

Fabiana Schumacher

**A QUANTIDADE DE ALIMENTO DISPONÍVEL INFLUENCIA  
NO COMPORTAMENTO DE NIDIFICAÇÃO DE *CANTHON  
RUTILANS CYANESCENS* (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)?**

Trabalho apresentado ao Curso de Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina como parte dos requisitos para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Malva Isabel Medina Hernández

Florianópolis  
2017

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

Schumacher, Fabiana  
A QUANTIDADE DE ALIMENTO DISPONÍVEL INFLUENCIA NO  
COMPORTAMENTO DE NIDIFICAÇÃO DE CANTHON RUTILANS  
CYANESCENS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)? / Fabiana  
Schumacher ; orientadora, Malva Isabel Medina Hernández -  
Florianópolis, SC, 2017.  
51 p.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) -  
Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências  
Biológicas. Graduação em Ciências Biológicas.

Inclui referências

1. Ciências Biológicas. 2. Ecologia Comportamental. 3.  
Investimento parental. 4. Sucesso reprodutivo. 5.  
Scarabaeidae. I. Hernández, Malva Isabel Medina. II.  
Universidade Federal de Santa Catarina. Graduação em  
Ciências Biológicas. III. Título.

Fabiana Schumacher

**A QUANTIDADE DE ALIMENTO DISPONÍVEL INFLUENCIA  
NO COMPORTAMENTO DE NIDIFICAÇÃO DE *CANTHON  
RUTILANS CYANESCENS* (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)?**

Trabalho julgado e aprovado em sua forma final pelos membros  
da Banca Examinadora.

Florianópolis, 15 de fevereiro de 2017

---

Dr. Carlos Roberto Zanetti  
Coordenador do Curso

**Banca Examinadora:**

---

Dr<sup>a</sup>. Malva Isabel Medina Hernández  
Orientadora  
ECZ - Universidade Federal de Santa Catarina

---

Dr. Benedito Cortês Lopes  
ECZ - Universidade Federal de Santa Catarina

---

Dr. Renato Hajenius Aché de Freitas  
ECZ - Universidade Federal de Santa Catarina



## **Agradecimentos**

Agradeço todos aqueles que de alguma forma auxiliaram na execução desse trabalho. Primeiramente à minha orientadora Malva, por ter me aceitado mesmo um pouco em cima da hora, por toda a ajuda proporcionada no decorrer do trabalho e pelas ótimas experiências, obrigada.

Agradeço ao pessoal do LECOTA, Victor e Diogo, que auxiliaram nas saídas à campo. Mariah, pela ajuda no laboratório e Maristela, por continuar a cuidar dos meus bichinhos.

Além disso, agradeço ao meu irmão por toda ajuda e por me acompanhar nas saídas de campo, mesmo em finais de semana chuvosos, sem ele este trabalho não seria possível.

Ao meu namorado, por todo apoio quando parecia que as coisas não iam dar certo.

Por fim, agradeço aos meus pais, por serem pacientes, compreensivos e sempre prestativos.



## RESUMO

Os processos evolutivos agem sobre os comportamentos dos animais, favorecendo aqueles que aumentam a chance de sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A intensidade de investimento parental está frequentemente relacionada com o sucesso reprodutivo, existindo um balanço (*trade-off*) entre o número de filhotes e o investimento na prole, pois os organismos possuem tempo e energia limitados. Em muitos animais é observado que pode haver uma variação no investimento parental em resposta ao ambiente e, além disso, o tamanho dos indivíduos também é um fator que influencia na intensidade de investimento parental. Os besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeinae) se alimentam de fezes ou carcaças de animais, formando bolas arredondadas (bolas-alimento) com seu alimento e as rolando para outro local. Para se reproduzir, as bolas-alimento são remodeladas e é onde a fêmea oviposita, formando uma bola-ninho. Portanto, a quantidade de recurso disponível para a larva em desenvolvimento é restrita à quantidade provisionada pelos pais. Em condições naturais, o excremento é um alimento de natureza escassa e transitória, especialmente em ambientes tropicais. Este estudo procurou avaliar a influência tanto do tamanho dos indivíduos como da limitação de alimento no processo de construção de bolas-alimento e bolas-ninho na subespécie *Canthon rutilans cyanescens*. Os experimentos consistiam em variar a quantidade de alimento (1 g e 5 g) ofertada a casais adultos, que foram classificados como “Pequenos” ou “Grandes”, de acordo com seu peso. Foram utilizados 28 casais, 7 de cada tratamento, portanto tanto casais “Pequenos” como “Grandes” receberam quantidades diferentes de alimento (1 g e 5 g). Os resultados mostraram que os casais “Pequenos” construíram um número maior de bolas-alimento do que os “Grandes”, entretanto, essas bolas eram menores em peso, com ambas quantidades de alimento. Em relação às bolas-ninho, os casais “Grandes” construíram uma quantidade maior do que os “Pequenos”, essas bolas-ninho também foram maiores. O tamanho do indivíduo, portanto, afeta o seu investimento na prole e possivelmente no seu sucesso reprodutivo. No estudo também foi observado que ao ser ofertado menos alimento, os indivíduos produzem menor quantidade de bolas-alimento e bolas-ninho com menos peso. Isso indica que alterações ambientais podem influenciar na alimentação e reprodução de *Canthon rutilans cyanescens*.

**Palavras-chave:** Ecologia Comportamental. Comportamento animal.  
*Trade-off.* Investimento parental. Sucesso reprodutivo. Scarabaeidae.

## ABSTRACT

The evolutionary processes act on animal behavior, favoring those that optimize the chance of survival and the reproductive success of the individuals. The intensity of parental investment is often related to reproductive success and there is a trade-off between the number of progeny and the amount of investment per offspring, as the organisms have limited time and energy available. In many organisms a variation in the parental investment can be observed in response to the environment and furthermore the size of the individuals can also be a factor affecting the intensity of parental investment. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) feed on dung or animal carcasses, forming round balls (food balls) with the food and rolling them away. For reproduction, the food balls are remodeled and the female lays an egg in it, forming a brood ball. The amount of resources available for the developing larvae is then restricted to the amount provisioned by the parents. In natural conditions, dung is a scarce and transitory food source, especially in tropical environments. This study sought to evaluate the influence of both individual size and food restriction in the construction of food and brood balls in the species *Canthon rutilans cyanescens*. The experiments consisted in varying the amount of food (1 g and 5 g) offered to adult couples, which were classified as “Small” or “Large” according to their weight. 28 couples were used, 7 for each treatment, meaning both “Small” and “Large” couples received different amounts of food (1 g and 5 g). The results showed that “Small” couples constructed more food balls than “Large” ones, however, these balls were smaller in weight, on both amounts of food. As for the brood balls, “Large” couples constructed a larger amount than “Small” couples and these balls were also larger. Therefore, the size of the individuals affect their investment on the offspring and possibly in their respective reproductive success. In this study it was also observed that when offered less food, the individuals produced a smaller amount of food balls and brood balls with less weight. This indicates that environmental changes might influence feeding and reproduction in *Canthon rutilans cyanescens*..

**Keywords:** Behavioral ecology. Animal behavior. Trade-off. Parental investment. Reproductive success. Scarabaeidae.



## Lista de Figuras

- Figura 1 - Indivíduos de *Canthon rutilans cyanescens*. A: Vista frontal. B: Vista superior..... 24
- Figura 2 - Dimorfismo sexual em *Canthon rutilans cyanescens* na extremidade da perna anterior. A: Fêmea com esporão apical espiniforme. B: Macho, esporão alargado, em forma de espátula... 25
- Figura 3 - Tipos de bolas construídas por *Canthon rutilans cyanescens*. A: Bolas-alimento, arredondadas. B: Bolas-ninho, com formato de pêra. C: Casal ao lado de uma bola-alimento. D: Casal rolando uma bola-ninho..... 29
- Figura 4 - Distribuição do número de bolas-alimento construídas ao serem ofertadas diferentes quantidades de alimento (1 g e 5 g) em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthon rutilans cyanescens*..... 32
- Figura 5 - Peso das bolas-alimento em relação à quantidade de alimento (1 g e 5 g) ofertada em casais Pequenos (A) e Grandes de (B) *Canthon rutilans cyanescens*..... 33
- Figura 6 - Distribuição do número de bolas-ninho construídas ao serem ofertadas diferentes quantidades de alimento (1 g e 5 g) em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthon rutilans cyanescens*..... 35
- Figura 7 - Peso das bolas-ninho em relação à quantidade de alimento (1 g e 5 g) ofertada em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthon rutilans cyanescens*..... 36
- Figura 8 - A: indivíduo infestado por ácaros. B: bola-ninho comida por uma fêmea, com a larva morta dentro..... 37



## Lista de Tabelas

Tabela 1 - Descrição dos tratamentos a serem realizados no experimento: Diferentes quantidades de alimento e tamanhos de indivíduos.....	26
Tabela 2 - Distribuição dos indivíduos coletados nos tratamentos.....	27
Tabela 3 - Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) utilizando distribuição de Poisson para o número de bolas-alimento com as variáveis: Quantidade de alimento oferecida e Tamanho dos casais. Valores significativos (* $p < 0,05$ ; *** $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.....	31
Tabela 4 - Resultado da Análise de Variância (ANOVA) do peso das bolas-alimento em relação às variáveis Quantidade de Alimento (1 g e 5 g) e Tamanho (Casais Pequenos e Grandes). Valores significativos (*** $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.....	32
Tabela 5 - Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) utilizando distribuição de Poisson para o número de bolas-ninho com as variáveis: Quantidade de alimento oferecida e Tamanho dos casais. Valores significativos (* $p < 0,05$ ; *** $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.....	34
Tabela 6 - Resultado da Análise de Variância (ANOVA) do peso das bolas-ninho em relação à quantidade de Alimento (1 g e 5 g) e Tamanho (Casais Pequenos e Grandes). Valores significativos (** $p < 0,01$ ; *** $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.....	35



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	17
<b>2</b>	<b>OBJETIVOS</b> .....	21
2.1	Objetivo geral.....	21
2.2	Objetivos específicos.....	21
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	23
3.1	Coleta de escarabeíneos.....	23
3.2	Triagem e manutenção em laboratório.....	24
3.3	Montagem do experimento.....	25
3.4	Coleta de dados.....	28
3.5	Análise de dados.....	30
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	31
4.1	Quantidade e Peso das bolas-alimento.....	31
4.2	Quantidade e Peso das bolas-ninho.....	34
4.3	Dificuldades encontradas na criação em laboratório.....	37
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	39
<b>6</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	43
<b>7</b>	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	45



## 1. INTRODUÇÃO

A ecologia comportamental é um ramo da Biologia que propõe buscar o valor adaptativo dos comportamentos e compreender as bases ecológicas e evolutivas que os moldaram ao longo do tempo (DEL-CLARO, 2010). Neste contexto, os processos evolutivos são centrais, pois espera-se que a seleção natural favoreça comportamentos que maximizem a chance de sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos (DAVIES et al., 2012). Considerando que os organismos possuem tempo e energia limitados, os recursos devem ser divididos entre as várias funções do indivíduo, de forma que recursos alocados a uma função não podem ser utilizados para outra, constituindo compromissos que, de forma geral, são selecionados ao longo da evolução para permitir o melhor ajustamento individual possível (RICKLEFS, 2010). Esta é a base do conceito de *trade-off*, que é parte integral da história de vida dos organismos.

A contribuição de determinado comportamento para o sucesso reprodutivo influencia diretamente na aptidão ou *fitness* do indivíduo em questão (KREBS & DAVIES, 1997). O investimento parental foi um conceito inicialmente proposto por Robert Trivers (1972, p. 139) que considerava como “qualquer investimento pelos pais em uma prole individual que aumenta a chance da prole sobreviver (e, portanto, o sucesso reprodutivo) à custa da possibilidade dos pais de investir em outra prole”. Se o investimento parental é importante para a sobrevivência ou crescimento da prole, quanto maior for o investimento por filhote, menor será o número de filhotes que poderão ser cuidados por vez. Isso foi primeiramente observado por Lack (1947), entendendo que existe um balaço ou *trade-off* entre o número e o tamanho da prole.

Em 1974, Smith & Fretwell descreveram um modelo matemático propondo analisar o tamanho ótimo de prole. Assumindo que um mínimo de investimento é necessário para a sobrevivência do filhote e que, acima deste nível, a relação entre os recursos envolvidos e o *fitness* da prole é positiva, concluíram que existiria um nível ótimo de investimento parental e que o *fitness* dos pais seria máximo quando investindo igualmente em todos os filhotes. Outros estudos subsequentes apontaram que outros fatores também poderiam influenciar no tamanho ótimo da prole e no investimento parental, como a qualidade dos recursos e a heterogeneidade e imprevisibilidade ambiental (McGINLEY et al., 1987). Neste contexto, a imprevisibilidade ambiental é apontada como favorecendo genótipos que produzem proles de tamanhos variáveis (KISHI & NISHIDA,

2006), o que pode ser visto como uma adaptação a ambientes variáveis (CAPINERA, 1979; McLAIN & MALLARD, 1991; AVELAR, 1993; CHARPENTIER et al., 2012).

Em muitos grupos de animais é observado que fêmeas podem produzir um menor número de uma prole grande em ambientes pobres e um número maior de uma prole pequena em ambientes ricos (CLUTTON-BROCK, 1991; FOX & CZESAK, 2000) como uma forma de lidar com condições adversas. Este *trade-off* pode ser observado em vários grupos de insetos, com estudos focando principalmente na relação entre tamanho e número de ovos (LEATHER & BURNAND, 1987; GARCÍA-BARROS, 1992; WALLIN et al., 1992; LEPRINCE & FOIL, 1993; FOX et al., 1997; GUNTRIP et al., 1997). Muitos estudos também apontam uma relação positiva entre o tamanho das fêmeas e a intensidade de investimento parental (ALCOCK, 1979; PARKER & BEGON, 1986; FORD & SEIGEL, 1989; LARSSON, 1989; GARCÍA-BARROS, 2000). Os insetos da ordem Coleoptera, formada pelos besouros, constituem o grupo com maior número de espécies dentre todos os seres vivos e são interessantes em termos de estudo de tamanho, já que são holometábolos e ao cumprir a metamorfose completa o adulto não vai sofrer mais transformações de tamanho.

Os besouros da Família Scarabaeidae, Subfamília Scarabaeinae são chamados de “rola-bosta”, devido ao seu característico comportamento de formar bolas com seu alimento, que podem ser fezes ou carcaças de animais, e levá-las para outro local (HALFFTER & EDMONDS, 1982). São considerados insetos sub-sociais, visto que pode existir cooperação entre macho e fêmea durante o processo de nidificação e também cuidado parental (HALFFTER, 1997). As bolas construídas pelos casais ou individualmente podem ser de dois tipos: as de formato esférico são chamadas de bolas-alimento e as com formato de pêra são chamadas de bolas-ninho. As bolas-alimento são usadas como depósito de alimento para os adultos e as bolas-ninho são remodeladas a partir de bolas-alimento, onde a fêmea pode ovipositar e onde a larva irá se desenvolver (HALFFTER, 1997). Portanto, a larva fica confinada dentro da bola-ninho e a quantidade de alimento disponível para seu desenvolvimento é limitada à quantidade fornecida pelos pais.

O fornecimento de alimento pelos pais pode então ser considerado uma fonte de influência ambiental e que reflete no *fitness* dos pais e da prole, através dos chamados “efeitos genéticos indiretos”, onde indivíduos de uma geração podem afetar os indivíduos da geração subsequente através do ambiente que proporcionam (WOLF et al.,

1998; HUNT & SIMMONS, 2000). Na presença de quantidades abundantes de excremento e pouca competição, fêmeas podem abastecer bolas-ninho com grande quantidade de alimento. Em contrapartida, quando a quantidade de excremento é limitada ou existem altos níveis de competição, isso poderia resultar em uma quantidade limitada de alimento que pode ser utilizada para reprodução (SCHOLTZ, 2009a). Isso pode ocasionar uma compensação entre o número total de bolas-ninho para as quais é possível fornecer alimento e a média de alimento disponível individualmente para cada bola-ninho (SCHOLTZ, 2009b), o que possivelmente afeta o tamanho do indivíduo gerado (LEE & PENG, 1981; MOCSEK, 1998; HUNT & SIMMONS, 2000, 2002; KRYGER et al., 2006).

Em ambientes naturais, os besouros rola-bosta encontram excrementos de variadas qualidades, sendo um alimento de natureza escassa e transitória. Isso é especialmente observado em ambientes tropicais, pois a combinação de altas temperaturas e chuvas acelera a decomposição (GILL, 1991). Além disso, florestas tropicais tendem a possuir uma baixa densidade e biomassa de grandes mamíferos (HALFFTER & MATTHEWS, 1966). A competição por recursos também é freqüente, evidenciada tanto pela alta taxa de imigração de besouros para armadilhas (HANSKI & CAMBEFORT, 1991) como em observações de campo, onde podem ocorrer em grupos concentrados tanto temporal quanto espacialmente (BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978).

Portanto, o que se observa é que muitas das principais características de Scarabaeinae demonstram uma tendência evolutiva em direção a adaptações fenotípicas e comportamentais para a exploração eficiente das fezes e como resposta a altas taxas de competição (HALFFTER & EDMONDS, 1982). Assim, tanto a competição na fonte alimentar quanto o tempo em que o excremento fica disponível são fatores limitantes no processo de construção de bolas-alimento e bolas-ninho. Desta forma, é possível que exista um controle comportamental que funcione como uma tentativa de minimizar os efeitos da variação ambiental encontrada por esses organismos, considerando que a quantidade de alimento fornecida pelos pais através da construção da bola-ninho pode influenciar o tamanho dos filhotes e que é postulado que indivíduos machos maiores podem ter maior sucesso reprodutivo (HUNT & SIMMONS, 2001; CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2008; CHAMORRO-FLORESCANO et al., 2011) e que fêmeas maiores possuem maior sobrevivência e fecundidade (HUNT et al., 2002).

Portanto, este estudo visa avaliar tanto a influência do tamanho dos indivíduos como a de condições adversas — neste caso a limitação de alimento— no processo de construção de bolas-alimento e de bolas-ninho da subespécie de Scarabaeinae *Canthon rutilans cyanescens*. Caso seja observado que exista uma variação de comportamento das fêmeas em resposta ao ambiente, seria provável que isso afetasse o comportamento de nidificação e o desenvolvimento larval, assim como o tamanho dos adultos nascidos da geração filial, o que poderia parcialmente explicar a grande variação de tamanho corporal encontrada nesta subespécie. A hipótese do trabalho é de que quando a qualidade ambiental diminui, ou seja, há menos oferta de alimento, o comportamento das fêmeas possa se modificar para tentar compensar essa alteração ambiental, podendo fazer uma menor quantidade de bolas-ninho de um tamanho padrão ou uma mesma quantidade de bolas-ninho de menores tamanhos.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo geral

O objetivo deste estudo é avaliar a influência da quantidade de recurso alimentar disponível e do tamanho dos pais sobre o número e o tamanho das bolas-alimento e das bolas-ninho feitas pelos besouros da subespécie *Canthon rutilans cyanescens* para verificar se existe uma compensação entre o número de bolas-ninho e o tamanho das mesmas (peso).

### 2.2 Objetivos específicos

- Avaliar se a disponibilidade de alimento oferecida influencia na quantidade e no tamanho das bolas-alimento.
- Analisar se existe influência do tamanho dos pais na quantidade e no tamanho das bolas-ninho.



### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Coleta de escarabeíneos

As coletas foram realizadas em dois locais com vegetação de Mata Atlântica dentro do município de Florianópolis, na Ilha de Santa Catarina, Brasil: na Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD), localizada em 27°31'56" S e 48°30'44" O e no Parque Municipal da Lagoa do Peri, localizado em 27°43'02" S e 48°30'37" O, durante os meses de setembro e outubro de 2016.

Para a coleta foram utilizadas armadilhas de queda para insetos vivos que consistiam em potes plásticos (8 cm de altura e 15 cm de diâmetro), com furos na base para escoamento de água, que eram enterrados ao nível do solo, preenchidos com 5 cm de terra do próprio local e iscados com fezes de cachorro doméstico advindas do Biotério Central da UFSC. Por fim, eram tampadas com tampas recortadas para permitir a entrada dos indivíduos.

Foram instaladas 10 armadilhas na Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD) e 10 no Parque Municipal da Lagoa do Peri, totalizando 20 armadilhas no total. As mesmas eram dispostas ao longo de uma trilha de 500 m, sendo que em cada ponto eram instaladas duas ou três armadilhas a uma distância de aproximadamente 10 metros uma da outra. Durante a manhã eram colocadas as iscas e após 48 horas as armadilhas eram verificadas e os indivíduos de *Canthon rutilans cyanescens* eram identificados pelas suas características morfológicas (Figura 1) e logo coletados, enquanto besouros de outras espécies eram devolvidos ao mesmo local.

Figura 1 - Indivíduos de *Canthon rutilans cyanescens*. A: vista frontal. B: vista superior.

A)



B)



Fonte: Fotos da autora

Os animais coletados eram colocados juntos em um pote fechado e preenchido com terra, e transportados para a sala de criação do Laboratório de Ecologia Terrestre Animal do Departamento de Ecologia e Zoologia (LECOTA/ECZ), Centro de Ciências Biológicas (CCB), da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC).

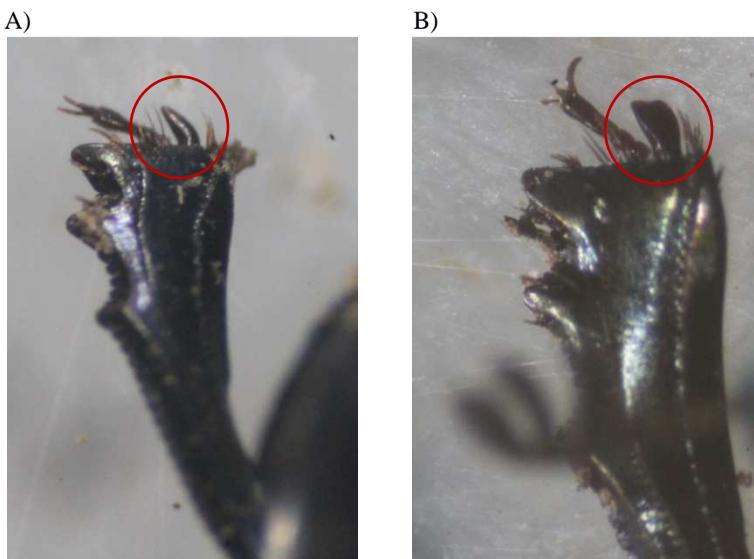
### 3.2 Triagem e manutenção em laboratório

No laboratório, os insetos foram mantidos sob temperatura constante de 24°C, fotoperíodo de 12 horas (7 h às 19 h) e umidade relativa do ar em 70%. Os indivíduos eram sexados, pesados e foram mantidos individualizados em potes separados (8 x 11 x 6 cm) até o início do experimento. Para tanto e também no decorrer do experimento, foi utilizada uma balança analítica Adventurer – OHAUS, com precisão de 0,0001 g. Os potes eram preenchidos com cerca de 3 cm de terra semi-esterilizada em forno micro-ondas e os animais alimentados duas vezes por semana com fezes de cachorro doméstico enquanto que a terra era umidificada uma vez por semana.

Para a sexagem foi utilizada uma lupa estereoscópica, pois o dimorfismo sexual é encontrado na ponta das pernas anteriores: as fêmeas possuem o esporão apical espiniforme, afilado, enquanto que nos machos o esporão é alargado, em forma de espátula (HALFFTER & MARTINEZ, 1997) (Figura 2). Os indivíduos que possuíam essa parte

desgastada ou quebrada, não permitindo a identificação, não foram incluídos no experimento. Também foi observada a idade dos indivíduos, com base em dois parâmetros: brilho do élitro e desgaste da tíbia, neste caso indivíduos considerados velhos também não foram incluídos.

Figura 2 - Dimorfismo sexual em *Canthon rutilans cyanescens* observado na extremidade da perna anterior. A: Fêmea, esporão apical espiniforme. B: Macho, esporão alargado, em forma de espátula.



Fonte: Fotos da autora

### 3.3 Montagem do experimento

Para o experimento, os casais foram realocados e mantidos em potes maiores (10 cm de altura e 13 cm de diâmetro). Os potes eram preenchidos com 5 cm de terra semi-esterilizada em forno micro-ondas e eram dispostos de forma aleatória nas prateleiras do laboratório. Os casais eram alimentados duas vezes por semana com fezes de cachorro doméstico e a terra umidificada uma vez por semana.

Para identificar os indivíduos por tamanho, todos foram novamente pesados, no mesmo dia, para evitar que flutuações de peso durante o tempo em que permaneceram no laboratório influenciassem na montagem do experimento.

Os experimentos consistiram em variar a quantidade de alimento ofertada a casais adultos para alimentação e nidificação. Era ofertado, respectivamente, 1 g e 5 g de fezes de cachorro doméstico para cada casal, a escolha do tipo de alimento e da quantidade foi baseada em um trabalho anterior realizado no laboratório (WUERGES, 2016), no qual se observou que com 5 g de excremento de cachorro doméstico por casal havia excedente alimentar. Além disso, o fator tamanho dos indivíduos foi avaliado nos experimentos. Portanto, foram realizados quatro tratamentos com sete réplicas cada, como mostra a Tabela 1.

Tabela 1 - Descrição dos tratamentos a serem realizados no experimento: Diferentes quantidades de alimento e tamanhos de indivíduos.

<b>Tratamento</b>	<b>Tamanho</b>	<b>Número de Fêmeas</b>	<b>Número de Machos</b>
1 g	Pequeno	7	7
5 g	Pequeno	7	7
1 g	Grande	7	7
5 g	Grande	7	7

Com base nos dados de sexo e peso de cada indivíduo, foi montada uma tabela onde os indivíduos foram organizados em ordem crescente de peso e formados casais equivalentes de tamanho, podendo haver uma diferença de no máximo 0,02 g entre o mesmo casal. Os 14 casais menores foram considerados como “Pequenos” e os maiores como “Grandes”. Com isso, os tratamentos em relação a quantidade de alimento foram distribuídos ao longo dos tamanhos (Tabela 2).

Tabela 2 - Distribuição dos indivíduos coletados nos tratamentos.

<b>Casal</b>	<b>Peso da Fêmea (g)</b>	<b>Peso do Macho (g)</b>	<b>Tamanho</b>	<b>Tratamento</b>
1	0,08	0,10	Pequeno	1 g
1	0,10	0,10	Pequeno	5 g
2	0,11	0,11	Pequeno	1 g
2	0,11	0,11	Pequeno	5 g
3	0,12	0,12	Pequeno	1 g
3	0,12	0,12	Pequeno	5 g
4	0,12	0,12	Pequeno	1 g
4	0,12	0,12	Pequeno	5 g
5	0,13	0,12	Pequeno	1 g
5	0,13	0,14	Pequeno	5 g
6	0,14	0,14	Pequeno	1 g
6	0,14	0,14	Pequeno	5 g
7	0,14	0,15	Pequeno	1 g
7	0,14	0,14	Pequeno	5 g
8	0,15	0,17	Grande	1 g
8	0,15	0,17	Grande	5 g
9	0,15	0,17	Grande	1 g
9	0,16	0,17	Grande	5 g
10	0,17	0,18	Grande	1 g
10	0,17	0,18	Grande	5 g
11	0,17	0,18	Grande	1 g
11	0,17	0,19	Grande	5 g
12	0,18	0,19	Grande	1 g
12	0,19	0,20	Grande	5 g
13	0,19	0,20	Grande	1 g
13	0,20	0,21	Grande	5 g
14	0,20	0,21	Grande	1 g
14	0,20	0,21	Grande	5 g

### 3.4 Coleta de dados

O experimento teve início no dia 07 de outubro de 2016 e a coleta de dados foi realizada duas vezes por semana, sendo mantida até o dia 18 de novembro de 2016, portando foram obtidas 12 medidas durante os meses de outubro e novembro. As medidas obtidas em cada evento de coleta de dados foram as seguintes para cada casal: número e peso de bolas-alimento (Figura 3, A), número e peso de bolas-ninho (Figura 3, B).

Para controlar a proliferação de ácaros, em todos os eventos de alimentação era realizada a limpeza dos indivíduos, com o auxílio de uma agulha. Outros procedimentos como a limpeza de fungos das bolas-alimento e bolas-ninho, também eram realizados quando necessário, raspando o excesso com uma agulha.

Foram anotados os dados dos indivíduos que morriam, como o sexo e data da morte. Somente um indivíduo (macho) que participava do experimento morreu durante o tempo de coleta de dados, o mesmo foi substituído por outro macho de mesmo peso, que estava sendo mantido sob as mesmas condições no laboratório.

Figura 3 - Tipos de bolas construídas por *Canthon rutilans cyanescens*. A: Bolas-alimento, arredondadas. B: Bolas-ninho, com formato de pêra. C: Casal ao lado de uma bola-alimento. D: Casal rolando uma bola-ninho.

A)



B)



C)



D)



Fonte: Fotos da autora

### 3.5 Análise de dados

Os dados foram organizados utilizando o software Microsoft Excel 2007. A análise estatística foi feita utilizando o software R. Para comparar os dados em relação ao número de bolas-ninho e alimento produzidas por casal foi utilizado um Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição de Poisson, devido ao fato de que os dados possuíam uma distribuição assimétrica à esquerda, o que foi observado através de um histograma. Para testar a diferença entre os pesos das bolas com os diferentes tratamentos foram feitas Análises de Variância (ANOVA), verificando se existiam diferenças significativas no peso das bolas realizadas por casais com diferentes tamanhos e alimentados com diferentes quantidades de alimento. Os dados de peso das bolas-alimento e bolas-ninho apresentaram distribuição Normal.

## 4. RESULTADOS

Foi coletado um total de 77 besouros de *Canthon rutilans cyanescens*, sendo 30 fêmeas, 37 machos e 10 indivíduos que não puderam ser identificados. Para o experimento foram utilizados 28 fêmeas e 28 machos, formando 14 casais de cada grupo de tamanho.

### 4.1 Quantidade e Peso das Bolas-alimento

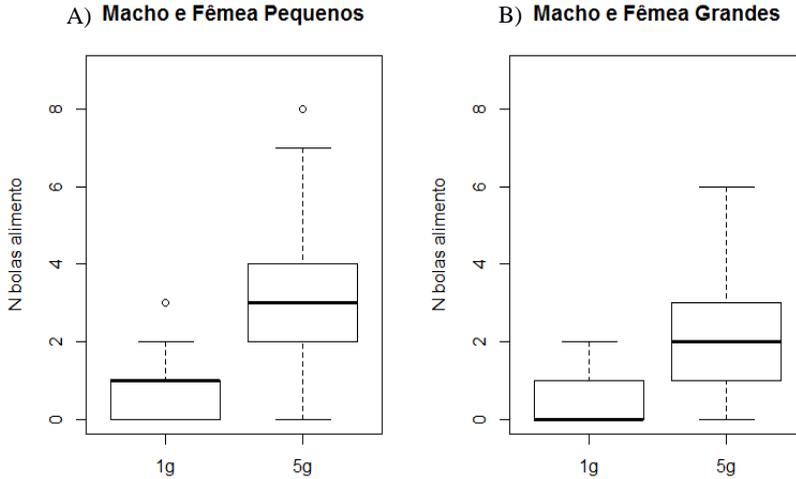
Observou-se que o comportamento de construção de bolas-alimento esteve presente em todos os casais no decorrer do experimento. O resultado do GLM demonstrou que o número de bolas-alimento produzidas com 5 g de alimento foi maior em relação a 1 g de alimento, considerando tanto os casais Pequenos como os Grandes. A mesma análise também demonstrou que os casais Pequenos produziram um número maior de bolas-alimento do que os casais Grandes (Tabela 3). Não houve interação entre as variáveis Quantidade de alimento e Tamanho dos casais, mostrando que ambas variáveis não dependem entre si (Tabela 3).

Tabela 3 - Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) utilizando distribuição de Poisson para o número de bolas-alimento com as variáveis: Quantidade de alimento oferecida e Tamanho dos casais. Valores significativos (\* $p < 0,05$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.

	<b>Estimativa</b>	<b>Erro padrão</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
(Intercepto)	-0,71	0,15	-4,59	<0,001 ***
Alimento (5 g – 1 g)	1,53	0,17	8,94	<0,001 ***
Tamanho (P - G)	0,39	0,2	1,97	<0,049 *
Alimento x Tamanho	-0,15	0,22	-0,74	0,462

Os casais pequenos tiveram uma mediana de 1 bola-alimento quando alimentados com 1 g e 3 bolas alimento quando alimentados com 5 g (Figura 4, A). Nos casais Grandes a mediana foi de 0 bolas-alimento quando alimentados com 1 g e 2 bolas-alimento quando alimentados com 5 g (Figura 4, B).

Figura 4 - Distribuição do número de bolas-alimento construídas ao serem ofertadas diferentes quantidades de alimento (1 g e 5 g) em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthon rutilans cyaneescens*.



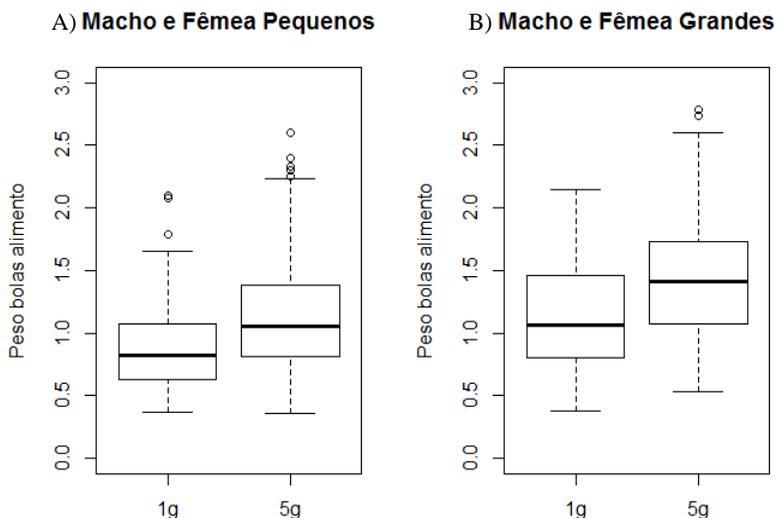
O resultado da análise de variância para o peso das bolas-alimento mostrou que o peso das bolas-alimento foi maior naqueles casais alimentados com 5 g do que os alimentados com 1 g e também foi maior nos casais Grandes do que nos Pequenos. Também não houve neste caso interação entre as variáveis Quantidade de Alimento e Tamanho dos Indivíduos (Tabela 4).

Tabela 4 - Resultado da Análise de Variância (ANOVA) do peso das bolas-alimento em relação às variáveis Quantidade de Alimento (1 g e 5 g) e Tamanho (Casais Pequenos e Grandes). Valores significativos (\*\*\*) $p < 0,001$  indicam diferenças entre as variáveis.

	GL	Soma dos Quadrados	Quad. Médios	F	P
Alimento (5 g – 1 g)	1	5,93	5,93	27,64	<0,001 ***
Tamanho (G-P)	1	11,34	11,34	52,83	<0,001 ***
Alim. x Tam.	1	0,10	0,10	0,46	0,496
Resíduo	529	113,56	0,21		

A média de peso das bolas-alimento construídas pelos casais Pequenos foi de 0,90 g quando alimentados com 1 g de recurso e foi de 1,12 g com 5 g de recurso (Figura 5, A). Nos casais grandes, a média foi de 1,13 g quando alimentados com 1 g de recurso e de 1,43 g com 5 g de recurso (Figura 5, B).

Figura 5 - Peso das bolas-alimento em relação à quantidade de alimento (1 g e 5 g) ofertada em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthion rutilans cyaneus*.



O total de recurso de ofertado ao longo do experimento foi 84 g para todos os casais alimentados com 1 g e 420 g para aqueles alimentados com 5 g, já que foi ofertada doze vezes a mesma quantidade de recurso. Observando-se a soma total dos pesos das bolas-alimento, os casais Pequenos produziram a partir disso um total de bolas-alimento que pesaram 54,0 g quando alimentados com 1 g (a média por casal da soma das bolas-alimento foi de 7,71 g) e 272,3 g quando alimentados com 5 g (média de 38,89 por casal). Portanto, a relação entre a soma total do peso das bolas-alimento e o peso do alimento ofertado foi para ambos os grupos de 64%. Nos casais Grandes, o peso total das bolas-alimento foi de 46,62 g quando alimentados com 1 g de alimento (média de 6,66 g) e de 274,53 g quando alimentados com 5 g (média de 39,21), utilizando respectivamente para cada grupo 55% e 65% do alimento ofertado.

## 4.2 Quantidade e Peso das bolas-ninho

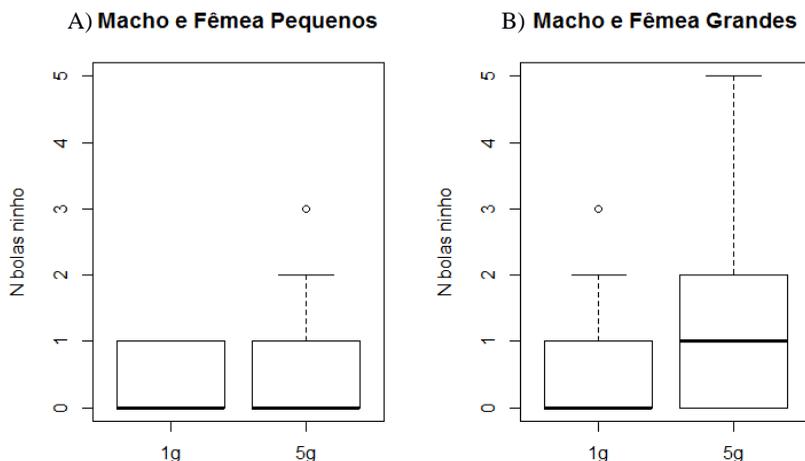
O resultado do GLM utilizando distribuição de Poisson demonstrou que, em relação ao intercepto (1 g de alimento), o número de bolas-ninho produzidas com 5 g de alimento foi maior, em casais Pequenos e Grandes (Tabela 5). A análise também indicou que os casais Pequenos construíram um número menor de bolas-ninho do que os casais grandes, nas duas quantidades de alimento (Tabela 5).

Tabela 5 - Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) utilizando distribuição de Poisson para o número de bolas-ninho com as variáveis: Quantidade de alimento oferecida e Tamanho dos casais. Valores significativos (\* $p < 0,05$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.

	<b>Estimativa</b>	<b>Erro padrão</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
(Intercepto)	-0,74	0,15	-4,69	<0,001***
Alimento (5 g – 1 g)	0,76	0,19	4	<0,001***
Tamanho (P - G)	-0,59	0,26	-2,2	0,0243 *
Alimento x Tamanho	0,30	0,31	0,96	0,3333

Nos casais pequenos (Figura 6, A), o comportamento de construção de bola-ninho esteve presente em cinco dos sete casais alimentados com 1 g, embora a mediana se apresente com 0 bolas-ninho. Dentre os sete casais pequenos alimentados com 5 g, seis produziram bolas-ninho, neste caso a mediana também foi 0. Nos casais grandes (Figura 6, B), seis dos sete casais alimentados com 1 g produziram bolas-ninho e novamente a mediana deste grupo foi de 0 bolas-ninho. Daqueles alimentados com 5 g, todos produziram bolas-ninho, sendo que a mediana foi de 1.

Figura 6 - Distribuição do número de bolas-ninho construídas ao serem ofertadas diferentes quantidades de alimento (1 g e 5 g) em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthon rutilans cyanescens*.



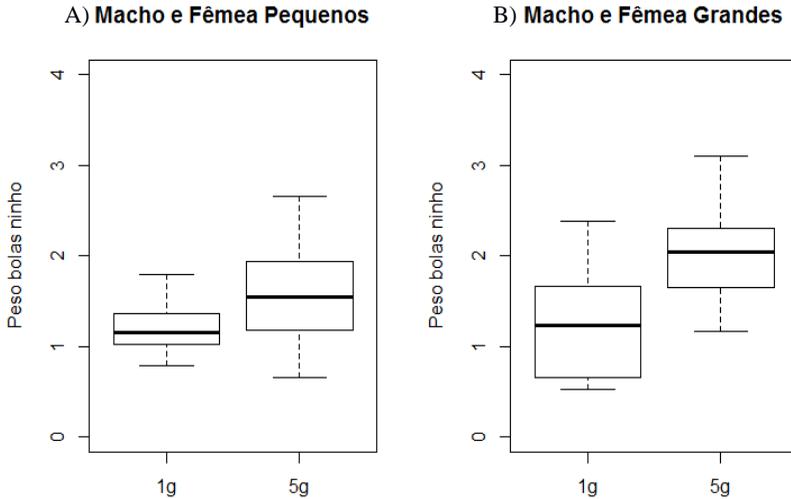
O resultado da análise de variância (ANOVA) do peso das bolas-ninho demonstrou que houve diferença significativa entre o peso daquelas construídas com 1 g e 5 g (Tabela 6). A análise demonstrou que houve diferença no peso das bolas-ninho construídas pelos casais Pequenos e Grandes quando alimentados com 5 g. Entretanto, houve interação entre os tratamentos, pois não houve influência do Tamanho dos indivíduos no peso das bolas-ninho quando alimentados com 1 g e houve quando alimentados com 5 g (Tabela 6).

Tabela 6 - Resultado da Análise de Variância (ANOVA) do peso das bolas-ninho em relação à quantidade de Alimento (1g e 5g) e Tamanho (Casais Pequenos e Grandes). Valores significativos (\*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ) indicam diferenças entre as variáveis.

	GI	Soma dos Quadrados	Quad. Médios	F	P
Alimento (5 g – 1 g)	1	16,01	16	67,54	<0,001***
Tamanho (G-P)	1	4,62	4,61	19,49	<0,001***
Alim. x Tam.	1	1,76	1,76	7,43	<0,006**
Resíduos	208	49,29	0,23		

A média de peso das bolas-ninho construídas pelos casais Pequenos foi de 1,21 g quando alimentados com 1 g de recurso e de 1,58 g com 5 g de recurso (Figura 7, A). Nos casais Grandes, a média foi de 1,22 g quando alimentados com 1 g de recurso e de 2 g com 5 g de recurso (Figura 7, B).

Figura 7 - Peso das bolas-ninho em relação à quantidade de alimento (1 g e 5 g) ofertada em casais Pequenos (A) e Grandes (B) de *Canthon rutilans cyanescens*.



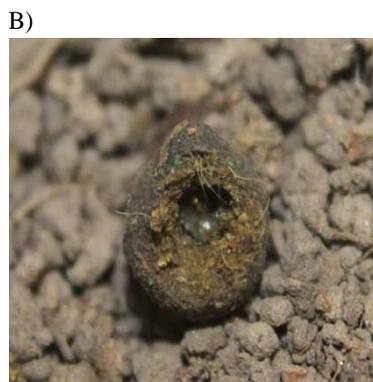
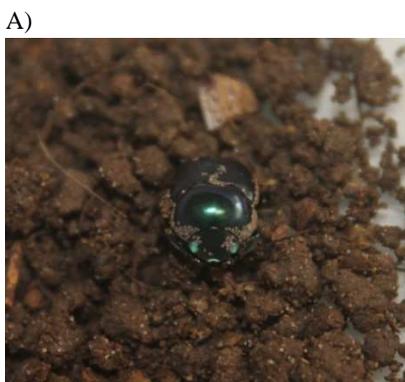
Do total de recurso ofertado ao longo do experimento (84 g para 1 g e 420 g para 5 g), foi produzida uma soma total dos pesos das bolas-ninho para os casais Pequenos de 26,83 g quando alimentados com 1 g de alimento (média de 5,36 g), já para os alimentados com 5 g a soma total do peso das bolas-ninho foi de 101,5 g (média de 16,91 g). Estes valores representam, respectivamente, 31,9% e 24,1% do total de alimento ofertado investido em bolas-ninho. Nos casais Grandes, o peso total das bolas-ninho foi de 48,87 g quando alimentados com 1 g de alimento (média de 8,14 g) e de 172,25 g quando alimentados com 5 g de alimento (média de 24,30 g), sendo utilizado, respectivamente, 58% e 41% do recurso ofertado.

### 4.3 Dificuldades encontradas na criação em laboratório

Apesar da limpeza dos indivíduos ter sido realizada constantemente, a infestação por ácaros foi freqüente (Figura 8, A). Foi observado que isso ocorreu principalmente naqueles alimentados com 5g de alimento, mas não exclusivamente.

No decorrer do experimento não nasceram filhotes, apesar de terem sido construídas muitas bolas-ninho. Também foram encontradas muitas bolas-ninho parcialmente comidas, mesmo naqueles alimentados com mais alimento. Um desses casos foi registrado com uma fêmea que não participou do experimento e que permaneceu sozinha, se alimentando da própria bola-ninho (Figura 8, B).

Figura 8 - A: indivíduo infestado por ácaros. B: bola-ninho comida por uma fêmea, com a larva morta dentro.



Fonte: Fotos da autora



## 5. DISCUSSÃO

A plasticidade fenotípica do tamanho de insetos adultos é um fenômeno bem conhecido e, em besouros rola-bosta, de maneira geral é suposto que seja um resultado da quantidade de alimento disponível para a larva em desenvolvimento, ou seja, o tamanho da bola-ninho geralmente está relacionado ao tamanho do indivíduo gerado (HUNT & SIMMONS, 2002; SCHOLTZ, 2009b). Neste estudo observou-se que tanto a limitação na quantidade de alimento disponível como o tamanho dos indivíduos teve conseqüências para o peso das bolas-ninho construídas.

Como não foi possível a geração de filhotes no tempo do experimento, não há dados diretos sobre a influência do tamanho dos pais e das bolas-ninho no tamanho dos filhotes em *Canthon rutilans cyanescens*. Entretanto, muitos estudos com outras espécies mostram que existe uma relação positiva entre o peso das bolas-ninho e o tamanho dos indivíduos nascidos. Em *Onthophagus gazella*, Lee & Peng (1981) demonstraram que quando uma prole produzida por pais grandes ou pequenos eram provisionadas com bolas-ninho características de pais pequenos ou grandes, respectivamente, o seu tamanho ao emergirem refletia o tamanho da bola-ninho e não o tamanho dos parentais. Similarmente, Mocsek (1998), estudando o polifenismo de chifre em *Onthophagus taurus*, observou que um aumento de peso das bolas-ninho estava relacionado com o desenvolvimento de adultos maiores, em dois tipos de excremento diferentes. Na espécie *Circellium bacchus* os adultos possuem grande variação de tamanho (22,0-47,0 mm), o que parece ser uma conseqüência direta da quantidade de alimento disponível para a larva em desenvolvimento (KRYGER et al., 2006).

Considerando que indivíduos machos maiores possuem vantagens nas lutas por comida e fêmeas (HUNT & SIMMONS, 2001; CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2008; CHAMORRO-FLORESCANO et al., 2011) e que fêmeas maiores possuem maior sobrevivência e fecundidade (HUNT et al., 2002), esperar-se-ia que a seleção natural atuasse de forma a favorecer indivíduos maiores. Entretanto, o que se observa é uma variação grande no tamanho dos indivíduos desta subespécie. Os resultados deste trabalho indicam que a quantidade de alimento disponível pode ser parcialmente responsável pela manutenção desta variação de tamanho, com bolas menores resultando em indivíduos menores que por sua vez constroem bolas ainda menores.

Os resultados do presente estudo mostraram que ao ser ofertado uma maior quantidade de alimento, os indivíduos de *Canthon rutilans*

*cyanescens* foram capazes de obter um melhor aproveitamento em relação à alimentação, visto que produziram um número maior de bolas-alimento com uma média de peso maior. Entretanto, não houve mortalidade em indivíduos alimentados com menos alimento, o que indica que os indivíduos desta subespécie podem ser capazes de sobreviver com pouca quantidade de alimento. Sabe-se que para se alimentar, os indivíduos do gênero *Canthon* podem apresentar dois tipos de comportamento: cavar para dentro ou logo abaixo do alimento e se alimentar diretamente dele ou bem começar a construir uma bola para guardar o alimento (HALFFTER & MATTHEWS, 1966).

Foi possível observar no experimento que indivíduos menores tentam compensar o fato de construírem bolas menores que os grandes produzindo uma quantidade maior de bolas-alimento. No entanto, é provável que construir uma bola maior seja mais vantajoso do que construir mais bolas pequenas, pois a realocação do alimento para outro local é uma importante estratégia para um melhor aproveitamento do alimento, evitando a competição no local, assim como a predação (SHOLTZ, 2009c). Além disso, a bola-alimento pode ser transformada posteriormente em bola-ninho, então a construção de bolas maiores deve favorecer o sucesso reprodutivo.

Foi observado tanto para o peso das bolas-alimento quanto das bolas-ninho, que os casais grandes construíram bolas mais pesadas. Outros estudos realizados com escarabeíneos trazem resultados semelhantes: tanto fêmeas quanto machos de *Kheper nigroaeneus* apresentam uma relação positiva entre o tamanho do corpo, medido na largura do pronoto, e o diâmetro da bola-alimento que rolam (TOMKINS et al., 1999). Em relação à construção de bolas-ninho, na espécie *Onthophagus atripennis* existe uma relação positiva entre o tamanho da fêmea e o tamanho da bola-ninho construída por um casal (KISHI, 2014). Hunt & Simmons (2000) observaram que em *Onthophagus taurus* o peso das bolas-ninho aumentava linearmente com o peso das fêmeas e Lee & Peng (1981) que pais maiores de *Onthophagus gazella* produzem bolas-ninho com maior peso.

Isso pode ocorrer devido a limitações físicas que indivíduos pequenos podem ter em construir e rolar bolas maiores (SHOLTZ, 2009a; KISHI, 2014), considerando que as pernas medianas e traseiras são utilizadas para medir a porção do alimento e construir a bola (HALFFTER & MATTHEWS, 1966). O tamanho da bola também pode refletir a habilidade competitiva, já que indivíduos machos maiores tendem a ganhar os conflitos (HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979; CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2008; CHAMORRO-

FLORESCANO et al., 2011). Então, indivíduos maiores são capazes de construir bolas maiores do que indivíduos pequenos e, além disso, têm menos chance de perder suas bolas em conflitos com outros machos (TOMKINS et al., 1999; PALAU, 2015). Além disso, os resultados deste trabalho mostraram que em relação à construção de bolas-ninho, os indivíduos maiores obtiveram um maior aproveitamento, construíram mais bolas-ninho e com maior peso (exceto naqueles alimentados com 1 g), mostrando que nesta subespécie indivíduos maiores investem mais na prole e possivelmente também possuem maior sucesso reprodutivo. Tanto casais pequenos e grandes construíram bolas-ninho de peso semelhante ao serem alimentados com menos alimento. Isto pode ter ocorrido pois 1 g de recurso pode ter sido uma quantidade muito limitante de alimento para reprodução, pois são utilizados mais recursos do que para a alimentação.

Em relação à construção de bolas-ninho, foi observado que para todos os casais, quando alimentados com menos alimento, foram construídas menos bolas-ninho com menor peso do que quando alimentados com mais alimento, confirmando que o comportamento pode ser modificado de acordo com o ambiente. O mesmo foi observado por Hunt e col. (2002), que observaram que o número e peso das bolas-ninho em *Onthophagus taurus* aumentavam com a disponibilidade de alimento, entretanto, isso estava negativamente relacionado com a longevidade das fêmeas, o que não foi observado no presente estudo. Caso fosse observado que isso também se aplica à fêmeas de *Canthon rutilans cyanescens*, isso poderia indicar que as fêmeas continuam a maximizar o esforço reprodutivo atual conforme a disponibilidade de alimento, mesmo que isso tenha um custo para sua sobrevivência futura. Isso pode acontecer em espécies com oportunidades limitadas de reprodução, como possivelmente é o caso para espécies de besouros rola-bosta em florestas tropicais (GILL, 1991).

Alternativamente, em relação à imprevisibilidade do recurso, Favila (1993) observou que ao ofertar alimento de forma irregular para *Canthon cyanellus cyanellus*, 15 g em um dia aleatório da semana para um grupo e 5 g a cada três dias para outro grupo, o sucesso reprodutivo das fêmeas foi o mesmo nos dois tratamentos, pois fizeram um número semelhante de bolas-ninho e não houve diferença na sobrevivência das crias, mostrando a adaptação das espécie à natureza efêmera do recurso.

A presença ou ausência de abundantes fontes de excremento é um dos principais fatores que determinam a presença de muitas espécies de Scarabeinae em alguns biomas, levando em consideração que é a fonte de alimento tanto para larvas como para adultos (HALFFTER & MATTHEWS, 1966). A crescente perda de habitats em decorrência do

aumento da atividade humana afeta severamente a biodiversidade. Existe uma diminuição da riqueza de escarabeíneos, associada ao declínio de grandes mamíferos, devido à falta de recursos alimentares (NICHOLS et al., 2009; BOGONI et al., 2016). Andresen (2003) observou que, em média, o tamanho do corpo de besouros diminui com a diminuição dos tamanhos de fragmentos florestais e dentro do mesmo gênero, as espécies de maior tamanho corporal são mais afetadas quando os ambientes são degradados, levando à extinção local das mesmas (GARDNER et al.; 2008). As condições ambientais também podem variar drasticamente em curtos períodos de tempo e isso pode afetar a disponibilidade de excremento e aumentar a competição (SHOLTZ, 2009c). Em *Scarabaeus sacer* foi observado que o tamanho das bolas diminui com altos níveis de competição (HEYMONS & LENGKERKEN, 1929, apud HALFFTER et al., 2011), assim como em *Kheper nigroaeneus* (YBARRONDO & HEINRICH, 1996). Ao estudar duas populações de *Onthophagus taurus*, uma na Austrália Ocidental, onde a competição por excremento é alta, e outra recém-introduzida nos Estados Unidos, onde há pouca competição, Beckers e col. (2015) observaram divergências em várias características da história de vida, como tamanho de corpo, número de bolas-ninho e tempo de desenvolvimento das larvas, sugerindo que divergências populacionais podem também ser mediadas por mecanismos proximais.

Como as fontes de alimento para este grupo são efêmeras e podem ser escassas, era esperado que estes animais tivessem uma resposta adaptativa a essa situação. O tempo decorrido no presente experimento, embora curto, mostrou mudanças no comportamento dos indivíduos, mostrando que as condições ambientais podem ter influência nos processos de alimentação e reprodução de *Canthon rutilans cyanescens*, inclusive sendo influenciado pelo tamanho corporal dos indivíduos, podendo afetar as relações de competição intraespecífica, no investimento parental e na dinâmica populacional desta subespécie.

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O tamanho corporal dos indivíduos de *Canthon rutilans cyanescens* afeta o comportamento de alimentação e nidificação, pois indivíduos menores constroem bolas-alimento e bolas-ninho menores que indivíduos grandes. Isso pode afetar o *fitness* do indivíduo, pois a construção de uma bola maior deve ser mais vantajosa do que várias bolas menores, considerando que o comportamento de construção e realocação de bolas-alimento é uma importante estratégia para evitar a competição no local e a predação. As bolas-alimento são posteriormente transformadas em bolas-ninho e estão diretamente relacionadas com o tamanho da prole gerada, visto que são a única fonte de alimento da larva. O tamanho do indivíduo, portanto, afeta o seu investimento na prole.

No presente estudo também foi observado que ao ser ofertada uma menor quantidade de alimento, indivíduos de *Canthon rutilans cyanescens* produzem bolas-alimento e bolas-ninho com menor peso. Isso indica que alterações ambientais e indisponibilidade de alimento influenciam na quantidade de alimento que os pais provisionam para a prole nas bolas-ninho. Como o peso das bolas-ninho em muitas espécies está relacionado com o tamanho dos indivíduos gerados, essas influências ambientais podem ser parcialmente responsáveis pela manutenção da variação de tamanho encontrada nesta subespécie, resultando em indivíduos menores, que por sua vez, constroem bolas ainda menores.



## 7. REFERÊNCIAS

ALCOCK, J. The relation between female body size and provisioning behavior in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 1979. Vol. 52(3): 623-632p.

ANDRESEN, E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography**, 2003. Vol. 26(1): 87-97p.

AVELAR, T. Egg size in *Drosophila* —standard unit of investment or variable response to environment?—the effect of temperature. **Journal of Insect Physiology**, 1993. Vol. 39(4): 283–289p.

BARTHOLOMEW, G.A.; HEINRICH, B. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. **Journal of Experimental Biology**, 1978. Vol. 73(1): 65–83p.

BECKERS, O.M.; ANDERSON, W.; MOCZEK, A.P. A combination of developmental plasticity, parental effects, and genetic differentiation mediates divergences in life history traits between dung beetle populations. **Evolution & Development**, 2015. Vol. 17(2): 148–159p.

BOGONI, J.A.; GRAIPEL, M.E.; CASTILHO, P.V.; FANTACINI, F.M.; KUHNEN, V.V.; LUIZ, M.R.; MACCARINI, T.B.; MARCON, C.B.; TEIXEIRA, C.S.P.; TORTATO, M.A.; VAZ-DE-MELLO, F.Z.; HERNÁNDEZ, M.I.M. Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. **Biodiversity and Conservation**, 2016. Vol. 25(9): 1661-1675p.

CAPINERA, J.L. Qualitative variation in plants and insects: effect of propagule size on ecological plasticity. **The American Naturalist**, 1979. Vol. 114(3): 350-361p.

CHAMORRO-FLORESCANO, I.; FAVILA, M.E. Male reproductive status affects contest outcome during nidification in *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte (Coleoptera: Scarabaeidae). **Behaviour**, 2008. Vol. 145(12): 1811-1821p.

CHAMORRO-FLORESCANO, I.; FAVILA, M.E.; MACÍAZ-ORDÓÑEZ, R.M. Ownership, size and reproductive status affect the outcome of food ball contests in a dung roller beetle: when do enemies share?. **Evolutionary Ecology**, 2011. Vol. 25(2): 277-289p.

CHARPENTIER, A.; ANAND, M.; BAUCH, C.T. Variable offspring size as an adaptation to environmental heterogeneity in a clonal plant species: integrating experimental and modeling approaches. **Journal of Ecology**, 2012. Vol. 100(1): 184-195p.

CLUTTON-BROCK, T.H. **The Evolution of Parental Care**. Princeton: Princeton University Press, 1991. 352p.

DAVIES, N.B.; KREBS, J.R.; WEST, S.A. **An Introduction to Behavioural Ecology**. 4. ed. New York: Wiley-Blackwell, 2012. 520p.

DEL-CLARO, K. **Introdução à Ecologia Comportamental: um manual para o estudo do comportamento animal**. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2010. 128p.

FAVILA, M.E. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus*: an experimental approach. **Ethology Ecology & Evolution**, 1993. Vol. 5(3): 319-328p.

FORD, N.B.; SEIGEL, R.A. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. **Herpetologica**, 1989. Vol. 45(1): 75-83p.

FOX, C.W.; CZESAK, M.E. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. **Annual Review of Entomology**, 2000. Vol. 45: 341-369p.

FOX, C.W.; THAKAR, M.S.; MOUSSEAU, T.A. Egg size plasticity in a seed beetle: an adaptive maternal effect. **The American Naturalist**, 1997. Vol. 149(1): 149-163p.

GARCÍA-BARROS, E. Evidence for geographic variation of egg size and fecundity in a satyrine butterfly, *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae-Satyrinae). **Graellsia**, 1992. Vol. 48: 45-52p.

GARCÍA-BARROS, E. Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). **Biological Journal of the Linnean Society**, 2000. Vol. 70(2): 251-284p.

GARDNER, T.A.; HERNÁNDEZ, M.I.M.; BARLOW, J.; PERES, C.A. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. **Journal of Applied Ecology**, 2008. Vol. 45(3): 883-893p.

GILL, B.D. Dung Beetles in Tropical American Forests. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Eds). **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University Press, 1991. Cap. 12, 211-230p.

GUNTRIP, J.; SIBLY, R.M.; SMITH, R.H. Controlling resource acquisition to reveal a life history trade-off: egg mass and clutch size in an iteroparous seed predator, *Prostephanus truncatus*. **Ecological Entomology**, 1997. Vol. 22(3): 264-270p.

HALFFTER, G. Subsocial behaviour in Scarabaeinae beetles. In: CHOE, J. C.; CRESPI, B. J. (Eds.). **The evolution of social behaviour in insects and arachnids**. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. Cap.11, 237-259p.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W.D. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach**. México, D.F: Instituto de Ecología, 1982. 176p.

HALFFTER, G.; HALFFTER, V.; FAVILA, M.E. Food relocation and the nesting behavior in *Scarabaeus* and *Kheper* (Coleoptera: Scarabaeinae). **Acta Zoologica Mexicana**, 2011. Vol. 27(2): 305-324p.

HALFFTER, G.; MARTINEZ, A. Revision monografica de los Canthonina americanos, IV: Clave para generos y subgéneros. **Folia Entomologica Mexicana**, 1997. Vol. 38: 29-107p.

HALFFTER, G.; MATTHEWS, E.G. **The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)**. México, D.F: Sociedad Mexicana de Entomología, 1966. 312p.

HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. Competition in dung Beetles. In: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (Eds). **Dung Beetle Ecology**. Princeton: Princeton University press, 1991. Cap 17, 305-329p.

HEINRICH, B.; BARTHOLOMEW, G.A. Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. **Physiological Zoology**, 1979. Vol. 52(4): 484-496p.

HUNT, J.; SIMMONS, L.W. Maternal and paternal effects on offspring phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. **Evolution**, 2000. Vol. 54(3): 936-941p.

HUNT, J.; SIMMONS, L.W. Status-dependent selection in the dimorphic beetle *Onthophagus taurus*. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 2001. Vol. 268(1484): 2409-2414p.

HUNT, J.; SIMMONS, L.W. The genetics of maternal care: direct and indirect genetic effects on phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2002. Vol. 99(10): 6828–6832p.

HUNT, J.; SIMMONS, L.W.; KOTIAHO, J.S. A cost of maternal care in the dung beetle *Onthophagus taurus*?. **Journal of Evolutionary Biology**, 2002. Vol. 15(1): 57-64p.

KISHI, S. Brood ball size but not egg size correlates with maternal size in a dung beetle, *Onthophagus atripennis*. **Ecological Entomology**, 2014. Vol. 39(3): 355–360p.

KISHI, S.; NISHIDA, T. Adjustment of parental investment in the dung beetle *Onthophagus atripennis* (Col., Scarabaeidae). **Ethology**, 2006. Vol. 112(12): 1239–1245p.

KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. **Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach**. 4 ed. Malden: Blackwell, 1997. 464p.

KRYGER, U.; COLE, K.S.; TUKKER, R.; SCHOLTZ, C.H. Biology and ecology of *Circellium bacchus* (Fabricius 1781) (Coleoptera

Scarabaeidae), a South African dung beetle of conservation concern. **Tropical Zoology**, 2006. Vol. 19(2): 185-207p.

LACK, D. The significance of clutch-size. **Ibis**, 1947. Vol. 89(2): 302–352p.

LARSSON, F.K. Female longevity and body size as predictors of fecundity and egg length in *Graphosoma lineatum* L. (Hemiptera, Pentatomidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, 1989. Vol. 36(4-5): 329–334p.

LEATHER, S.R.; BURNAND, A.C. Factors affecting life-history parameters of the pine beauty moth, *Panolis flammea* (D&S): the hidden costs of reproduction. **Functional Ecology**, 1987. Vol. 1(4): 331–338p.

LEE, J.M.; PENG, Y.S. Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. **Environmental Entomology**, 1981. Vol. 10(5): 626–630p.

LEPRINCE, D.J.; FOIL, L.D. Relationships among body size, blood meal size, egg volume, and egg production of *Tabanus fuscicostatus* (Diptera: Tabanidae). **Journal of Medical Entomology**, 1993. Vol. 30(5): 865–871p.

MCGINLEY, M.A.; TEMME, D.H.; GEBER, M.A. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. **The American Naturalist**, 1987. Vol. 130(3): 370-398p.

MCLAIN, D.K.; MALLARD, S.D. Sources and adaptive consequences of egg size variation in *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). **Psyche**, 1991. Vol. 98(2-3): 135–164p.

MOCZEK, A.P. Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. **Behavioral Ecology**, 1998. Vol. 9(6): 636–641p.

NICHOLS, E.; GARDNER, T.A.; PERES, C.A.; SPECTOR, S. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. **Oikos**, 2009. Vol. 118(4): 481-487p.

PALAU, A.P. **Influência das assimetrias de informação e de tamanho corporal nas interações competitivas entre machos de *Canthon rutilans cyanescens* (Coleoptera: Scarabaeinae)**. Trabalho de Conclusão de Curso, Curso de Ciências Biológicas, CCB, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2015. 52p.

PARKER, G.A.; BEGON, M. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. **The American Naturalist**, 1986. Vol. 128(4): 573–592p.

RICKLEFS, R.E. **A Economia da Natureza**. 6. ed. São Paulo: Guanabara Koogan, 2010. 546p.

SCHOLTZ, C.H. Nesting and breeding patterns. In: SCHOLTZ, C.H.; DAVIS, A.L.V.; KRYGER, U. **Evolutionary biology and conservation of dung beetles**. Bulgaria: Pensoft, 2009a. Cap. 4, 69-94 p.

SCHOLTZ, C.H. Food and feeding in dung beetles. In: SCHOLTZ, C.H.; DAVIS, A.L.V.; KRYGER, U. **Evolutionary biology and conservation of dung beetles**. Bulgaria: Pensoft, 2009b. Cap. 6, 121-146p.

SCHOLTZ, C.H. Evolution of feeding, competition, and life history strategies. In: SCHOLTZ, C.H.; DAVIS, A.L.V.; KRYGER, U. **Evolutionary biology and conservation of dung beetles**. Bulgaria: Pensoft, 2009c. Cap. 2, 40-58p.

SMITH, C.C.; FRETWELL, S.D. The optimal balance between size and number of offspring. **The American Naturalist**, 1974. Vol. 108(962): 499–506p.

TOMKINS, J.L.; SIMMONS, L.W.; KNELL, R.J.; NORRIS, K.A. Correlates of ball size in the dung beetle *Kheper nigroaeneus*. **Journal of Zoology**, 1999. Vol. 248(4): 483-487p.

TRIVERS, R.L. Parental investment and sexual selection. In: CAMPBELL, B. (Ed). **Sexual selection and the descent of man**. Chicago: Aldine, 1972. Cap 7, 136–179p.

WALLIN, H.; CHIVERTON, P.A.; EKBOM, B.S.; BORG, A. Diet, fecundity and egg size in some polyphagous predatory carabid beetles. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 1992. Vol. 65(2): 129–140p.

WOLF, J.B.; BRODIE, E.D.; CHEVERUD, J.M.; MOORE, A.J.; WADE, M.J. Evolutionary consequences of indirect genetic effects. **Trends in Ecology and Evolution**, 1998. Vol. 13(2): 64-69p.

WUERGES, M. **Fezes de mamíferos onívoros aumentam o sucesso reprodutivo de *Canthon rutilans cyanescens* (Coleoptera: Scarabaeinae)?**. Trabalho de Conclusão de Curso, Curso de Ciências Biológicas, CCB, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2016. 44p.

YBARRONDO, B.A.; HEINRICH, B. Thermoregulation and response to competition in the African dung beetle *Kheper nigroaeneus*. **Physiological Zoology**, 1996. Vol. 69: 35-48p.