses ilustram algumas das diferenças em comportamento e história natural dos besouros coprófagos mais abundantes colecionados na Reserva Ducke, mas, é importante salientar que Vulinec (2002) já mencionou alguns detalhes sobre as habilidades das espécies como dispersoras secundárias de sementes.

Coprophanaeus lancifer (Linnaeus) é um das espécies mais conspicuas e onipresentes. Também é um dos maiores besouros coprófagos na Bacia

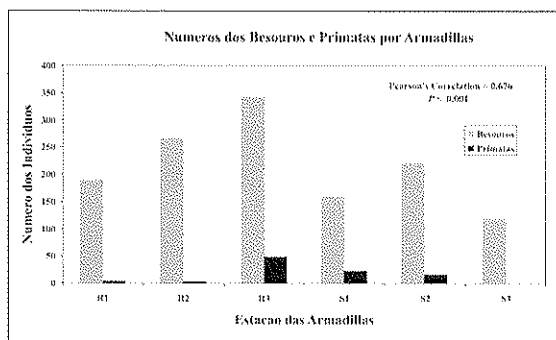


Figura 6. Número total de primatas próximos às estações de coletas e o número total de besouros coletados em cada estação.

amazônica; em nossas coletas, somente foi ultra-passado por *Sulcophanaeus faunus* (Fabricius); possuía uma cor azul-violeta iridescente. Este besouro voa constantemente ao amanhecer e no crepúsculo (Edmonds 2000; Vulinec & Mellow, obs. pessoal), sendo confirmado o mesmo comportamento na Reserva Ducke, em vôos ao entardecer sobre os rastos, e ocasionalmente nas luzes na estação do campo. Embora a literatura informe que é principalmente ou completamente necrófago (Edmonds 1972; Halffter & Matthews 1966; Brânquia 1991), coletou-se em quantidade com armadilhas usando iscas de excremento humano, excremento de macaco, e carne putrefata (galinha). Também, foi encontrado na floresta em excremento de cavalo, bananas apodrecidas, e numa preguiça de dois dedos morta (Vulinec 1999). É um besouro muito ativo e forte, podendo ser mantido vivo durante um mês em cativeiro com excremento de vaca (Vulinec & Mellow, obs. pessoal). Em virtude de este besouro poder agarrar uma porção de excremento de até 50 cc, e puxá-la inteira para dentro da cova, é potencialmente um enterrador de sementes muito importante. Como também forrageia durante a noite e no começo da manhã, poderia estar ativo durante no período em que os macacos estão em repouso nas árvores dormitórios, quando uma considerável quantidade de excremento está sendo depositada em um só lugar.

Coprophanaeus jasius (Oliver), que ocasionalmente foi atraído às armadilhas com isca de excremento, no entanto, foi mais atraído às armadilhas com carne putrefata. Esta espécie não come excremento de vaca quando em cativeiro, e conseqüentemente não seria boa enterradora de sementes.

Um dos besouros mais conspicuos na Amazônia é o verde e preto metálico *Oxysternon conspicillatum* (Weber). Este besouro foi coletado na Reserva Ducke, mas foi menos abundante que em outros locais (Vulinec 2002). Não foi coletado na Amazônia oriental (por exemplo, Caxiuaná), embora seu congênera *O. selenium* tenha sido coletado. São voadores muito ativos e fortes. Peck e Forsyth (1982) registraram um espécime voando 50 m em menos de dois minutos, e outro, 1 km em dois dias. Estas espécies voam freqüentemente às armadilhas de excremento quando colocadas durante o dia, mas é comum voarem em busca dos rastos dos primatas, circulando na vegetação rasteira nas cercanias dos

rastreros e repousam nas árvores durante vários minutos antes de chegar ao chão. Este comportamento pode ser uma defesa contra predação pelo próprio animal que depositou o excremento; grandes besouros voadores diurnos como *O. conspicillatum* podem ser particularmente vulneráveis a predação por macacos. Estas espécies enterram excremento muito depressa, trabalhando freqüentemente aos pares, macho e fêmeas. Em um experimento efetuado pelos autores foram colocados um macho e uma fêmea juntos em um recipiente de plástico com 50 cc de excremento de vaca. O macho cortejou a fêmea durante vários minutos, e então acasalou; este comportamento durou aproximadamente 1 minuto. Imediatamente após, ambos começaram a cavar buracos sob o excremento e o enterraram completamente. A fêmea então cortou o excremento e formou bolas (aproximadamente 2 cm em diâmetro) uma das quais ela empurrou para fora do buraco sobre a superfície a terra. Ela então cavou um buraco mais profundo até alcançar o fundo do recipiente (10 cm). Quinze minutos depois, ela emergiu e empurrou a bola de excremento que estava na superfície para esta nova cova e a enterrou. *O. conspicillatum* é um dos mais efetivos enterradores de sementes (Vulinec 2002).

Eurysternus é um gênero muito comum na bacia amazônica (Jessop 1985). Enquanto as espécies deste gênero têm particularmente comportamento de nidificação complexo, incluindo banquetes nupciais, e abandono da bola fecal com a ninhada (Halffter & Edmonds 1982), elas não são efetivas enterradoras de sementes. A espécie mais comum, *E. caribaeus* (Herbst), foi um dos componentes dominantes da fauna de besouros coprófagos na Amazônia (Tabela 1). Vulinec (2002) testou três vezes, num experimento, exemplares deste gênero para verificar sua capacidade para enterrar sementes, e de um total de 50 sementes aderidas em excremento, somente duas foram enterradas.

Dichotomius é um dos gêneros de besouros mais comuns, e ultrapassa em número de espécies todos os gêneros na Amazônia, além de conter alguns dos maiores besouros no Mundo Novo. Os limites taxonômicos deste grupo, segundo Howden & Young (1981) e Gill (1991), ainda não estão bem conhecidos e, conseqüentemente o grupo requer uma revisão. As espécies são principalmente noturnas (Peck & Forsyth 1982; Halffter & Matthews

1966), e diferem nas suas habilidades para enterrear sementes (Vulinec 2002). Escavam tipicamente uma única cova profunda para alimentação e nidificação (Halffter & Edmonds 1982). Embora sejam geralmente comedoras de excremento, algumas espécies deste gênero foram coletadas em frutas apodrecidas. Entretanto, em algumas áreas da Reserva Ducke, foram comuns em fezes de cavalo nas trilhas da floresta (Vulinec & Mellow, obs. pessoal).

A maioria das espécies de *Canthon* é de tamanho pequeno, e são rola-dores diurnos, com exceção de *Canthon aequinoctialis* Harold que apresenta hábitos noturnos e que não foi coletado na Reserva Ducke. Esta espécie pode transportar excremento para até 5 m de distância do local de depósito (Andresen 1999). *Canthon pygidialis* Schmidt foi sempre uma das primeiras espécies a chegar ao excremento na floresta primária durante o dia, mas freqüentemente remove ativamente as sementes do excremento antes da construção da bola (Vulinec & Mellow, obs. pessoal).

Phanaeus chalcomelas Perty é ativo ao meio-dia, sendo efetivo enterrador de sementes (Vulinec 2002).

Canthidium é um gênero cujos exemplares são de pequeno tamanho, sendo comuns na Ducke, mas não enterram as sementes efetivamente, ou seja, apenas superficialmente (1 - 2 cm) (Vulinec 2002).

Alguns dos grandes rola-dores, como *Deltochilum orbiculare* Lansberg e *Deltochilum pseudoicarus* Baltasar não são comprovadamente bons dispersores de sementes. As sementes são freqüentemente deixadas na superfície, possivelmente sendo removidas das bolas de excremento durante a moldagem, mas este comportamento não foi observado.

DISCUSSÃO

A abundância de besouros coprófagos é extremamente variável durante o ano, e embora haja um aumento na abundância de besouros durante a estação chuvosa, a variação dia a dia ou semana a semana pode ser extrema (Figs. 2, 3, e 4). Periodicamente as áreas inundadas podem conter menos besouros coprófagos. Porém, as mudanças mais óbvias na fauna destes besouros são devidas à perturbação humana e ao desmatamento.

Mudanças na estrutura do hábitat devido ao desmatamento causam impacto negativo à fauna de coprófagos. O desmatamento altera as terras tropicais quimicamente e fisicamente. As terras que foram convertidas em pastagem mostram mudanças deletérias em densidade e porosidade (Laurance et al. 1998; Reiners et al. 1994). Tais mudanças poderiam afetar os besouros coprófagos pela restrição da sua atividade cavadora, a qual poderia alterar a aeração do solo e o ciclo de nutrientes. Adicionalmente, a redução na remoção do excremento aumenta os locais potenciais de procriação para moscas e helmintos (Howden & Nealis 1975). No Projeto Fragmentos Florestais ao norte de Manaus, Klein (1989) encontrou a mais baixa velocidade de decomposição de excremento dentro de uma clareira e em fragmentos florestais de 1 ha em comparação com os fragmentos de 10 ha ou floresta contínua. Besouros coprófagos são os decompositores primários do excremento em florestas íntegras, entretanto a diminuição quantitativa e a frequência de espécies geralmente menores em áreas perturbadas poderiam responder pela redução na taxa de decomposição (Klein 1989). Vulinec (2002) não só mostrou que no crescimento secundário tem menos besouros, mas também tem estrutura de comunidade diferente de espécies e guildas. Este estudo demonstra que até mesmo pequenas perturbações podem afetar o número de besouros coprófagos (Figs. 2 & 3; Tab. 1). Além disso, cavadores noturnos parecem ser mais tolerantes à perturbação (Fig. 5). Esta observação pode indicar que o resultado das mudanças no microclima é mais extremo durante o calor do dia nas áreas perturbadas.

Mudanças na fauna produtora do excremento também podem afetar as espécies de besouros coprófagos em uma área. Na Escandinávia, Lumaret & Stiernet (1992) mostraram que a mudança de ovelha para gado, em área de pastagem estabelecida, mudou a estrutura de guilda das comunidades do excremento (endocópridos aumentaram, enquanto os roladores diminuíram). No presente estudo verificou-se um aumento em espécies adaptadas às clareiras de acordo com o tempo decorrido após a derrubada; tal aumento pode ser explicado por causa da maior frequência de animais domésticos nas clareiras mais antigas. Todavia, estas espécies

não foram verificadas na parte arborizada da reserva (Tab. 1).

Com a perda dos grandes mamíferos nativos dos trópicos por excesso de caça e destruição de hábitat, são esperadas mudanças concomitantes nas comunidades de besouros coprófagos. A substituição do gado por outros mamíferos também mudará as comunidades coprófagas. Excremento de gado demonstrou ser menos atrativo à maioria dos besouros coprófagos que excremento de primatas ou de porcos (Lumaret & Stiernet 1992; Gill 1991). Embora exista gado dos limites da reserva, a Ducke tem uma baixa densidade relativa de macacos dispersores eficientes de semente, e baixa abundância de besouros, comparada a outras localidades na Amazônia (Vulinec 2002, 2000). Um aumento nas populações de primatas neste local aumentaria potencialmente o número de besouros coprófagos e, conseqüentemente, o potencial de regeneração do bosque. A abundância de besouros coprófagos está associada à abundância de primatas na Reserva Ducke (Fig. 6).

A Reserva Ducke está se tornando rapidamente um fragmento de floresta em virtude do avanço da área urbana de Manaus. A fragmentação está se tornando mais freqüente no geral em toda bacia amazônica (Fearnside 1993). Se a fragmentação forçar os besouros coprófagos a permanecer em pequenas frações isoladas de floresta tropical da qual eles não podem dispersar, estas faunas se tornarão crescentemente depauperadas em virtude da extinção seletiva, e crescentemente diferentes geneticamente devido a efeitos de endogenia. Grandes coprófagos podem ter habilidades para achar áreas para recolonizar por causa do seu grande poder de dispersão. No entanto, os pequenos, não sendo capazes de dispersão exploratória, permanecem nos fragmentos de floresta que, por sua vez, ficam cada vez menores no decorrer do tempo, e mais influenciados pelos efeitos de bordas, as mudanças no microclima da floresta e na vegetação que aumentam nas proximidades das bordas. Uma vez que a fauna de vertebrados cujo excremento poderia apoiar estes besouros desaparece, a extinção nos fragmentos será alta (Estrada et al. 1999).

A Reserva Adolfo Ducke é uma reserva biológica importante dentro dos limites de Manaus. Pode ser considerada um armazém vivo para espécies que uma vez foram comuns ao longo da distinta área

da confluência do Rio Negro com o Rio Solimões (De Oliveira & Daly 1999). Este estudo inventariou a fauna de besouros coprófagos da reserva, com a preocupação especial em relação às espécies que executam funções biológicas importantes no ecossistema, como remoção de excrementos, e enterramento de sementes. Mais pesquisas, nesta valiosa área, pode revelar os padrões de dispersão secundária de sementes, o destino das sementes espalhadas, e quais espécies de besouros coprófagos contribuem melhor à regeneração da floresta.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Agradecemos a Brett Ratcliffe por seus comentários ao manuscrito. Esta pesquisa foi apoiada por concessões da Comissão Fulbright a K. Vulinec durante os Estudos Internacionais, à Charles A. e Anne Morrow Lindbergh Foundation, ao Florida Center for Systematic Entomology, ao Dickinson Award for Tropical Agriculture na Universidade da Flórida, à Florida's Women in Agriculture Club. Apreciamos ainda a ajuda de Zoraide, Paulo, Cosmo, Michael Hopkins, enquanto estávamos no campo. Também agradecemos a David Almquist e Freida Ansoanuur que auxiliaram na classificação dos insetos; Bruce Gill e Dave Edmonds também pela ajuda com as identificações, e Coleman e Corey Kane por sua ajuda no Brasil e nos Estados Unidos.

REFERÊNCIAS

- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31: 145-158.
- Bornemissza, G. F. 1970. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 9: 31-41.
- Bornemissza, G. F. 1979. The Australian dung beetle research unit in Pretoria. *S. Afr. J. Sci.* 75: 257-260.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography and Evolution. In I. Hanski and Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle ecology*, pp 51-67. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Castellanos, M. C., Escobar, F., and P. R. Stevenson. 1999. Dung beetles (Scarabaeidae: scarabaeinae) attracted to wooley monkey (*Lagothrix lagotricha* Humboldt) at Tinigua National Park, Columbia. *Colep. Bull.* 53: 153-159.
- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman, C. A. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evol. Anthropol.* 4: 73-110.
- Chapman, C. A., and L. J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from east Africa. *Cons. Biol.* 13: 1301-1311.
- Chin, K. and B. D. Gill. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a cretaceous food web. *Palaios* 11: 280-285.
- Crowson, R. A. 1967. Coleoptera in the record, pp 499-534. In: R.A. Crowson, W.D.I. Rolfe, J. Smart, C.D. Waterson, E.C. Wiley, R.J. Wootton (eds.), *The Fossil Record (A Symposium with Documentation)*. Geological Society of London, London.
- Crowson, R. A. 1981. *The Biology of Coleoptera*. Academic Press, New York, xii + 802 pp.
- Davis, A. L. V. 1996. Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Differences in body size and functional group structure between habitats. *Afr. J. Ecol.* 34: 258-275.
- De Oliveira, A. A., and D. C. Daly. 1999. Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: Implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation* 8: 1245-1259.
- DeVries, P. J., D. Murray, and R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 343-364.
- DeVries, P. J., T. Walla, and H. F. Greeney. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 333-353.
- Doube, B. M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecol. Entomol.* 15: 371-384.
- Edmonds, W. D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics, and evolution of the phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Univ. Kan. Sci. Bull.* 49: 731-874.
- Edmonds, W. D. 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a new world genus of Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contrib. in Sci. Nat. Hist. Mus. L. A.* 443: 1-105.

- Edmonds, W. D. 2000. Revision of the Neotropical dung beetles genus *Sulcophanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana, suppl. 6*: 1-60.
- Estrada, A., A. D. Anzures, and R. Coates-Estrada. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *Amer. J. Primatol.* 48: 253-262.
- Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 7: 459-474.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. Anzures Dadda, and P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 14: 577-593.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. A. Meritt, Jr. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 9: 45-55.
- Estrada, A. R., and T. H. Fleming. 1986. Frugivores and seed dispersal. Dr. W Junk Publishers, Boston, Massachusetts.
- Fincher, G. T. 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *J. Georgia Entomol. Soc.* 16: 316-333.
- Fincher, G. T. 1986. Importation, colonization, and release of dung-burying scarabs. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer.* 62: 69-76.
- Fearnside, P. M. 1993. Deforestation in the Brazilian Amazonia: the effects of population and land tenure. *Ambio* 22: 537-545.
- Feer, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.* 15: 129-142.
- Gill, B. D. 1991. Dung beetles in tropical American forests. In I. Hanski & Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle ecology*, pp 211-229. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Halfiter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex.* 5: 1-17.
- Halfiter, G. 1972. Eléments anciens de l'entomofaune Neotropical: Ses implications biogéographiques. In *Biogéographie et Liasons Intercontinentales au Cours du Mésozoïque. 17^e Congr. Int. Zool., Monte-Carlo* 1: 1-40.
- Halfiter, G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Fol. Entomol. Mex.* 35: 1-64.
- Halfiter, G., and W. D. Edmonds. 1982. The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach. Publicaciones del Instituto de Ecología, Mexico City, Mexico.
- Halfiter, G., M. E. Favila, and V. Halfiter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.* 84: 131-156.
- Halfiter, G., and E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Col.: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Howard, R. A., and T. A. Zandoni. 1989. Two atypical examples of seed distribution in the Dominican Republic. *Moscicon* 5: 216-225.
- Howden, H. F., and V. G. Nealis. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-83.
- Howden, H. F., and O. P. Young. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contrib. Amer. Entomol. Inst.* 18: 1-204.
- Hulme, P. E. 1993. Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 269-287.
- Iablokoff-Khnzonian, S. M. 1977. Über die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Entomologische Abhandlungen (Dresden)*, 41: 135-200.
- Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Nat. Hist.* 19: 1087-1111.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rainforest. *J. Ecol.* 85: 431-440.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Morona, S. G. Laurance, R. W. Hutchings, and T. E. Lovejoy. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv. Biol.* 12: 460-464.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology. 2nd Edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

- Lindquist, A. W. 1933. Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 6: 109-125.
- Lumaret, J. P., and N. Stiernet. 1992. Biogeography of dung beetle communities in the western and central Alps (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biogeographia* 16: 425-436.
- Montes de Oca, E., and G. Halfiter. 1999. Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Studies Neotrop. Fauna Environ.* 33: 37-45.
- Morón, M. 1987. The necrophagus Scarabaeinae beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, Mexico: habits and phenology. *Coleop. Bull.* 41: 225-232.
- Peck, S. B. and A. Forsyth. 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Can. J. Zool.* 60: 1624-1634.
- Ratcliffé, B. C. 1980. New species of Coprini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) taken from the pelage of Three Toed Sloths (*Bradypus tridactylus* L.) (Edentata: Bradypodidae) in central Amazonia with a brief commentary on scarab-sloth relationships. *Coleopterists Bulletin* 34: 337-350.
- Reiners, W. A., A. F. Bouwman, W. F. J. Parsons, and M. Keller. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecol. Appl.* 4: 363-377.
- Ribeiro, M. De N. G., and Adis, J. 1984. Local rainfall variability - a potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 9: 305-309.
- Ridsdill-Smith, T. J. & A. A. Kirk. 1985. Selecting dung beetles (Scarabaeidae) from Spain for bush fly control in south western Australia. *Entomophaga* 30: 217-223.
- Shepherd, V. E., and C. A. Chapman. 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *J. Trop. Ecol.* 14: 199-215.
- Sinclair, A. R. E. 1983. The adaptations of African ungulates and their effects on community functions. In F. Bourlière, ed., *Tropical savannas: Ecosystems of the world*, Vol. 13: 401-425. Elsevier, Amsterdam.
- Scholtz, C. H. 1990. Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea. *Journal of Natural History* 24: 1027-1066.
- Sowig, P. 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18: 147-154.
- Sowig, P. 1996. Duration and benefits of biparental brood care in the dung beetle *Onthophagus vacca* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 21: 81-86.
- Tirado Herrera, E. R., K. Vulinec, C. Knogge, and E. W. Heymann. 2002. Sit and wait (for dung to pass by) - an unusual strategy of dung beetles. *Ecotropica* 8: 87-88.
- Vulinec, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* 34: 297-309.
- Vulinec, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomol.* 83: 229-241.
- Vulinec, K. 1999. Dung beetles, monkeys, and seed dispersal in the Brazilian Amazon. Ph.D. Dissertation, University of Florida.
- Wicklów, O. T., R. Kumar, and J. E. Lloyd. 1984. Germination of blue grama seeds buried by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environ. Entomol.* 13: 878-881.
- Young, O. P. 1981. The attraction of Neotropical scarabaeinae to reptile and amphibian fecal material. *Colep. Bull.* 35: 345-348.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Second Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zunino, M. 1985. Las relaciones taxonomicas de los Phanacina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeograficas. *Fól. Entomol. Mex.* 64: 101-115.

SUMÁRIO

Apresentação	5
Sumário	9
Prefácio	11
Autores	13

PARTE I - FAUNA

Crustacea

Branchiura	
José Celso de Oliveira Malta & Angela Varella.....	17
Copepoda parasitas de peixes	
Angela Varella & José Celso de Oliveira Malta.....	21
Syncarida, Peracarida: Mysidacea, Amphipoda, Isopoda: Oniscidea	
Paula Beatriz de Araújo.....	25
Isopoda: Flabellifera: Epicaridea	
José Celso de Oliveira Malta & Angela Varella.....	31
Decapoda	
Célio Magalhães.....	35

Myriapoda

Myriapoda	
Joachim Adis, José Wellington de Moraes & Elizabeth Franklin.....	41

Arachnida

Joachim Adis †, Elizabeth Franklin & José Wellington de Moraes.....	49
---	----

Insecta

Protura	
William Leslie Overal & Nelson Papavero.....	59
Collembola	
Elisiana Pereira de Oliveira.....	63
Ephemeroptera	
Maria José N. Lopes & Elidiomar Ribeiro da Silva.....	71
Plecoptera	
Cláudio Gilberto Froehlich.....	77
Zoraptera	
José Albertino Rafael.....	81
Isoptera	
Adelmar Gomes Bandeira & Christopher Martius.....	85
Membracidae	
Antonio José Creão-Duarte & Albino M. Sakakibara.....	103

Psocoptera	
Augusto Loureiro Henriques & José Albertino Rafael.....	111
Megaloptera	
Neusa Hamada, Ruth Leila Ferreira Keppler & Carlos Augusto Silva de Azevêdo	115
Neuroptera	
Norman D. Penny & Sérgio Freitas.....	121
Passalidae	
Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca.....	127
Scolytinae e Platypodinae	
Raimunda Liege Souza de Abreu.....	137
Trichoptera	
Ana Maria Oliveira Pes & Neusa Hamada.....	145
Sphingidae	
Catarina Silva da Motta.....	153
Simuliidae	
Neusa Hamada & Rosaly Ale-Rocha.....	159
Tabanidae	
Augusto Loureiro Henriques.....	169
Pipunculidae	
José Albertino Rafael.....	179
Tephritidae	
Beatriz Ronchi-Telles.....	183
Ropalomeridae	
Rosaly Ale-Rocha & Ana Paula Marques Costa.....	193

PARTE II - BIOLOGIA E ECOLOGIA

A Araneofauna (Arachnida, Araneae) da Reserva Florestal Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil.	
Alexandre B. Bonaldo, Antônio D. Brescovit, Hubert Höfer, Thierry R. Gasnier & Arno A. Lise...201	
História Natural de Algumas Espécies de Aranhas das Famílias Ctenidae, Pisauridae e Lycosidae na Reserva Ducke: Bases para um Modelo Integrado de Coexistência.	
Thierry R. Gasnier, Hubert Höfer, Martha P. Torres-Sanchez & Clarissa S. Azevedo.....	223
Formigas da Reserva Florestal Ducke: Um Grupo Ainda Pouco Estudado?	
Ana Y. Harada & Suzana M. Ketelhut.....	231
Scarabaeidae (Coleoptera: Lamellicornia) Coprófagos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, Brasil	
Kevina Vulinec, Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca & David J. Mellow.....	249
Arthropoda do Solo: Distribuição Vertical e Abundância	
José Wellington de Moraes & Joachim Adis.....	263
Composição e Abundância de Espécies de Cerambycidae na Reserva Ducke	
Maria das Graças V. Barbosa, Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca, Ubirajara R. Martins.....	287
Riqueza e abundância de espécies de Coleoptera de Serapilheira da Reserva Ducke	
Maria das Graças V. Barbosa, Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca.....	295