

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Nathalia de Lourenço Dottori Gaspar

**Variações sazonais e características populacionais de *Phanaeus splendidulus*
(Coleoptera: Scarabaeinae)**

Florianópolis

2024

Nathalia de Lourenço Dottori Gaspar

**Variações sazonais e características populacionais de *Phanaeus splendidulus*
(Coleoptera: Scarabaeinae)**

Projeto de Trabalho de Conclusão do Curso de Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito para a obtenção do título de Bacharela em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Malva Isabel Medina Hernández

Florianópolis

2024

Gaspar, Nathalia de Lourenço Dottori
Variações sazonais e características populacionais de
Phanaeus splendidulus (Coleoptera: Scarabaeinae) /
Nathalia de Lourenço Dottori Gaspar ; orientadora, Malva
Isabel Medina Hernández, 2024.
65 p.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) -
Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências
Biológicas, Graduação em Ciências Biológicas,
Florianópolis, 2024.

Inclui referências.

1. Ciências Biológicas. 2. Comportamento. 3. Ecologia.
4. Morfologia. 5. Insecta. I. Hernández, Malva Isabel
Medina. II. Universidade Federal de Santa Catarina.
Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

Nathalia de Lourenço Dottori Gaspar

**Variações sazonais e características populacionais de *Phanaeus splendidulus*
(Coleoptera: Scarabaeinae)**

Este Trabalho de Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas e aprovado em sua forma final pelo Curso de Ciências Biológicas

Florianópolis, 1 de agosto de 2024.

Coordenação do Curso

Banca examinadora

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

Prof. Dr. Fabio Akashi Hernandes
Universidade Federal de Santa Catarina

Dra. Maristela Carpintero Hensen
Universidade Federal de Santa Catarina

Florianópolis, 2024

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente a todas as pessoas que de alguma maneira estiveram presentes durante minha graduação, me incentivaram e estenderam a mão para que eu pudesse concluir este trabalho.

À minha família, meus pais Rosy e Ricardo e irmão Erik, pelo suporte durante a vida para trilhar minha própria trajetória, conquistar a felicidade e jamais desistir.

À Meg e Loki, levaram consigo a calidez da primavera, mas o amor sempre permanece.

Ao meu parceiro de vida Vinicius, me fez admirar o céu uma vez mais, ao meu lado por toda jornada, nos momentos ensolarados e nebulosos.

À minha orientadora Profa. Dra. Malva Isabel Medina Hernández, por tantos ensinamentos desde que entrei no Laboratório de Ecologia Terrestre Animal. Obrigada por me ajudar na elaboração deste estudo, possibilitando minhas ideias de se transformarem em realidade.

Aos atenciosos colegas e amigos de laboratório e àqueles cujos nossos caminhos se interligaram ao longo dos anos, pelas convivências e ótimas lembranças.

Por fim, agradeço à Universidade Federal de Santa Catarina e ao corpo docente pela oportunidade de formação, pelos conhecimentos, aprendizagens e experiências que levarei na memória.

RESUMO

Os besouros escarabeíneos são importantes para a manutenção e funcionamento dos ecossistemas por atuarem diretamente na ciclagem de nutrientes como produto dos seus comportamentos alimentares e reprodutivos. *Phanaeus splendidulus* é uma espécie de hábito diurno que se alimenta de fezes de mamíferos, as quais enterra em túneis para nidificação, onde se desenvolvem suas larvas. Estes insetos são restritos à Mata Atlântica e os adultos apresentam grandes variações de abundância, proporção sexual, tamanho do corpo e cor. Além disso, têm forte dimorfismo sexual e dentre os machos há dois morfotipos (*major* e *minor*). Informações sobre a variação de abundância de *P. splendidulus*, bem como características sexuais e aspectos morfológicos, são escassas. Assim, esta pesquisa possibilita reunir dados e conhecimentos no que concerne à espécie. Dessa forma, se objetivou constatar se as variações populacionais correspondem a questões espaciais, se dependem de cada localidade, ou temporais, estando relacionadas às variáveis ambientais de temperatura e precipitação e à sazonalidade. As hipóteses testadas foram que em baixa temperatura e precipitação deve ser encontrada uma menor abundância de adultos, pois estes permanecem inativos até o surgimento de condições favoráveis, e esses possuem um tamanho menor. O tamanho do corpo dos machos *minor* é semelhante ao das fêmeas, em razão de camuflagem. A coloração dos indivíduos é particular de cada população ou pode variar de acordo com a temperatura. Na primavera ocorrem besouros mais novos, que recém eclodiram, ou mais velhos, que estavam enterrados no inverno e retornaram à superfície. Para tanto, este estudo analisou populações de *P. splendidulus* de três locais do estado de Santa Catarina, sendo duas no município de Florianópolis, no Monumento Natural da Lagoa do Peri e na Unidade de Conservação Ambiental Desterro, e a outra em Santo Amaro da Imperatriz, no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro. Os espécimes são provenientes de coletas padronizadas, realizadas nas quatro estações do ano, de 2016 a 2020, e depositadas em coleção científica. A abundância e proporção de morfotipos foram correlacionadas com os locais e as estações do ano por análises de variância. A relação da abundância e do tamanho dos indivíduos com a temperatura e precipitação foi analisada por regressões lineares. A variação de cor por local e o tempo de vida por estações do ano foi analisada através de testes qui-quadrado. Como resultado, foi observado que a temperatura e a precipitação não agem de forma direta sobre esses escarabeíneos. A abundância varia conforme a estação do ano, mostrando um ritmo sazonal com maior ocorrência na primavera-verão e menor no outono-inverno. O número total de indivíduos é similar entre as populações analisadas e a proporção sexual difere, havendo mais machos do que fêmeas. Ademais, as fêmeas e os machos *major* da espécie possuem tamanhos similares e os machos *minor* são demasiado menores, o que favorece um comportamento furtivo. O tamanho do corpo é igual entre populações distintas e não é afetado por variáveis ambientais ou pela sazonalidade. A coloração é uma característica populacional composta por padrões e nuances que variam entre as populações. No Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, besouros velhos e jovens demonstram maior atividade no período do verão.

Palavras-chave: Comportamento; ecologia; morfologia, Insecta.

ABSTRACT

Scarab beetles are important for the maintenance and functioning of ecosystems as they participate directly in the nutrient cycle as results of their feeding and reproductive behaviors. *Phanaeus splendidulus* is a diurnal species that feeds on mammal feces, burying it in the nesting tunnels where the larvae develop. These insects are restricted to the Atlantic Forest and adults show a wide variation in abundance, sex ratio, body size and color. Furthermore, they exhibit strong sexual dimorphism and among males there are two morphotypes (major and minor). Information on the abundance variation of *P. splendidulus*, as well as sexual characteristics and morphological aspects, is scarce. Therefore, this research aids to gather data and knowledge regarding the species. Hence, the objective of this research was to observe whether population variations are caused by spatial changes, depending on each location, or temporally, related to environmental variations in temperature and precipitation and seasonality. The hypotheses tested were that at low temperature and precipitation, a lower abundance of adults should be found, as they remain inactive until suitable conditions arise, being smaller in size. The body size of minor males is similar to that of females, due to camouflage. The color of individuals is specific to each population or varies according to the temperature gradient. In spring there are younger beetles, which just hatched, and older ones that were buried in winter and returned to the surface. To this end, this study analyzed populations of *P. splendidulus* from three locations in the state of Santa Catarina, two of which are in the municipality of Florianópolis, in the Monumento Natural Municipal da Lagoa do Peri and in the Unidade de Conservação Ambiental Desterro, and the other in the municipality of Santo Amaro da Imperatriz, in the Parque Estadual da Serra do Tabuleiro. The specimens are sourced from standardized samplings carried out in the four seasons of the year, from 2016 to 2020, and deposited in a scientific collection. The abundance and proportion of morphotypes were correlated with locations and seasons by analysis of variance. The relationship between abundance and size of individuals with temperature and precipitation was analyzed using linear regressions. The variation in color by location and age by season was analyzed using chi-square tests. As a result, it was observed that temperature and precipitation do not directly affect these dung beetles. Abundance varies according to the time of the year, demonstrating a seasonal rhythm with greater occurrence in spring-summer and lower occurrence in autumn-winter. The total number of individuals is similar between the populations analyzed and the proportion of morphotypes differs, with more males than females. Moreover, the females and major males of the species are similar in size and the minor males are much smaller, which favors stealth behavior. Body size is equal between different populations and is not affected by environmental variables or seasonality. Coloration is a population characteristic made up of specific patterns and nuances which vary between populations. In Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, old and young beetles display greater activity in the period of summer.

Keywords: Behavior; ecology; morphology; Insecta.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Adultos da espécie *Phanaeus splendidulus*. Fêmea (esquerda) e macho (direita).. 12
- Figura 2 – Fêmea (esquerda), macho minor (centro), macho major (direita) de *P. splendidulus*..... 13
- Figura 3 – Variação de tamanho entre macho major e macho minor sem chifre de *Phanaeus splendidulus*..... 14
- Figura 4 – Variação de cores de indivíduos da espécie *Phanaeus splendidulus*..... 16
- Figura 5 – Medição do comprimento do corpo, largura do corpo e tamanho do corno cefálico de *P. splendidulus*..... 21
- Figura 6 – Diferenças morfológicas de uma fêmea (direita) e um macho minor sem chifre (esquerda) de *P. splendidulus*..... 22
- Figura 7 – Espectro de luz visível em paralelo com machos e fêmeas de *P. splendidulus*..... 22
- Figura 8 – Élitro preto, azul-violeta e verde, respectivamente de *P. splendidulus*..... 23
- Figura 9 – Besouro *P. splendidulus* jovem, intermediário e velho, respectivamente..... 23
- Figura 10 – Abundância de *P. splendidulus* em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)..... 25
- Figura 11 – Relação entre comprimento do corno cefálico e comprimento do corpo de machos *P. splendidulus*..... 26
- Figura 12 – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)..... 27
- Figura 13 – Média do comprimento de fêmeas, machos major e machos minor de *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)..... 28

Figura 14 – Tamanho dos morfotipos de <i>P. splendidulus</i> em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD).....	29
Figura 15 – Coloração de indivíduos <i>P. splendidulus</i> em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD).....	30
Figura 16 – Coloração de <i>P. splendidulus</i> em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD).....	31
Figura 17 – Idade de indivíduos <i>P. splendidulus</i> em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD).....	32
Figura 18 – Abundância de indivíduos <i>P. splendidulus</i> de diferentes idades por estações do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD).....	33

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)..... 25
- Tabela 2 – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)..... 33

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
1.1 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE <i>P. SPLENDIDULUS</i>	13
1.2 JUSTIFICATIVA E HIPÓTESES	16
2 OBJETIVO GERAL E OBJETIVOS ESPECÍFICOS	18
2.1 OBJETIVO GERAL	18
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	18
3 MATERIAL E MÉTODOS	18
3.1 ÁREAS DE ESTUDO	20
3.2 VARIAÇÃO NA ABUNDÂNCIA	21
3.3 VARIAÇÃO NAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS	21
3.4 ANÁLISES DE DADOS	23
4 RESULTADOS	24
4.1 ABUNDÂNCIA POPULACIONAL	24
4.2 TAMANHO DO CORPO	28
4.3 COLORAÇÃO	30
4.4 IDADE	32
5 DISCUSSÃO	34
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	45
REFERÊNCIAS	46
APÊNDICE	53

1 INTRODUÇÃO

Os escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) exercem papéis essenciais para o funcionamento dos ecossistemas por estarem envolvidos diretamente na ciclagem de nutrientes através de seus comportamentos de alimentação e nidificação ao utilizar como recurso fezes (coprofagia), carcaças de animais (necrofagia), fungos (micetofagia), matéria orgânica (saprofagia), incluindo plantas e animais, em decomposição, ou generalistas (Halffter; Edmonds, 1982). Esses insetos contribuem para a remoção e decomposição da matéria orgânica do ambiente, fertilização e regulação físico-química do solo, incorporação de nutrientes presentes nos recursos utilizados, aeração e hidratação do solo por meio da construção de túneis e galerias, promoção do desenvolvimento de plantas, dispersão secundária de sementes, polinização, controle de parasitas e regulação trófica, além de serem bioindicadores da qualidade ambiental (Hernández *et al.*, 2019; Nichols *et al.*, 2008). Com base no seu comportamento de nidificação, os escarabeíneos são classificados em: paracoprídeos (tuneleiros), que cavam túneis no solo abaixo ou próximo da fonte do recurso; telecoprídeos (roladores), usam o recurso para formar bolas que são levadas para serem enterradas em outros locais; e endocoprídeos (residentes), produzem o ninho dentro do próprio recurso (Halffter; Edmonds, 1982; Simmons; Ridsdill-Smith, 2011).

Dentro da família Scarabaeinae, o gênero *Phanaeus* é restrito à região Neotropical, e com hábitos diurnos e coprófagos (Edmonds, 1994). Utilizam excremento de animais, preferencialmente mamíferos onívoros e herbívoros, para alimentação e nidificação (Edmonds, 1994). Na presença de uma fonte de alimento, os adultos cavam túneis para onde transportam e armazenam o recurso. Durante o período reprodutivo, o macho e a fêmea das espécies de *Phanaeus* constroem uma galeria de nidificação subterrânea próximo a fonte de alimento. A provisão deste é feita de forma cooperativa: o macho corta e deposita fragmentos da matéria orgânica na entrada do túnel e a fêmea os insere no ninho (Halffter; Edmonds, 1982; Huerta *et al.*, 2023). Neste, a fêmea utiliza o recurso armazenado, envolvendo-o com uma camada de solo compactada, para criar bolas, nas quais será depositado um ovo em cada uma delas (Edmonds, 1994; Halffter; Edmonds, 1982). As galerias podem conter até duas ou três bolas ninho e não há cuidado parental (Huerta *et al.*, 2023). A larva se alimenta e se desenvolve dentro da bola ninho, protegida de competidores, predadores e condições climáticas adversas, para posteriormente emergir como adulto (Simmons; Ridsdill-Smith, 2011). Este comportamento é típico do Padrão II de nidificação de escarabeíneos estipulado por Halffter e Matthews (1966).

Besouros do gênero *Phanaeus* tendem a tolerar uma faixa estreita de condições ambientais. Sua distribuição espacial e temporal é determinada pelo tipo de vegetação e pelo clima predominante, principalmente a quantidade e o momento em que acontecem as chuvas durante as estações quentes (Edmonds, 1994; Hensen *et al.*, 2018). Estes fatores estão associados à temperatura, umidade predominante, drenagem, cobertura e tipos de solo, fontes de alimento disponíveis, altitude, chuva e insolação, que exercem influência sobre a abundância das populações (Edmonds, 1994; Morón, 2004). Assim, a exposição dos insetos a variações climáticas ambientais pode influenciar a ecologia das espécies, como interações de competição e predação (Rahbek, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; Lomolino, 2008, Hensen *et al.*, 2020).

A espécie *Phanaeus splendidulus* (Fabricius, 1781) (Figura 1) é encontrada somente na América do Sul, com distribuição restrita à Mata Atlântica, em altitudes menores do que 1000 metros, do estado do Espírito Santo ao Rio Grande do Sul, Brasil, e em Misiones, na Argentina (Edmonds, 1994). Estudos indicam a presença de *P. splendidulus* em florestas de várzea no Espírito Santo, Rio de Janeiro e extremo leste e sul de São Paulo, em florestas mais secas de São Paulo ao Rio Grande do Sul (Edmonds, 1994). Registros mais recentes da espécie mostram a sua distribuição na Mata Atlântica do Nordeste do país, nos estados da Bahia (Gillett *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2011) e de Pernambuco (Araújo *et al.*, 2020). No estado de Santa Catarina a ocorrência da espécie é restrita às áreas costeiras de Mata Atlântica, incluindo a Ilha de Santa Catarina, entre o litoral e partes baixas da serra (até 730 m de altitude no município de Antônio Carlos) (Hernández *et al.*, 2019).

Figura 1 – Adultos da espécie *Phanaeus splendidulus*. Fêmea (esquerda) e macho (direita)



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

1.1 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE *P. SPLENDIDULUS*

Phanaeus splendidulus se diferencia de outras espécies do gênero pelo clipeo apresentando um processo semelhante a dentes e pelo par bem definido de chifres espinhosos no pronoto dos machos (Edmonds, 1994). Os machos podem ser classificados em dois morfotipos, baseados em suas características morfológicas e comportamento reprodutivo: machos *major* e machos *minor*. Machos *major* são de maior tamanho e apresentam na cabeça um chifre vertical (corno cefálico) preto, levemente curvado em direção à extremidade posterior do corpo, o qual utilizam para defender seu ninho, além de dois grandes chifres no pronoto (cornos torácicos ou pronotais), com as extremidades de cor preta, curvados para a linha mediana do corpo. Machos *major* possuem vantagem mecânica em bloquear a passagem dos túneis e manter rivais afastados para ter acesso exclusivo à fêmea (Emlen, 2000; Knell, 2011). Em contrapartida, machos *minor* são de menor tamanho e possuem chifres bastante reduzidos ou nenhum chifre, o que possibilita uma infiltração furtiva nos túneis de nidificação na tentativa de acasalar com as fêmeas, que permanecem nas galerias (Huerta *et al.*, 2023). Assemelham-se às fêmeas da espécie, as quais carecem dessa estrutura (Figura 2).

Em besouros, chifres podem ser considerados uma forma de ferramenta para sinalizar informações, como a capacidade de luta do indivíduo, ou até mesmo para impedir os túneis subterrâneos de desmoronarem (Knell, 2011). Durante interações competitivas, normalmente são utilizados nas disputas entre machos pelo acesso às fêmeas ou aos recursos (Emlen, 2000; Knell, 2011; Vulinec, 1997). Machos com chifres menores podem ter desvantagem no processo de seleção sexual, visto que as fêmeas exibem preferência por machos com chifres grandes, pois indicam uma melhor aptidão e capacidade de defesa do ninho (Gullan; Cranston, 2008).

Figura 2 – Fêmea (esquerda), macho *minor* (centro), macho *major* (direita) de *P. splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

Phanaeus splendidulus mede cerca de 2 centímetros de comprimento, mas existe uma grande variação de tamanho entre os indivíduos de uma mesma população (Figura 3). Assim como todos os coleópteros, eles são holometábolos, com metamorfose completa de quatro fases: fase embrionária (ovo), fase larval (3 instares), metamorfose (pupa) e fase adulta ou imago. O tamanho do corpo do adulto é um ínstar final no qual os besouros se tornam adultos reprodutivamente maduros. Ao atingir esse estágio, o crescimento encerra e não ocorrem mais mudas (Gullan; Cranston, 2008). Dessa forma, o tamanho e a biomassa do besouro adulto são definidos tanto pela informação contida no seu material genético como pelas condições ambientais durante o período larval, sobretudo a temperatura e a quantidade e qualidade de recursos disponíveis. Destarte, a temperatura exerce efeito na determinação do tamanho corporal e no tempo de desenvolvimento (Hensen *et al.*, 2020). A temperatura corporal da maioria dos insetos varia de acordo com a temperatura ambiental, de modo que são considerados organismos pecilotérmicos. Por conseguinte, baixas temperaturas diminuem o metabolismo de um inseto, resultando na redução da sua taxa de desenvolvimento, ao passo que temperaturas altas podem acelerar o seu metabolismo e crescimento (Gullan; Cranston, 2008).

Figura 3 – Variação de tamanho entre macho *major* e macho *minor* sem chifre de *Phanaeus splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2024)

A quantidade de alimento disponível para a larva em desenvolvimento depende do fornecido pela fêmea. O tamanho do corpo da fêmea limita a dimensão da bola ninho que ela consegue produzir. A presença de suprimento abundante e pouca competição permite às fêmeas abastecerem os ninhos com grandes quantidades de alimento, por outro ângulo, quando o alimento é escasso ou existe muita competição, as bolas ninho serão menores

(Scholtz, 2009b). Em períodos em que há limitação de alimento disponível, tal como nos meses de menores temperaturas, o período de desenvolvimento larval é menor e os indivíduos podem apresentar tamanho corporal inferior após completar a metamorfose, além de estruturas secundárias, como chifres, menores, por causa de seu alto custo energético (Gullan; Cranston, 2008).

O polimorfismo de cores nos escaravelhos constitui uma característica marcante que afeta o comportamento e a ecologia das espécies (Alves *et al.*, 2018). As cores nos insetos podem ser atribuídas a: adaptações para comunicação intraespecífica na forma de sinais visuais, tanto em interações agonísticas como na escolha do parceiro; comunicação interespecífica na defesa contra predadores, podendo ser coloração críptica ou aposemática; e termorregulação, incluindo mecanismos de absorção ou eliminação de calor (Alves *et al.*, 2018; Endler, 1990; Hernández, 2002; Ribeiro *et al.*; 2024; Scholtz, 2009a; Stuart-Fox *et al.*, 2017; Vulinec, 1997). Nos escarabeíneos, a coloração do corpo está relacionada com o período de atividade do besouro e seu habitat (Alves *et al.*, 2018; Vulinec, 1997). No geral, espécies noturnas e crepusculares são encontradas em tons de preto, enquanto as espécies diurnas são coloridas e iridescentes e demonstram uma ampla variedade de cores, o que pode ser relevante na seleção sexual ou natural (Crowson, 1981; Hensen *et al.*, 2018; Hernández, 2002; Ribeiro *et al.*, 2024).

A espécie *P. splendidulus* abrange indivíduos iridescentes de diversas cores, com tonalidades que variam de vermelho, laranja, amarelo, verde, azul e preto (Figura 4). O pronoto das fêmeas contém uma mancha central preta. Ao invés de serem originadas pela composição química do exoesqueleto, como acontece nas cores pigmentadas, as colorações iridescentes são conferidas por meio das propriedades físicas desse, que reflete, dispersa e desvia a luz de formas diferentes, dependendo do comprimento de onda (Alves *et al.*, 2018; Amore *et al.*, 2017). Em vista dessas particularidades, a variação de cores e a iridescência nos exoesqueletos de besouros poderiam estar relacionadas com a termorregulação, garantindo vantagem conforme a distribuição geográfica das populações, particularmente se estas ocorrem em regiões de climas mais quentes ou frios (Davis *et al.*, 2008; Scholtz, 2009a; Théry *et al.*, 2008). No entanto, pesquisas com besouros iridescentes demonstram que a característica da coloração aparenta estar sob controle genético (Favila *et al.*, 2000). Contudo, atualmente não há informações suficientes para esclarecer o quanto fatores ambientais e genéticos atuam sobre o polimorfismo de cor.

Figura 4 – Variação de cores de indivíduos da espécie *Phanaeus splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

Ao longo da vida, os adultos de *P. splendidulus* mostram diferenças morfológicas devido ao seu comportamento de fazer túneis. O atrito com o substrato durante a escavação provoca desgastes no corpo destes besouros. Através disto, pode-se estimar o tempo de vida ou idade dos adultos pela observação da intensidade da cor do exoesqueleto e a condição das tíbias e dos tarsos das pernas. Indivíduos que possuem a cabeça, o élitro e o pronoto de coloração bem brilhante e tíbias e tarsos íntegros são considerados besouros mais novos. Por outro lado, aqueles com cabeça, élitro e pronoto foscos e tíbias e tarsos desgastados são mais velhos. Não é conhecido o tempo de vida da espécie, mas Sousa (2016) evidencia que em condições de laboratório adultos coletados viveram até cerca de 4 meses.

1.2 JUSTIFICATIVA E HIPÓTESES

A espécie *Phanaeus splendidulus* apresenta escassez de dados em referência às variações morfológicas e populacionais. Portanto, este trabalho possibilita reunir novas informações e contribuir para o maior conhecimento acerca da espécie. É possível que as variações de abundância e as variações morfológicas, tais como tamanho, cor, idade e proporção de morfotipos relacionados às características sexuais nas diferentes populações de *P. splendidulus*, estejam atreladas a variáveis ambientais de temperatura e de precipitação onde ocorrem. Isso pode ser testado por meio de uma análise dos indivíduos desta espécie provenientes de diferentes locais e estações do ano.

Assim, as hipóteses avaliadas foram que em baixas temperaturas deve ser encontrada uma menor abundância de adultos de *P. splendidulus*, devido ao fato destes animais serem ectotérmicos e pecilotérmicos e terem metamorfose completa, e à menor disponibilidade de recursos nessas condições ambientais. É esperado que, em meses de baixa pluviosidade ou períodos com chuvas espaçadas, esses animais permaneçam boa parte do tempo enterrados até o surgimento de condições mais favoráveis. Em épocas secas, os besouros podem perder grandes quantidades de água por evaporação, o que compromete sua sobrevivência e atividade. Dessa forma, em épocas com maior pluviosidade deve haver mais indivíduos adultos na procura de alimento. Além disso, nos períodos de chuvas existe maior disponibilidade de plantas para os herbívoros, conseqüentemente, há produção de mais excremento que os besouros podem utilizar.

Nas condições de baixas temperaturas, muitas espécies de besouros possuem um tamanho menor em comparação aos de temperaturas mais altas. Além disso, provavelmente os machos *minor* têm tamanho semelhante ao das fêmeas por uma questão de camuflagem, o que dificulta a distinção pelo macho *major* e aumenta a probabilidade de sucesso de macho *minor* de invadir o ninho e acasalar com a fêmea.

Duas possibilidades quanto à variação de cor foram consideradas. Esta pode ser uma característica genética, particular de cada população de *P. splendidulus*, e não estar relacionada a fatores ambientais, isto é, seria um aspecto que não mudaria em razão da temperatura. Logo, esperaríamos encontrar modificações de cores dependendo da distribuição espacial e não temporal. Por outra perspectiva, besouros espacialmente separados podem exibir mudança da coloração dos indivíduos relacionada à temperatura, neste caso, denota uma questão ambiental.

A respeito do tempo de vida dos adultos, a análise pode ajudar a elucidar se esses besouros morrem durante o inverno ou se ficam enterrados com algum tipo de diapausa. Desse modo, nos meses de primavera, com o aumento da temperatura, seriam encontrados besouros mais novos, os quais acabaram de eclodir da pupa, ou poderiam ocorrer besouros mais velhos, que permaneceram inativos durante os períodos frios e retornaram à superfície em época mais favorável.

2 OBJETIVO GERAL E OBJETIVOS ESPECÍFICOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Analisar a variação sazonal de abundância, proporção de fêmeas, machos *major* e machos *minor*, tamanho, cor e idade de besouros *Phanaeus splendidulus* ao longo de quatro anos e observar a relação destes atributos com as características ambientais de temperatura e precipitação em três áreas de Mata Atlântica do estado de Santa Catarina.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- i) Comparar a variação de abundância de *P. splendidulus* entre locais e relacionar com as variáveis ambientais de temperatura e precipitação;
- ii) Averiguar a variação abundância de fêmeas, machos *major* e machos *minor* de *P. splendidulus* nas populações e comparar entre locais e estações do ano;
- iii) Medir e comparar o tamanho do corpo dos morfotipos de *P. splendidulus* e relacionar com as variáveis ambientais de temperatura e precipitação;
- iv) Verificar as diferenças de coloração de *P. splendidulus* entre populações e estações do ano;
- v) Avaliar e comparar a idade dos indivíduos de *P. splendidulus* entre locais e relacionar com as estações do ano.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado com base na medição e análise das informações obtidas dos indivíduos da espécie *Phanaeus splendidulus* contidos na Coleção Entomológica Mítia Heusi Silveira (CE-MHS) do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), em coletas realizadas entre os anos de 2016 a 2020. Os espécimes utilizados no momento encontram-se preservados e armazenados à seco em gavetas entomológicas e em álcool em tubos Falcon. Esses dados pertencem ao projeto de pesquisa de longo prazo “Diversidade beta de assembleias de besouros *Scarabaeinae*: efeito da temperatura na distribuição espacial e temporal” do Laboratório de Ecologia Terrestre Animal (LECOTA), Depto. Ecologia e Zoologia da UFSC - Centro de Ciências Biológicas. No projeto são realizadas coletas sazonais padronizadas e os indivíduos da espécie provém de três locais

distintos do estado de Santa Catarina, Brasil, em áreas de Mata Atlântica, com clima predominante Cfa (subtropical úmido), com verões amenos ($\sim 21^{\circ}$ C) e chuvas bem distribuídas ao longo do ano (~ 1500 mm anuais). As duas primeiras estão localizadas na Ilha de Santa Catarina, em Florianópolis, na Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD) ($27^{\circ}32'$ S, $48^{\circ}29'$ O) e no Monumento Natural Municipal da Lagoa do Peri (PERI) ($27^{\circ}43'$ S, $48^{\circ}30'$ O), a 150 e 50 m de altitude, respectivamente, distantes 20 km entre si. A terceira encontra-se no município de Santo Amaro da Imperatriz, no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST) ($27^{\circ}44'$ S $48^{\circ}48'$ O), a 450 m de altitude, e cerca de 30 km de distância de Florianópolis. Embora o projeto também incluía coletas no município de Urubici, a espécie não tem ocorrência nesta localidade.

As coletas foram realizadas trimestralmente, com armadilhas de queda (“*pitfall traps*”) que continham iscas de fezes de cachorro (10 g) e carne de porco em decomposição (10g) para atrair os besouros. As armadilhas consistem em recipientes plásticos de 15 cm de diâmetro e 20 cm de profundidade preenchidos com 200 ml de água e detergente e enterrados no nível do solo até sua abertura. As iscas são penduradas em uma tampa fixada na superfície por palitos de madeira acima do recipiente. Além de suporte para as iscas, a tampa fornece certa proteção contra elementos como a chuva, animais e objetos que podem entrar nas armadilhas, como folhas e galhos. A água impossibilita a saída dos insetos que caíram na armadilha. Em cada local de coleta são instaladas 10 armadilhas (5 com iscas de carne e 5 com iscas de fezes), distanciadas aos pares por 100 m. Essas são recolhidas após 48 horas de exposição. Os insetos mortos são levados em álcool 90 para depósito e análise no LECOTA, onde foi feita a identificação e separação de *Phanaeus splendidulus* das outras espécies, montagem em alfinetes entomológicos, secagem em estufa a 55° C por três dias e deposição em Coleção Entomológica.

Em cada uma das áreas, foi medida a temperatura a cada hora durante todo o período de amostragem através da utilização de dois *dataloggers*. O primeiro mede a temperatura ambiental e foi preso em uma árvore a um metro de altura. O segundo mede a temperatura do solo e foi enterrado a 5 centímetros. Neste estudo, foi utilizado apenas a média da temperatura do solo nos três dias de coleta. Os dados de precipitação foram obtidos das estações meteorológicas mais próximas dos locais de estudo, por solicitação à Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI). As informações utilizadas foram as dos dias das coletas, quando os adultos de *P. splendidulus* capturados estavam ativos, e as de precipitação mensal.

3.1 ÁREAS DE ESTUDO

Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD)

A UCAD fica localizada na região central da Ilha de Santa Catarina e compõe 1,2% de toda área que cobria originalmente a Ilha. No ano de 1995 a Unidade de Conservação foi transferida para a Universidade Federal de Santa Catarina tornando-se, desde então, um local de grande relevância para o desenvolvimento de atividades e pesquisas referentes às questões ambientais. É representada por morros que percorrem a costa, em uma altitude de até 415 metros, com um território de 4,915 km de extensão. Esta é uma área caracterizada por floresta ombrófila densa em estágios iniciais e avançados de regeneração, com resquícios de vegetação primária (Universidade Federal de Santa Catarina, 2024).

Monumento Natural Municipal da Lagoa do Peri (PERI)

O PERI é uma Unidade de Conservação da categoria Monumento Natural localizado no Sul da Ilha de Santa Catarina, criada em 1981. É aberta para visitação do público, dispondo de trilhas, praia e lagoa para banho, e apresenta importante uso para educação ambiental e pesquisa. A Unidade abrange o maior corpo lacustre de água doce e potável da Ilha, conta com uma superfície de 42,71 km², perímetro de 74,016 km, e a Lagoa fica a 3 m do nível do mar. É uma área com remanescente de floresta nativa, composta por floresta ombrófila densa submontana com presença de ambiente lagunar, restinga e dunas (Universidade Federal de Santa Catarina, 2018).

Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST)

O PAEST é a maior Unidade de Conservação de Proteção Integral de Santa Catarina, com uma área de 841,3 km² e pico de 1288 metros de altitude, foi estabelecida em 1975. Compõe aproximadamente 1% do território catarinense, englobando áreas dos municípios de Florianópolis, Palhoça, Santa Amaro da Imperatriz, Águas Mornas, São Bonifácio, São Martinho, Imaruí, Paulo Lopes e Garopaba. A maior parte do Parque é composta pela floresta ombrófila densa, que recobre as serras; nas encostas superiores encontra-se matinha nebulosa; as porções mais altas do Parque são ocupadas pela floresta ombrófila mista, com presença de araucárias, e pelos campos de altitude; no litoral há formações de restinga e manguezal (Instituto do Meio Ambiente de Santa Catarina, 2011).

3.2 VARIAÇÃO NA ABUNDÂNCIA

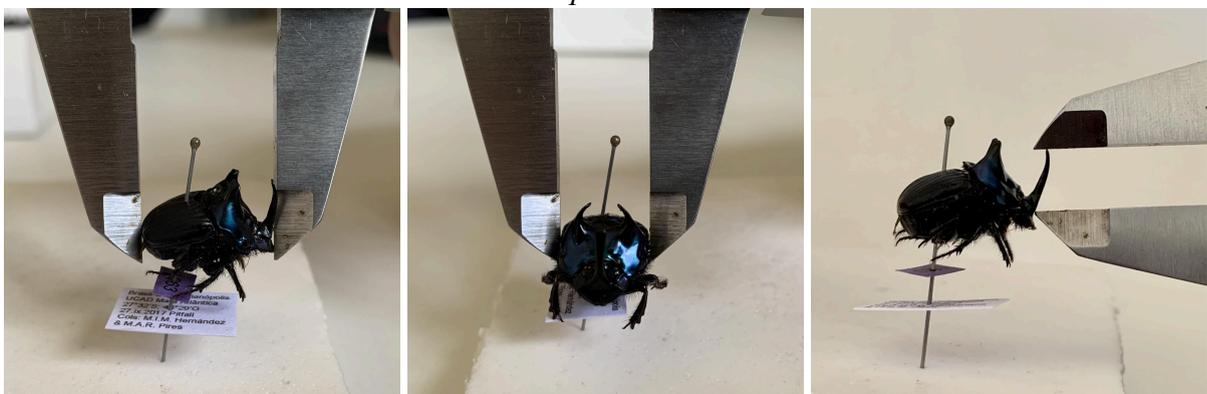
Para determinar a variação na abundância das populações provenientes das áreas do PERI e UCAD, na Ilha de Santa Catarina, e do PAEST, no continente, foi contado o número de indivíduos ao longo das 14 coletas realizadas. Estes dados foram correlacionados com a temperatura do solo e precipitação nos três locais de coleta.

De acordo com as características morfológicas, todos os indivíduos foram classificados por sexo em: fêmea, macho *major* e macho *minor*. Com isto, foi observada a proporção de morfotipos e sua variação ao longo do ano, bem como sua relação com a temperatura e precipitação.

3.3 VARIAÇÃO NAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

As medidas de tamanho foram realizadas com o uso de um paquímetro digital (Figura 5). O comprimento do corpo foi medido desde o clipeo ao pigídio, a largura do corpo foi obtida pela mensura da distância entre os úmeros e o corno cefálico foi medido a partir de sua base até sua extremidade. Machos *minor* que não possuem o corno cefálico podem ser identificados ao observar a região próxima de onde os cornos pronotais se desenvolvem. Distintivamente, as fêmeas têm uma projeção em forma de “V” invertido na porção frontal do pronoto e uma grande mancha preta (Figura 6).

Figura 5 – Medição do comprimento do corpo, largura do corpo e tamanho do corno cefálico de *P. splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

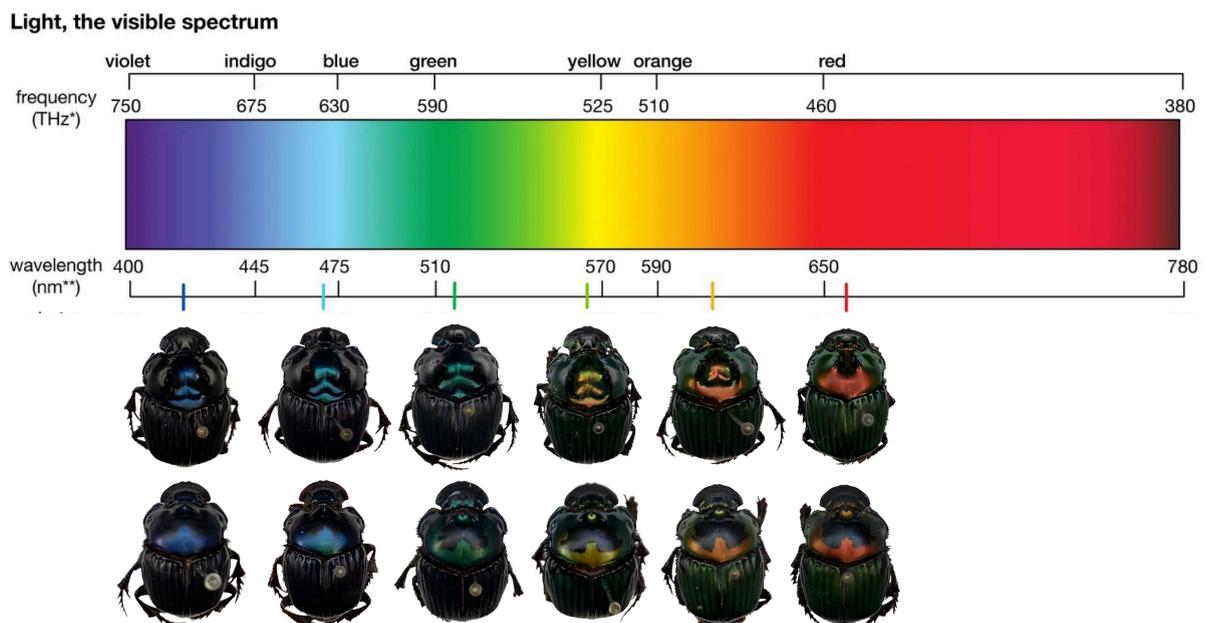
Figura 6 – Diferenças morfológicas de uma fêmea (direita) e um macho *minor* sem chifre (esquerda) de *P. splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

A coloração foi determinada por meio da observação direta do pronoto e élitros de cada indivíduo sob luz natural, e estes foram agrupados em categorias específicas para as cores identificadas. As cores do pronoto foram classificadas em: azul, ciano, verde, amarelo-esverdeado, amarelo-alaranjado, laranja e vermelho (Figura 7). As cores dos élitros foram classificadas em: preto, azul-violeta e verde (Figura 8). A cor do pronoto foi definida pela tonalidade de sua porção distal, por conta da presença dos cornos torácicos nos machos e da mancha nas fêmeas, além das cores iridescentes que variam de acordo com o ângulo observado. Para os élitros, os quais não manifestam iridescência, foi considerada a estrutura completa.

Figura 7 – Espectro de luz visível em paralelo com machos e fêmeas de *P. splendidulus*



Fonte: Adaptado de Encyclopædia Britannica (2023)

Figura 8 – Élitro preto, azul-violeta e verde, respectivamente de *P. splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

A idade foi aferida pela observação de aspectos e estruturas somáticas externas dos besouros, especificamente a intensidade da cor do exoesqueleto e a condição dos dentes tibiais e tarsos das pernas frontais. Com base nisso, os indivíduos foram classificados em três grupos: jovem, intermediário e velho (Figura 9). Jovem: brilhante e pernas completamente íntegras; intermediário: pouco brilhante e pernas parcialmente desgastadas; velho: fosco e pernas muito desgastadas.

Figura 9 – Besouro *P. splendidulus* jovem, intermediário e velho, respectivamente



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

3.4 ANÁLISES DE DADOS

As variações na abundância total, assim como na de fêmeas, machos *major* e machos *minor*, foram correlacionadas com os locais de coleta e as estações do ano por meio de análises de variância, e com a temperatura e precipitação através de regressões lineares para

observar a variação da abundância nos momentos mais quentes ou mais chuvosos do ano. A variação de tamanho dos três grupos de morfotipos também foi correlacionada com a temperatura e precipitação. As variáveis de cor e idade foram organizadas por categorias e foram realizados testes qui-quadrado para observar se essas diferem entre locais e estações do ano. A análise de dados e os gráficos foram executados com uso do programa RStudio.

4 RESULTADOS

4.1 ABUNDÂNCIA POPULACIONAL

Ao longo das 14 coletas, realizadas ao longo de 4 anos e meio, foram contabilizados um total de 352 indivíduos de *P. splendidulus*, com 119 coletados no PAEST, 124 no PERI e 109 na UCAD (Tabela 1). Análises de variância de Friedman (dados pareados por coleta) mostram que não há diferença estatisticamente significativa de abundância entre as áreas de estudo [Friedman₍₂₎=0,71; p=0,699].

Tabela 1 – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

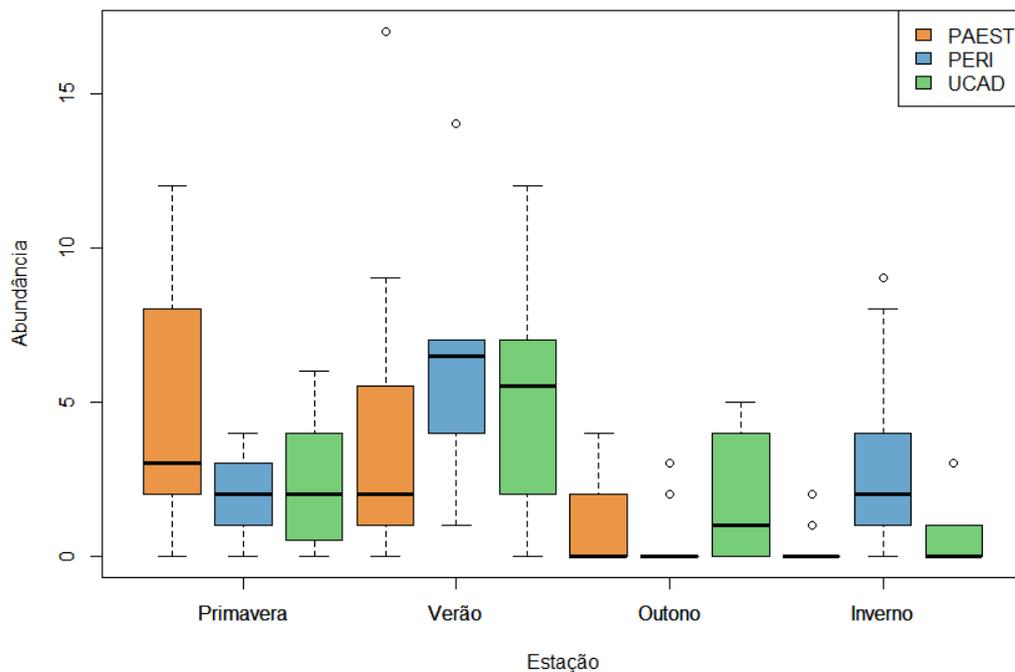
Morfotipo	PAEST	PERI	UCAD	Total
Fêmea	55 (46%)	54 (43%)	38 (35%)	147 (42%)
Macho <i>major</i>	47 (40%)	28 (23%)	29 (27%)	104 (29%)
Macho <i>minor</i>	17 (14%)	36 (29%)	42 (38%)	95 (27%)
Macho s/ def	0 (0%)	6 (5%)	0 (0%)	6 (2%)
Total	119	124	109	352

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

As análises de regressão mostram que houve relação positiva entre a abundância e a temperatura média do solo nos dias de coleta somente em um dos locais amostrados, na UCAD ($Y = -23,49 + 1,57X$; $t = 2,44$; $p = 0,031$). Essa relação foi impulsionada de forma significativa pela abundância das fêmeas, em que a cada grau de temperatura houve um aumento de 0,64 fêmeas ($Y = -10,13 + 0,64X$; $t = 2,50$; $p = 0,027$). Tanto a precipitação dos dias de coleta como a mensal não exerceram efeito significativo sobre a abundância dos indivíduos, em nenhuma das populações (Apêndice G).

Quando agrupados os dados por estação do ano, análises de variância mostraram que a abundância varia ao longo das estações nas três populações (PAEST [F(3,36)=4,10; p=0,013], PERI [F(3,32)=9,41; p<0,001] e UCAD [F(3,36)=6,24; p=0,001]), mostrando que existe um comportamento sazonal (Figura 10) (Apêndice H). Testes de Tukey realizados *a posteriori* mostram que no PAEST a maior abundância foi na primavera e a menor no inverno, no PERI também houve maior abundância de besouros no verão, em comparação com primavera/outono, e na UCAD houve diferença entre verão, com maior número de indivíduos coletados, que no outono/inverno.

Figura 10 – Abundância de *P. splendidulus* em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



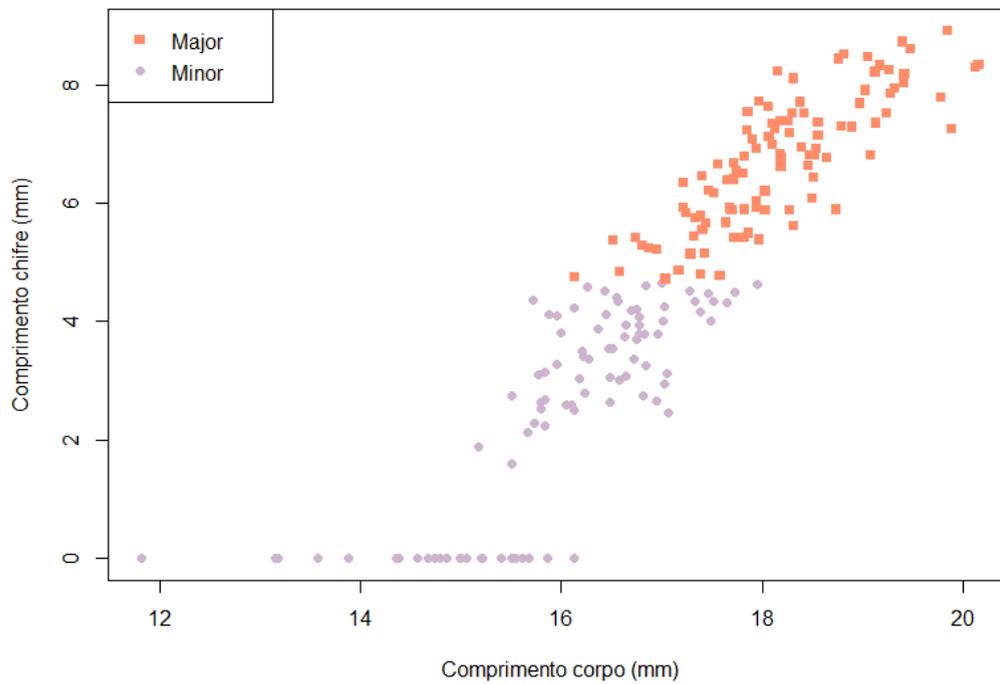
Fonte: Elaborado pela autora (2024)

Dos espécimes coletados, 147 eram fêmeas e 205 machos, sendo que a proporção sexual macho/fêmea foi de 1:0,54 no PAEST, 1:0,56 no PERI e 1:0,65 na UCAD. Dos 205 besouros machos, 29% eram *major*, 27% *minor* e 6% não foi possível definir o morfotipo, por se encontrarem fora da Coleção Entomológica (Tabela 1). Não houve diferença significativa entre os locais de estudo em relação à abundância de fêmeas [Friedman₍₂₎=0,04; p=0,978], de machos *major* [Friedman₍₂₎=0,88; p=0,643] e de machos *minor* [Friedman₍₂₎=2,26; p=0,323].

Acerca do comprimento do corno cefálico a média de machos *major* foi de 6,70 (± 1,09) mm e a de machos *minor* foi de 2,50 (± 1,72) mm. Em muitos casos, machos *minor*

exibiram corpo pequeno e chifres excepcionalmente curtos ou ausência destes e machos *major* corpo grande e chifres bastante longos. Porém, nem todos os machos da espécie foram facilmente identificáveis quanto ao morfotipo, representados por medidas em “meio-termo” páreo aos indivíduos nos extremos citados. Os machos da espécie foram classificados em *major* quando o chifre atingiu cerca de 4,70 mm de comprimento (Figura 11).

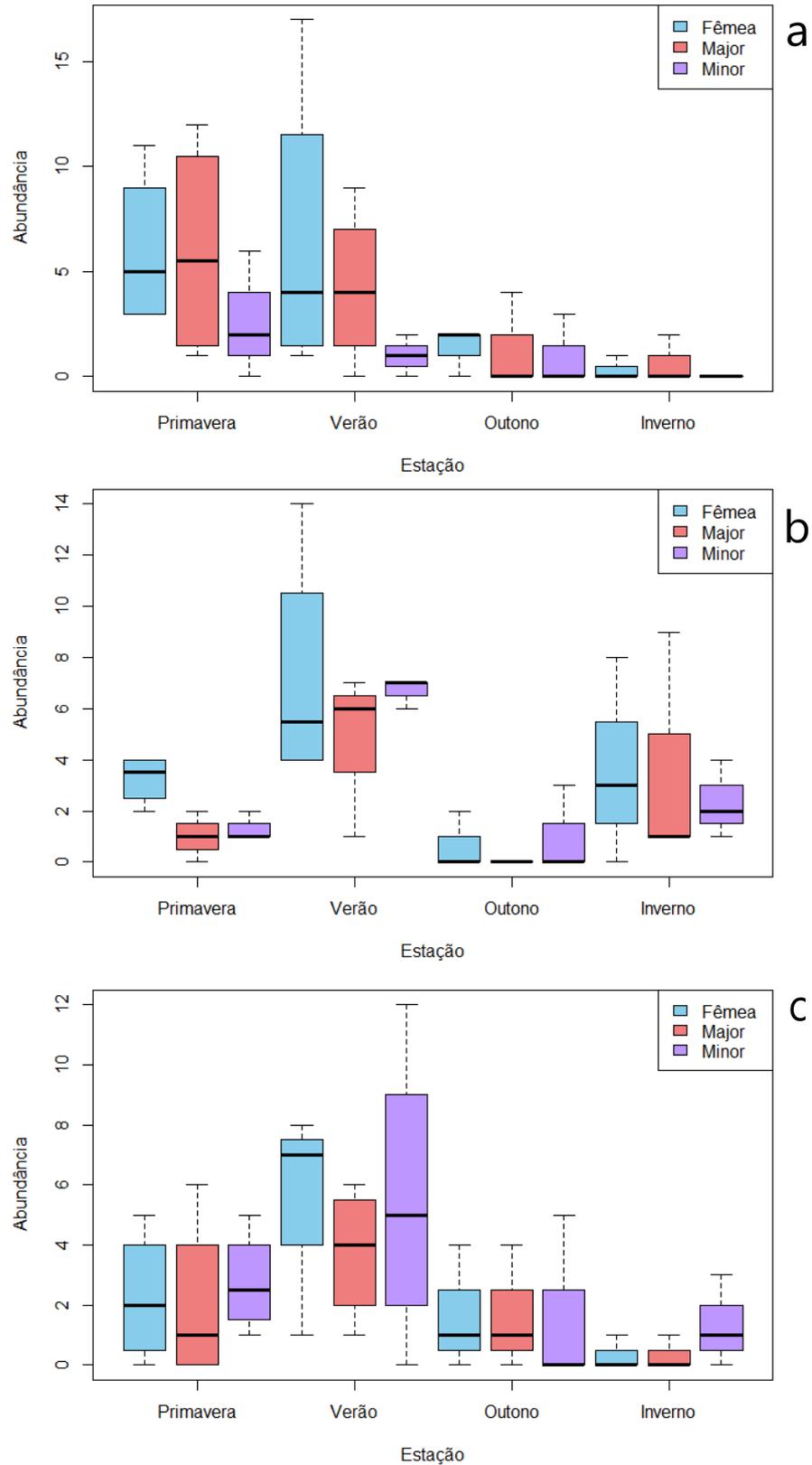
Figura 11 – Relação entre comprimento do corno cefálico e comprimento do corpo de machos *P. splendidulus*



Fonte: Elaborado pela autora (2024)

A abundância de cada morfotipo não diferiu significativamente entre estações do ano em nenhuma das populações (Apêndice H) (Figura 12).

Figura 12 – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



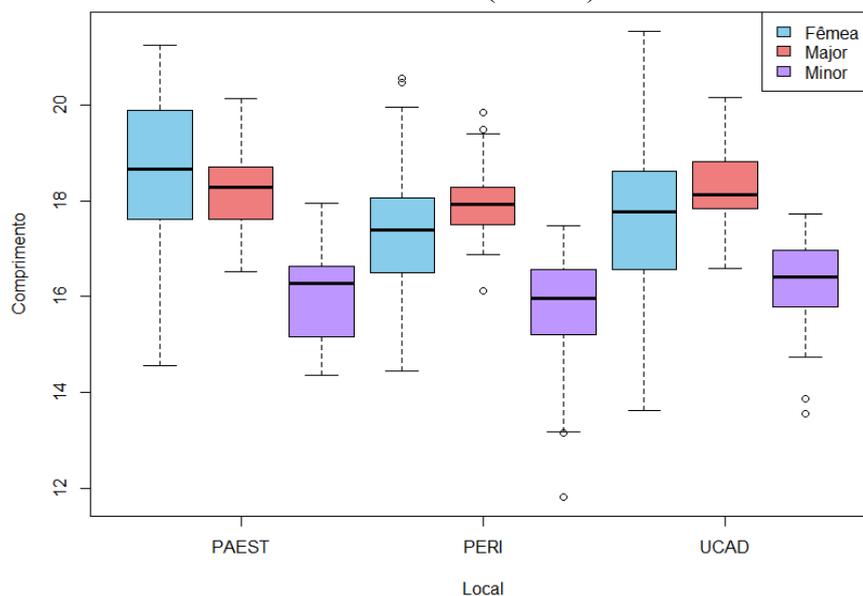
Fonte: Elaborado pela autora (2024)

4.2 TAMANHO DO CORPO

No que concerne ao tamanho do corpo, a média (e desvio padrão) do comprimento das fêmeas foi de 17,97 ($\pm 1,69$) mm, dos machos *major* de 18,17 ($\pm 0,82$) mm e dos machos *minor* de 16,02 ($\pm 1,09$) mm. A média da largura do corpo das fêmeas foi de 11,45 ($\pm 1,05$) mm, dos machos *major* de 11,77 ($\pm 0,54$) mm e dos machos *minor* de 10,33 ($\pm 0,65$) mm.

Análise de variância de dois fatores mostrou que o tamanho difere entre os morfotipos [$F_{(2,331)}=85,31$; $p<0,001$] e entre populações [$F_{(2,331)}=7,67$; $p<0,001$]. Um teste Tukey *a posteriori* confirmou que os machos *major* não são estatisticamente diferentes das fêmeas, mas há uma diferença significativa do tamanho de machos *minor* em relação a ambos grupos. Além disso, o teste mostrou diferença dos morfotipos apenas para as fêmeas do PAEST que se distinguem daquelas do PERI, sendo estas menores (Figura 13).

Figura 13 – Média do comprimento de fêmeas, machos *major* e machos *minor* de *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

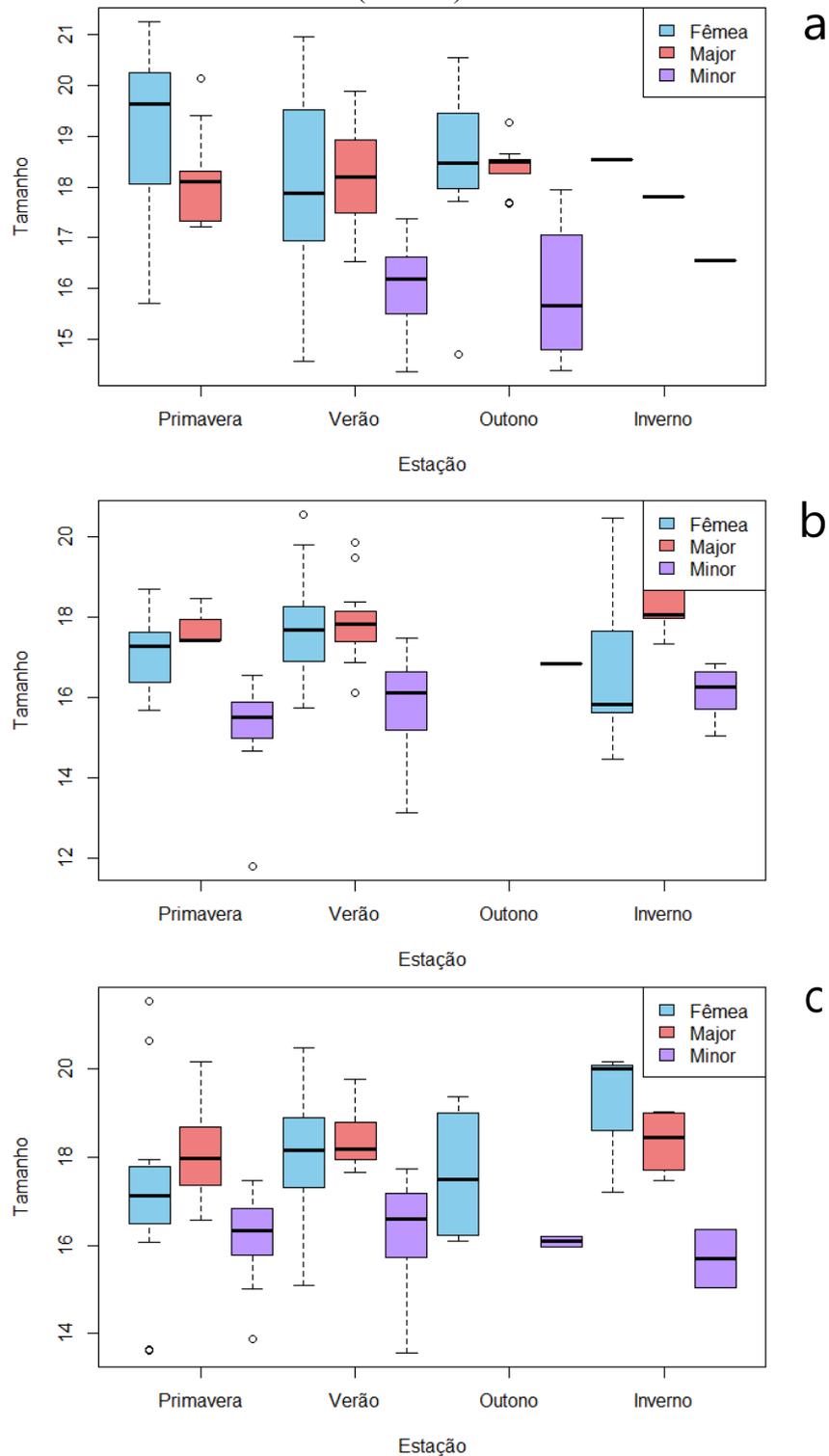


Fonte: Elaborado pela autora (2024)

Análises de regressão mostram que a temperatura do solo nos dias de coleta não apresentou significância sobre o tamanho dos indivíduos em nenhuma população. A precipitação dos dias de coleta e a mensal também não foram fatores associados ao tamanho dos besouros (Apêndice G). O tamanho de cada morfotipo foi testado em análises de variância quanto às estações do ano (Apêndice H). Os resultados mostram que não houve diferença significativa no tamanho de cada morfotipo ao longo das estações, isto é, todas as fêmeas

foram estatisticamente iguais independente da época, o mesmo entre machos *major* e entre machos *minor* (Figura 14).

Figura 14 – Tamanho dos morfotipos de *P. splendidulus* em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

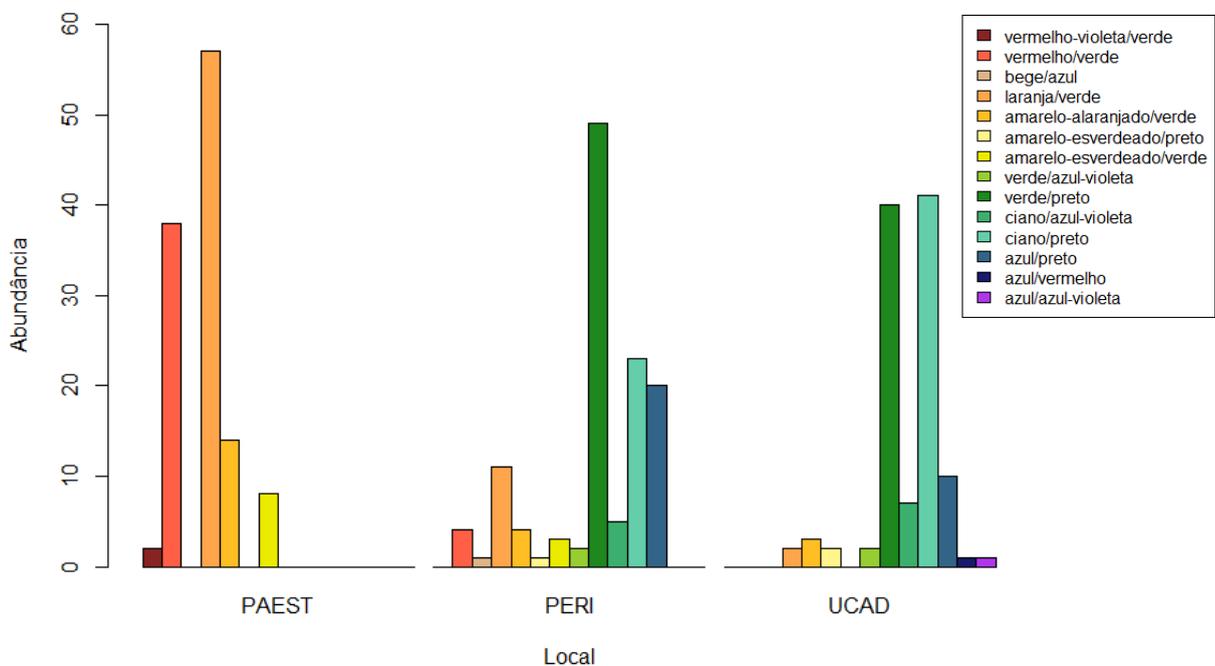


Fonte: Elaborado pela autora (2024)

4.3 COLORAÇÃO

Na relação cor do pronoto/cor do élitro, a maioria dos indivíduos coletados eram verde/preto (25,4%), seguido por laranja/verde (19,9%), ciano/preto (18,2%) e as demais cores. Além das colorações descritas, foi também identificado 1 indivíduo bege/azul, 1 azul/vermelho e 1 azul/azul-violeta. No total, foram constatados 14 padrões diferentes. Há uma grande variação de cores presentes entre as áreas de estudo (Figura 15). Os besouros no PERI e na UCAD manifestaram uma diversidade de colorações, muitas destas em comum, com ocorrência principalmente dos padrões verde/preto e ciano/preto. De maneira oposta, o PAEST discerne completamente dos outros locais, dispõe um número exuberante de indivíduos laranja/verde, amarelo-alaranjado/verde e vermelho/verde e demonstra poucos padrões de cores, apenas 5 em confronto com os 10 da UCAD e 11 do PERI. Um teste qui-quadrado realizado mostrou uma grande diferença entre as categorias de cores e os locais de estudo ($\chi^2_{(26)}=281,53$; $p<0,001$).

Figura 15 – Coloração de indivíduos *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

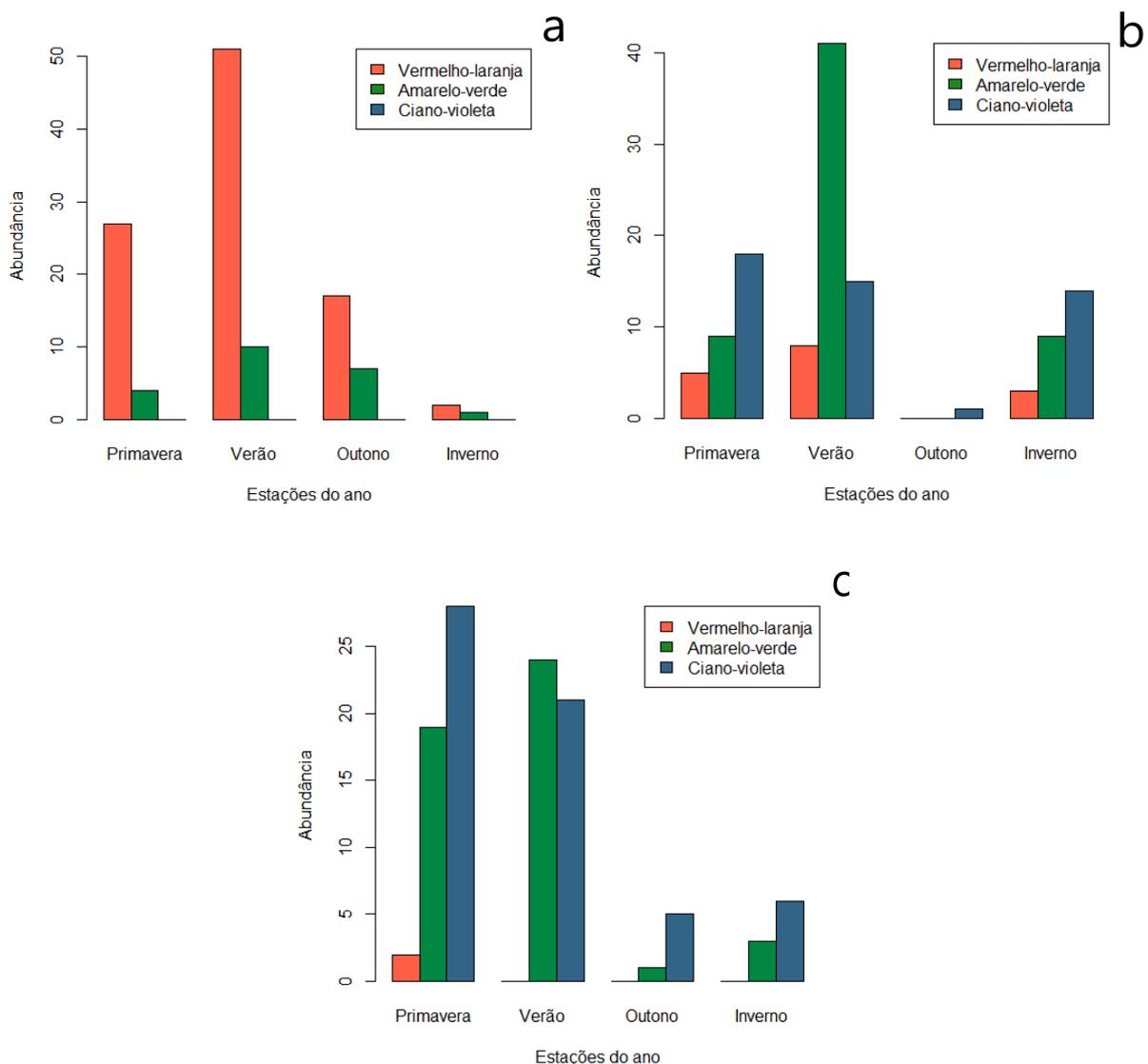


Fonte: Elaborado pela autora (2024)

Para analisar a variação de cores ao longo das estações do ano, os padrões observados foram agrupados em três categorias: vermelho-laranja (vermelho-violeta/verde,

vermelho/verde, bege/azul, laranja/verde); amarelo-verde (amarelo-alaranjado/verde, amarelo-esverdeado/preto, amarelo-esverdeado/verde, verde/azul-violeta, verde/preto); e ciano-violeta (ciano/azul-violeta, ciano/preto, azul/preto, azul/vermelho, azul/azul-violeta). Testes qui-quadrado entre as três categorias de cores e as estações do ano mostram que não há diferença significativa no PAEST ou na UCAD, porém, no PERI existe associação entre essas variáveis ($\chi^2_{(6)}=16,71$; $p=0,010$) (Apêndice I). Neste local, durante o verão os besouros da categoria amarelo-verde foram muito proeminentes em relação aos vermelho-laranja e ciano-violeta. As demais estações não expressaram contraste de abundâncias em tal intensidade (Figura 16).

Figura 16 – Coloração de *P. splendidulus* em cada estação do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



Fonte: Elaborado pela autora (2024)

4.4 IDADE

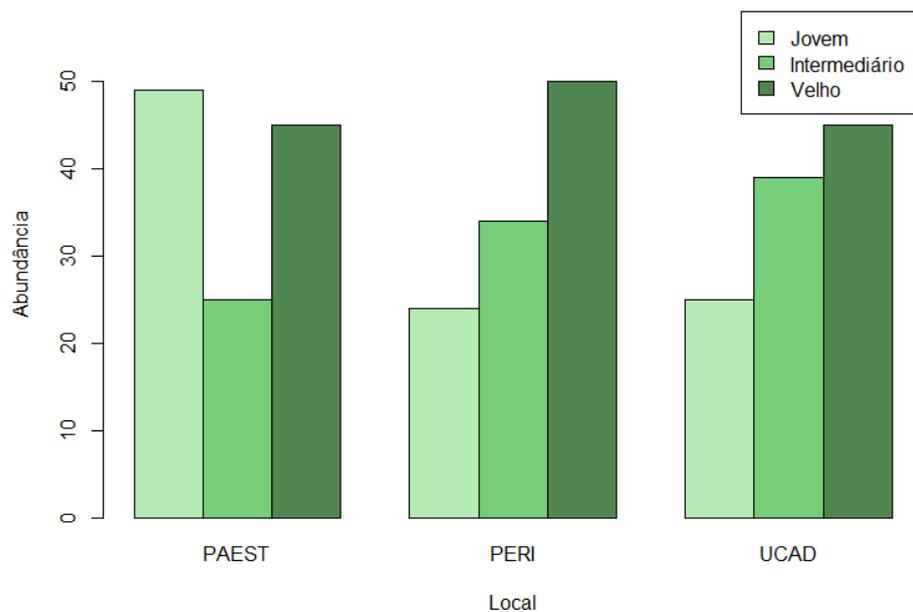
Acerca da idade dos indivíduos de *P. splendidulus*, ao todo foram classificados 98 besouros como jovens, 98 intermediários e 140 velhos (Tabela 2). A abundância de indivíduos de cada uma dessas categorias diverge entre as áreas de coleta (Figura 17), como mostrado por testes qui-quadrado ($\chi^2_{(4)}=14,65$; $p=0,005$) (Apêndice I). No PAEST houve pouca ocorrência de intermediários e os jovens são consideravelmente mais abundantes, seguido pelos velhos ($\chi^2_{(2)}=8,33$; $p=0,015$). No PERI o número de besouros velhos é grande ($\chi^2_{(2)}=9,55$; $p=0,008$). A UCAD apresentou proporções etárias similares ($\chi^2_{(2)}=5,80$; $p=0,055$).

Tabela 2 – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Idade	PAEST	PERI	UCAD	Total
Jovem	49 (41%)	24 (22%)	25 (23%)	98
Intermediário	25 (21%)	34 (32%)	39 (36%)	98
Velho	45 (38%)	50 (46%)	45 (41%)	140
Total	119	108	109	336

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

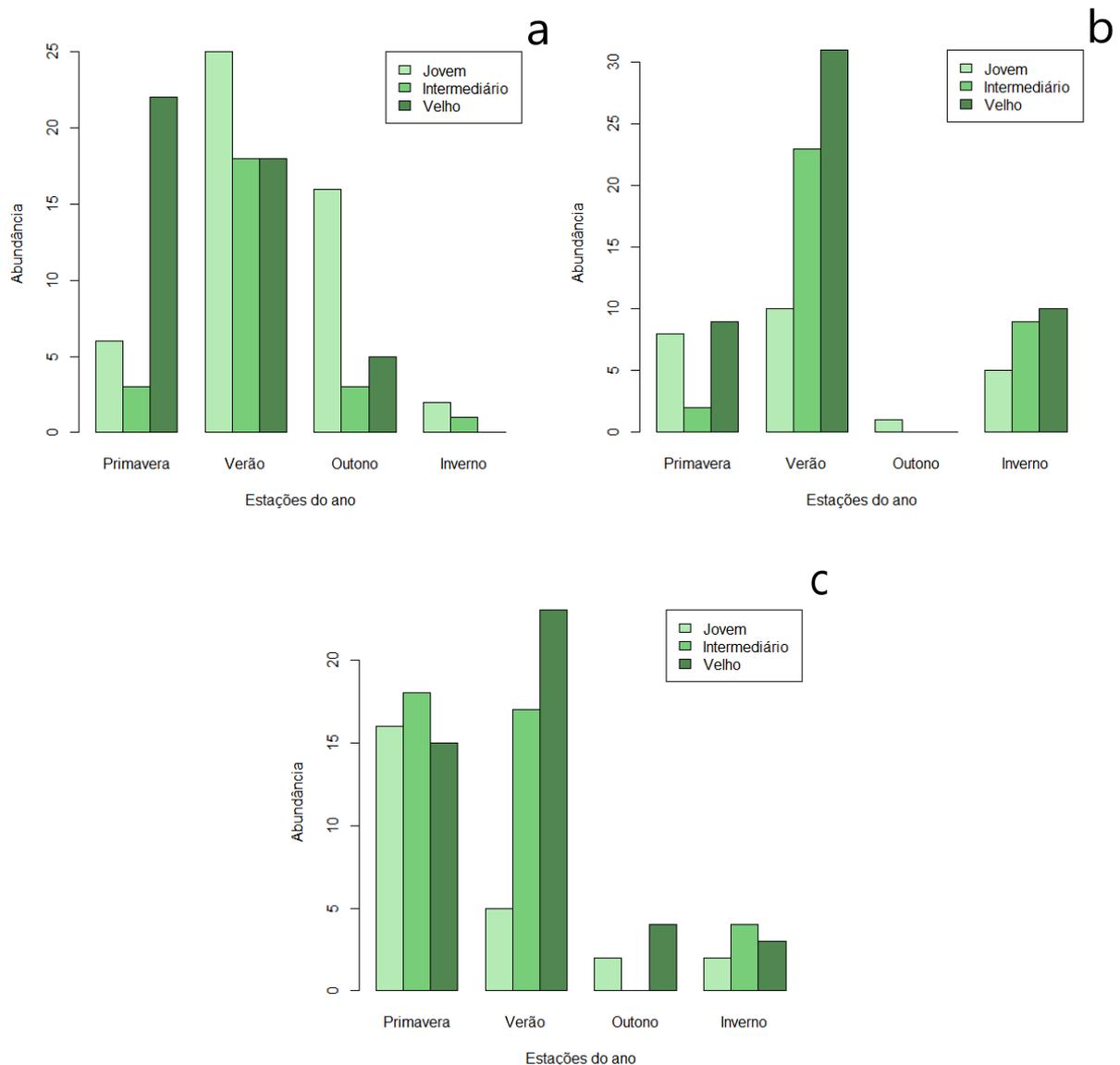
Figura 17 – Idade de indivíduos *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



Fonte: Elaborado pela autora (2024)

Em complemento, outro teste realizado entre a idade e as estações do ano mostra as faixas etárias distribuídas de forma desigual dependendo da época no PAEST ($\chi^2_{(6)}=25,97$; $p<0,001$). Porém, não houve correlação no PERI ou na UCAD (Apêndice I). No PAEST, ocorreu uma enorme quantidade de besouros velhos na primavera. No verão, a abundância geral aumenta, com presença de muitos jovens. No outono, o número de jovens é bem mais elevado em comparação às outras classes. No inverno, a abundância é baixa para qualquer idade (Figura 18).

Figura 18 – Abundância de indivíduos *P. splendidulus* de diferentes idades por estações do ano em três locais no estado de Santa Catarina: a) Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), b) Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e c) Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



Fonte: Elaborado pela autora (2024)

5 DISCUSSÃO

A abundância de *Phanaeus splendidulus* foi similar entre as populações, vindas de áreas com condições e variáveis ambientais distintas. Enquanto o PAEST é uma área extensa e muito bem preservada, onde há ocorrência de baixas temperaturas invernais, o PERI e a UCAD estão dentro de uma ilha, com espaço restrito e localizados nas proximidades de áreas urbanas, com maior nível de degradação e intervenção humana. A abundância de todas as populações não variou com a temperatura dos dias de coleta, exceto a das fêmeas da UCAD. É conhecido que a abundância e a diversidade de escarabeíneos são influenciadas pelo aumento de altitude e latitude, que se expressam com uma diminuição da temperatura ambiente, com efeito também no tamanho e na coloração dos besouros (Moròn, 2004). A temperatura influencia nas reações químicas e metabólicas do organismo, sendo dependente das características ecológicas e biológicas de cada espécie (Gillooly *et al.*, 2001; Lobo *et al.*, 2019). *P. splendidulus* vive no interior de florestas, onde a radiação solar não é muito intensa e as temperaturas do solo oscilam pouco, já que o substrato apresenta uma capacidade de tampão, “amortecendo” a temperatura (Davies-Colley *et al.*, 2000; Lobo *et al.*, 2019; Pincebourde *et al.*, 2016). Isto poderia explicar porque esse não foi um fator influente na abundância e nas características morfológicas dos besouros coletados no PAEST, no PERI e na UCAD, áreas definidas por mata fechada.

Da mesma forma, o presente estudo não identificou a precipitação como um elemento decisivo na abundância de *P. splendidulus*. A retenção de água dos besouros está atrelada a respiração, porém, as trocas gasosas e o equilíbrio hídrico em insetos ainda é controverso. A perda de água respiratória é importante para o equilíbrio hídrico, mas essa é baixa e está estritamente relacionada com o ambiente físico onde o inseto está inserido (Chown; Davis, 2003). Ademais, a maioria dos besouros coprófagos consomem água por meio dos componentes líquidos do esterco fresco, que pode conter até 85% de água em peso, assim, esta normalmente não é um fator limitante, exceto em espécies desérticas (Scholtz, 2009c). Todas as áreas de estudo estão localizadas em ambientes de floresta ombrófila, onde a vegetação é densa e perenifólia e o período de seca é quase inexistente (Sistema Nacional de Informações Florestais, 2020). Também são áreas litorâneas, de clima predominantemente subtropical úmido e com chuvas bem distribuídas ao longo do ano. Dessa forma, a água pode não ser uma complicação para esses besouros e a interferência da precipitação e umidade não é significativa.

Em todos os locais de coleta, a maior abundância de besouros foi no verão ou primavera e a menor no outono e/ou inverno. Os resultados indicam que os *P. splendidulus* sofrem efeito da sazonalidade, com ocorrência distinta em cada período, e possuem um ciclo de atividade ao longo do ano. Isso é evidente em especial no PAEST, localizado em uma região onde a variação de temperatura durante o ano é acentuada, atingindo graus muito mais baixos do que na Ilha de Santa Catarina, e a abundância claramente acompanha esse gradiente. A sazonalidade exerce forte influência na abundância e atividade dos insetos (Vasconcellos *et al.*, 2010). Apesar da temperatura e precipitação não afetarem de forma direta a abundância de indivíduos, a mudança de estação, e por conseguinte dessas variáveis ambientais, fotoperíodo e outros agentes, está fortemente atrelada a ocorrência e atividade dos besouros. A precipitação e a umidade do substrato afetam vastamente os insetos em ecossistemas neotropicais, e a sazonalidade desses fatores resulta em grandes variações de abundância durante o ano (Gill, 1991; Janzen, 1973; Wolda, 1978). A água é essencial para a vida, pois está relacionada, entre outros, à capacidade de regular o calor corporal, manter a homeostase e realizar atividades metabólicas. Em regiões constantemente quentes e úmidas, o número de indivíduos ao longo do ano é maior e estes permanecem ativos durante todas as estações (Edmonds, 1994; Morón, 2004). De maneira oposta, populações que habitam áreas onde há um período mais seco são menos abundantes e possuem um ciclo de vida associado às chuvas durante os meses mais quentes (Edmonds, 1994; Morón, 2004). Nestes locais, podem ser observadas altas densidades populacionais de besouros em épocas propícias, com muitas espécies coincidindo com as primeiras chuvas de verão, momento no qual ocorre maior competição por parceiros e recursos.

Para corroborar essa realidade, Janzen (1983) demonstra que em florestas tropicais com longos períodos de seca a maioria dos escarabeíneos são fortemente sazonais e o aparecimento de espécies grandes, como as do gênero *Phanaeus*, coincide com o início das chuvas em maio, e na estação seca apenas espécies pequenas permaneceram. Em florestas tropicais úmidas, todavia, não foram observadas sazonalidades evidentes em escarabeíneos, sendo a ordem de abundância das espécies constante na transição da estação chuvosa para a seca (Gill, 1991; Peck; Forsyth, 1982). No Brasil, Hernández (2007) e Vasconcellos *et al.* (2010) relatam que na Caatinga do nordeste a abundância e a riqueza de Coleoptera foi afetada pela precipitação e umidade. Na Mata Atlântica do sudeste brasileiro, em São Paulo, estudos de Hernández e Vaz-de-Mello (2009) com besouros escarabeídeos também apontam que a abundância de indivíduos e a riqueza de espécies estão relacionados às condições climáticas e mostram tendência à sazonalidade, sendo os maiores números em épocas quentes

e chuvosas, e os menores no inverno. Contudo, estes autores ressaltam que algumas espécies, entre essas *P. splendidulus*, foram pouco abundantes e não foi possível inferir seu padrão de atividade temporal ao longo do ano. Pesquisas de Stumpf *et al.* (1986), na Mata Atlântica do Paraná, região sul, confirmam que mudanças sazonais na abundância da maioria das espécies de escaravelhos estão relacionadas à precipitação, com ocorrência de números mínimos em fevereiro, o mês mais seco do estudo. Adicionalmente, nenhum membro do gênero *Phanaeus* é conhecido por ter ocorrência em locais onde as chuvas se concentram durante os meses mais frios (Edmonds, 1994).

Nesse contexto, várias espécies possuem sincronia com as condições climáticas, como temperatura e precipitação, principalmente em ecossistemas onde há distinção nítida entre as estações chuvosas e secas (Hernández, 2007; Janzen, 1973; Vasconcellos *et al.*, 2010; Wolda, 1988). Porém, as respostas não são uniformes e dependem das características do habitat e do próprio táxon (Vasconcellos *et al.*, 2010). Além disso, a sazonalidade das chuvas exerce mais influência na abundância de insetos nos ecossistemas terrestres tropicais. Por outro lado, a temperatura é mais importante em regiões subtropicais e temperadas (Gill, 1991; Wolda, 1988). Assim, é plausível os *P. splendidulus* serem impactados pelo período do ano ao invés de interagirem em uma associação retilínea com a temperatura e a pluviosidade. Isso é evidenciado pela maior abundância de indivíduos em conjunto com o aumento das chuvas nos meses quentes do verão e pela menor abundância com a baixa precipitação invernal.

Acerca da proporção sexual, em todos os locais de coleta ocorreu aproximadamente o dobro de machos para a quantidade de fêmeas. Nessas áreas, provavelmente a competição pelo acesso à fêmea é bem acentuada. A escolha do parceiro pré-cópula consiste na seleção ativa da fêmea e na competição entre machos. Na primeira, a distinção pela fêmea é fundamentada por traços morfológicos e comportamentais indicadores de qualidade, como tamanho do corpo e chifres; na segunda, estas características são determinantes do resultado de uma disputa e do acesso bem-sucedido à fêmea (Scholtz, 2009d). A escolha do parceiro pós-cópula envolve a seleção depois do acasalamento, pela escolha da fêmea (interrupção da cópula, retenção diferencial de espermatozoides, entre outros) e competição espermática (Scholtz, 2009d).

A proporção de morfotipos foi similar dentre as populações do PAEST, do PERI e da UCAD. Mudanças sazonais podem resultar na variação da qualidade do alimento, além da disponibilidade de recurso e da ocorrência de competição variar sob diferentes condições ambientais (Scholtz, 2009b). À vista disso, alguns ninhos terão grandes quantidades de alimento e outros menos, e espera-se que a frequência de machos *major* e *minor* seja

aproximadamente a mesma (Scholtz, 2009b). O descrito foi observado nas populações de *P. splendidulus* analisadas.

O tamanho do corpo e o comprimento do chifre de *P. splendidulus* aumentaram de forma concomitante e em uma relação progressiva. Isto é, havia machos *minor* de chifres curtos e pequeno tamanho, indivíduos intermediários com chifres e tamanhos medianos, e machos *major* de chifres longos e grande tamanho. Um escarabeíneo macho ser *major* ou *minor* geralmente é relativo ao tamanho do seu corpo (Tomkins; Hazel, 2011). Machos que excedem determinado tamanho corporal produzem chifres completamente desenvolvidos e machos pequenos manifestam chifres rudimentares ou ausentes (Moczek; Emlen, 2000). A variação no tamanho do escarabeíneo adulto é resultado da quantidade e da qualidade dos alimentos fornecidos para a larva em desenvolvimento (Scholtz, 2009b). Assim, o comprimento dos chifres em relação ao tamanho do corpo também é influenciado pela dieta. Com mais alimento disponível e de alta qualidade, os machos produzem chifres e massa corporal maior do que quando a qualidade é baixa e o recurso é escasso (Emlen, 1997; Scholtz, 2009b).

O crescimento de chifres prolonga o desenvolvimento do besouro e, como os recursos na bola ninho são finitos, ocorre desvio de nutrientes de outras áreas, e consequente diminuição do desenvolvimento dessas, para favorecer o crescimento de chifres (Nijhout; Emlen, 1998). Ainda que a produção dessas estruturas seja fisiologicamente custosa, tamanho corporal e chifres maiores proporcionam vantagem durante o combate contra rivais, no bloqueio físico de túneis e no acesso reprodutivo às fêmeas (Scholtz, 2009d). O comprimento do chifre está dissociado da hereditariedade em *Onthophagus acuminatus*, sendo as formas de machos *major* e *minor* produto do desenvolvimento larval, que levam a diferenças individuais do tamanho do corpo (Emlen, 1994). Em complemento, Moczek e Emlen (2000) comprovaram posteriormente que a diferença nas condições alimentares produz machos com chifres grandes (*major*) e com chifres pequenos (*minor*). Em face do argumentado, o efeito do ambiente é significativo sobre a variação do comprimento do chifre e resulta em machos com estratégias de acasalamento distintas. Isso também explica a ocorrência de indivíduos intermediários, que provavelmente consumiram alimento em uma quantia não tão farta ou de razoável qualidade. Contudo, ressalta-se que ainda é incerta a extensão pela qual fatores ambientais ou genéticos determinam o tamanho dos besouros.

Vários grupos de escarabeíneos tuneleiros apresentam machos com comportamentos e morfologias diferentes. Frequentemente, o macho *major* protege a entrada do ninho e patrulha os túneis contra intrusos; o macho *minor*, por sua vez, entra de forma furtiva por

meio da construção de túneis laterais que intersectam com a galeria protegida (Huerta *et al.*, 2023; Moczek; Emlen, 2000). Caso não seja encontrado pelo macho dono do ninho, o macho *minor* copula com a fêmea. No entanto, se for descoberto, este retorna ou cria novos túneis laterais e mantém-se inativo por longos períodos de tempo, para posteriormente invadir o túnel principal em busca da fêmea (Emlen, 2000; Huerta *et al.*, 2023).

O comprimento do chifre indica o tamanho do corpo do macho, o que é relevante em interações agonísticas de competição por ser um preditor da habilidade de lutar (Vulinec, 1997). Cornos longos permitem que os machos ergam e virem seus oponentes durante as disputas. Desta forma, indivíduos maiores com essa característica são mais propensos a ganhar e possuem vantagem competitiva na posse do túnel, em bloquear a entrada deste e proteger o ninho contra invasores (Knell, 2011; Kerman *et al.*, 2018; Byrne; Dacke, 2011). Além disso, os chifres podem agir como sinais visuais em besouros diurnos que interagem na superfície, como os *Phanaeus* (Knell, 2011; Vulinec, 1997). A agressão entre machos da tribo Phanaeini é baixa, portanto, seus chifres raramente são usados no combate, sendo este evitado por uma avaliação entre os indivíduos quanto a aparência do chifre, realçado pela iridescência (Scholtz, 2009a; Vulinec, 1997). Por outro lado, chifres curtos ou ausentes aumentam a agilidade nos túneis, contribuindo para deslocamentos furtivos eficazes, que exigem alta destreza, para acessar as fêmeas (Kerman *et al.*, 2018; Moczek; Emlen, 2000). Ante o exposto, as táticas reprodutivas utilizadas pelos machos favorecem dois fenótipos opostos de forma distinta, isto poderia esclarecer a baixa ocorrência de indivíduos de morfologias intermediárias nas populações (Moczek; Emlen, 2000). Todavia, neste trabalho não foi observado uma separação clara entre esses dois extremos, com apenas machos *major* grandes e machos *minor* pequenos. Em vez disso, há um aumento contínuo do tamanho do corpo dos indivíduos em relação ao comprimento de seus chifres, resultando em morfologias intermediárias.

Os resultados levantados a respeito do tamanho do corpo de *P. splendidulus* contrariam a hipótese inicial, a qual afirma que o tamanho dos machos *minor* seria semelhante ao das fêmeas para se camuflar. Na espécie, o comprimento e a largura das fêmeas são muito próximos das medidas dos machos *major*. Em comparação a estes morfotipos, os machos *minor* são bastante menores. Certamente o pequeno tamanho confere agilidade e auxilia a entrada despercebida nos túneis (Kerman *et al.*, 2018).

O tamanho das fêmeas do PAEST foi significativamente maior do que o das fêmeas do PERI. A competição entre fêmeas ocorre durante a defesa de seus ninhos contra outras fêmeas que tentam assumir controle destes ou roubar partes do alimento armazenado (Scholtz,

2009d). Apesar do efeito do tamanho corporal no resultado de competições ser mais forte entre os machos, é evidente que fêmeas grandes possuem maior probabilidade de vencer disputas do que aquelas pequenas (Scholtz, 2009d). Como não ocorre migração de indivíduos entre as duas populações por estarem separadas espacialmente, há possibilidade do tamanho ser peculiar de cada local, e não uma característica de aptidão. O desenvolvimento e crescimento de um inseto é definido por fatores como a quantidade e qualidade do recurso alimentar, umidade e calor, organismos predadores e competidores, agentes mutagênicos e toxinas e sinais ambientais, como o fotoperíodo (Gullan; Cranston, 2008). Um intervalo de dormência pode interromper o desenvolvimento do ovo até o adulto, especialmente em condições ambientais desfavoráveis como secas e temperaturas muito baixas ou altas (Gullan; Cranston, 2008). No PAEST, por ser uma área vasta e bastante conservada, com vegetação densa e grande diversidade faunística, o recurso pode ser mais abundante e de melhor qualidade. Em consequência, as larvas de *P. splendidulus* providas com esses alimentos podem desenvolver-se em adultos de tamanhos maiores. Ademais, fêmeas grandes são capazes de construir bolas ninho maiores, com mais alimento, em comparação às fêmeas pequenas que são fisicamente limitadas a produzir bolas ninho menores.

Quanto à temperatura, neste trabalho não houve relação entre o tamanho do corpo e a temperatura do solo nos períodos de coleta, mostrando que o tamanho corporal não varia sazonalmente. A cutícula do exoesqueleto dos besouros atua no controle térmico passivo da temperatura corporal, sem envolver gastos energéticos ou alterações metabólicas (Amore *et al.*, 2017). Fatores físicos possuem grande influência na taxa de aquecimento e o tamanho corporal poderia dificultar ou facilitar a rapidez do aquecimento interno do corpo (Amore *et al.*, 2017). A superfície corporal de um organismo está intimamente relacionada com a termorregulação. A relação entre área de superfície e volume do corpo de organismos de tamanhos pequenos é grande se comparados a indivíduos de tamanhos maiores, nos quais a razão superfície/volume é menor. Isto significa que estes perdem menos água por evaporação e, por conseguinte, possuem uma maior capacidade de retenção de calor (Alcântara *et al.* 2023; Kühnel *et al.*, 2016). Em face desse princípio, é esperado a ocorrência de indivíduos maiores em temperaturas mais quentes. Além disso, como são seres ectotérmicos, que dependem de fontes externas de calor, e peilotérmicos, pois a temperatura corporal varia conforme a ambiental, temperaturas altas aumentam o metabolismo e o crescimento, ao passo que temperaturas baixas têm o efeito oposto, reduzindo-os. A par desses argumentos, é entendido que, em muitos casos, o tamanho corporal dos insetos é maior à medida que a temperatura aumenta. Entretanto, em decorrência mecanismos complexos que podem estar

envolvidos, este padrão demonstra-se variável na ordem Coleoptera (Hensen *et al.*, 2020; Atkinson, 1994).

Da mesma forma que a temperatura, o tamanho dos *P. splendidulus* não variou conforme a precipitação. Umidades relativas baixas podem afetar a sobrevivência e a oviposição dos besouros e seu desenvolvimento pode se tornar mais lento. Em umidades relativas muito altas os besouros e seus ovos podem se afogar ou ficar mais suscetíveis a infecções por patógenos (Gullan; Cranston, 2008). Cita-se como exemplo ninhos infectados por parasitas, tais como larvas de mosca, que reduzem a quantidade de alimento disponível para as larvas de besouro, por conseguinte, indivíduos menores ou mais fracos emergem das pupas (Scholtz, 2009a).

Referente à sazonalidade, constatou-se que o tamanho dos *P. splendidulus* permaneceu o mesmo independente da estação do ano em que ocorreram. Em muitos grupos de insetos, o tamanho do corpo varia em relação a fatores ambientais, inclusive altitude e mudanças sazonais de temperatura e precipitação. Pesquisas de Alcântara *et al.* (2023), na Mata Atlântica de Santa Catarina, em duas áreas de diferentes altitudes, revelam que as duas espécies de escarabeíneos estudados, *Canthon rutilans cyanescens* e *Dichotomius sericeus*, foram maiores nos meses de verão. Em uma delas, para a população de Santo Amaro da Imperatriz, de baixa altitude (200 m) e altas temperaturas comparado à Rancho Queimado (800 m), existiu uma relação linear entre tamanho e temperatura do solo, com influência positiva desta sobre o comprimento do corpo, porém, a outra espécie não apresentou correlação (Alcântara *et al.*, 2023). Emlen (1997) indica que durante os períodos de transição de úmido para seco e de seco para úmido os besouros de seu experimento foram significativamente maiores, em comparação com as estações chuvosas e secas.

A disponibilidade de alimentos varia de acordo com a sazonalidade em insetos tropicais. Besouros coprófagos demonstram variações sazonais substancialmente menores do que aqueles que usam outros tipos de alimentos no mesmo ambiente, pois a quantidade de esterco de grandes mamíferos não difere tanto comparado a frutas, néctar, pólen, folhas decíduas, entre outros (Janzen, 1983). Posto isso, há possibilidade de o tamanho sofrer efeito de outros fatores e estar mais relacionada com mecanismos genéticos e com a disponibilidade de alimento fornecido na bola ninho, produzindo besouros maiores ou menores, o que permanece de certo modo constante ao longo do ano, principalmente por se tratar de ambientes de clima úmido e com chuvas bem distribuídas.

Neste estudo, foram identificados 14 padrões diferentes de cores para os *P. splendidulus*. Edmonds (1994) descreve a porção posterior da cabeça e o pronoto da espécie

geralmente iridescentes e bem brilhantes, de cor amarelo-esverdeado, verde, verde-azulado ou azul-escuro, e os élitros mais opacos e de cor verde-escuro, azul-escuro ou preto, brilhantes nas bases e ao longo das margens. O pigídio varia de verde a amarelo-esverdeado e o ventre de preto com verde brilhante a amarelo-esverdeado nas pernas e no esterno. Além das citadas pelo autor, o pronoto também ocorre em tons mais alaranjados ou avermelhados e o élitro em cor vermelha. A coloração predominante da espécie aparenta ser a de cores claras, que ocorrem no continente (PAEST), com pronoto em tons de vermelho, laranja e amarelo, e élitro verde. A coloração rara é a de cores mais escuras, com pronoto em tons de azul e verde, e élitro preto ou azul escuro, dos besouros da Ilha de Santa Catarina (PERI e UCAD).

A coloração dos *P. splendidulus* analisados aparenta estar ligada aos locais onde habitam, sendo peculiar de cada população. Isso é evidenciado pelo enorme número de indivíduos laranja/verde e vermelho/verde no PAEST em comparação com as outras áreas de estudo. Além disso, muitos padrões de cores estão ausentes no PAEST, enquanto que no PERI e na UCAD são encontrados. No primeiro, há ênfase de grandes quantidades de besouros verde/preto, mas também houve alta abundância de ciano/preto e azul/preto. No segundo, ocorreram sobretudo indivíduos verde/preto e ciano/preto. Há mais de 10 mil anos, a Ilha de Santa Catarina foi isolada do continente. Com isto, através de processos de vicariância, as populações de besouros foram fragmentadas, e no PERI e na UCAD cores mais escuras preveleceram. Essas colorações são completamente diferentes do padrão típico encontrado no continente, no PAEST, que abrange uma população mais homogênea, de cores mais claras. O posterior avanço da urbanização na Ilha pode ter separado as populações do PERI e da UCAD, mas há prevalência das mesmas cores. Nos dias atuais, um fluxo de indivíduos entre as áreas é improvável devido à distância. As colorações escuras dos besouros do PERI e da UCAD podem ter sido adaptativas para torná-los crípticos na floresta, conferindo vantagem caso essas populações tenham comportamentos mais crepusculares ou sofram maior predação, por ocupar áreas mais degradadas do que no PAEST. Também é possível que as fêmeas tenham preferência por determinadas colorações e, na Ilha de Santa Catarina, cores escuras tornaram-se predominantes nas populações por seleção sexual.

A maioria dos escarabeíneos são de cor preta e marrom, presume-se que isto os torna crípticos contra os fundos escuros do solo, protegendo contra predadores, além de conferir uma vantagem fisiológica por absorver mais calor do ambiente (Scholtz, 2009e). Em besouros de cores claras e brilhantes acontece o oposto, o que levanta questionamentos acerca das prováveis funções da característica nesse cenário. Cores e padrões menos detectáveis em um organismo são selecionados por meio da predação, resultando em uma diversidade de

estratégias de camuflagem (Endler, 1983; Stevens; Merilaita, 2008; Ribeiro *et al.*, 2024). A visibilidade de um animal em seu ambiente depende, entre outros fatores, do sistema visual do receptor. Isto insinua que na concepção humana um inseto brilhante poderia na realidade ser críptico no seu meio (Endler, 1990). As cores iridescentes também podem funcionar como advertência e exibir um brilho intenso que dificulte a avaliação da distância precisa do inseto, devido a parte da luz refletida pertencer ao espectro completo, visível para determinados predadores, como outros insetos, aves e alguns répteis (Crowson, 1981; Hinton, 1973; Vulinec, 1997).

Além de escarabeíneos iridescentes poderem ser aposemáticos contra predadores diurnos ou crípticos e disruptivos em determinados ambientes, cores brilhantes também poderiam funcionar como sinalização social e atuar na seleção sexual, por meio da escolha do parceiro pela fêmea e competição entre machos (Ribeiro *et al.*; 2024; Scholtz, 2009a; Vulinec, 1997). Vulinec (1997) demonstrou que luz ultravioleta (UV) reflete do escudo protorácico brilhante em frequências visíveis para os insetos e evidencia a silhueta do chifre. Dessa forma, os chifres pretos desses animais contrastam contra as cores vibrantes e iridescentes do pronoto de fundo, o que gera um sinal visual muito eficaz nas disputas intrassexuais e escolha do parceiro, sendo quanto maior e mais brilhante a área iridescente mais atraente. Logo, cores e padrões mais reconhecíveis e distintivos podem ser favorecidos no contexto reprodutivo e em interações competitivas (Endler, 1983; Ribeiro *et al.*, 2024).

Na população do PERI houve diferença de cores em relação às estações do ano, com mais besouros amarelo-verde no verão. Entretanto, nas demais estações, as classes mantiveram-se em proporções similares. A ecologia e a biologia das espécies estão relacionadas às respostas e aos mecanismos de lidar com a radiação solar (Alcântara *et al.*, 2023; Alves *et al.*, 2018). É admissível que o polimorfismo de cor seja correlato ao controle da temperatura corporal nos escaravelhos e uma resposta evolutiva associada à adaptação térmica frente às condições ambientais (Hensen *et al.*, 2018; Stuart-Fox, *et al.*, 2017). A iridescência de muitos coleópteros é formada pela ultraestrutura da cutícula do seu exoesqueleto através de um processo de reflexão seletiva de comprimentos de onda visíveis, pela interferência de múltiplas camadas com diferentes índices de refração (Kinoshita; Yoshioka, 2005; Scholtz, 2009e). Cada cor absorve comprimentos de onda distintos que, em consequência, são convertidos em diferentes quantidades de energia térmica. Desse modo, fatores ambientais, como a temperatura, poderiam exercer influência na variação de cores. Além disso, a iridescência poderia prevenir o superaquecimento e permitir insetos diurnos de

fornegar em ambientes abertos, como os *P. splendidulus* que possuem cores brilhantes e ocorrem em florestas e campos (Edmonds, 1994; Vulinec, 1997).

A transmissão da radiação infravermelha para o corpo aumenta a temperatura interna dos insetos, o que intervém no seu desenvolvimento, morfologia, forrageamento, fertilidade e regulação do sistema imunológico (Crill *et al.*, 1996; Jayatilaka *et al.*, 2011; Murdock *et al.*, 2012; Taylor, 1981; Yang *et al.*, 1994). Por outro lado, a reflexão da radiação infravermelha previne o sobreaquecimento dos insetos e favorece a manutenção de temperaturas ótimas (Alves *et al.*, 2018). Exoesqueletos que refletem comprimentos de onda azuis e absorvem vermelhos produzem mais energia térmica do que exoesqueletos que refletem vermelhos e absorvem azuis (Davis *et al.*, 2008; Scholtz, 2009a). Portanto, o polimorfismo de tonalidades escuras pode ser vantajoso em ambientes frios, pois contribui na termorregulação ao manter uma temperatura corporal mais alta, e de tons mais claros em ambientes quentes, principalmente para espécies expostas ao sol, por reduzir o ganho de calor através da radiação, prevenindo o estresse térmico e o superaquecimento (Lustick *et al.*, 1980; Ribeiro *et al.*, 2024; Stuart-Fox *et al.*, 2017). No estudo atual, o retratado não foi observado nas populações de *P. splendidulus* analisadas. Se a cor representasse uma adaptação térmica, seria esperado encontrar besouros de colorações escuras no PAEST, pois é uma região de temperaturas mais frias, e predominância de cores claras no PERI e na UCAD, onde as temperaturas são mais quentes. No entanto, os resultados obtidos evidenciam o oposto. Para essas populações, a coloração não confere vantagem em relação à distribuição geográfica.

O polimorfismo de cor pode ser uma resposta a influências ambientais, especialmente em espécies com uma única variedade de cor dominante na população (Davis *et al.*, 2008). A mudança geográfica das colorações parece ser paralela à temperatura, precipitação e altitude, porém, os padrões são variáveis. Há populações com mais de uma morfologia de cor, presumivelmente representando condições ambientais de transição, e espécies com variedades que co-ocorrem e padrões menos obviamente relacionados à variação ambiental (Davis *et al.*, 2008). A coloração somente afeta a quantidade de radiação solar absorvida, e não a radiação térmica proveniente do ar, solo e objetos, absorvida por todos os tecidos do organismo (Stuart-Fox *et al.*, 2017). As propriedades térmicas dos exoesqueletos ainda precisam de mais estudos e é preciso considerar que as estratégias de termorregulação são muito variáveis entre organismos e incluem diversos outros fatores além de condições ambientais, como ecologia, comportamento, propriedades físicas e fisiologia do organismo (Stuart-Fox *et al.*, 2017). Neste trabalho, as evidências levantadas por meio de análises estatísticas apontam vigorosamente que a coloração dos *Phanaeus splendidulus*

examinados está atrelada a cada um dos locais de estudo, com a presença de cores escuras apenas na Ilha de Santa Catarina e não no continente, sendo uma característica particular de cada população, ao invés de oscilar concomitante à temperatura ambiental ou sazonalidade.

No que concerne à idade, na população do PAEST, é provável que os besouros velhos permaneçam enterrados nos meses inóspitos do inverno e se tornem mais ativos na primavera. O final dessa época é favorável para reprodução, refletida nos besouros jovens e intermediários presentes nas estações seguintes. No verão as condições são ótimas, todas as idades prevalecem e a abundância atinge seu ápice. Novos indivíduos, que estavam em fase larval em outras estações, eclodem de suas pupas e saem dos túneis subterrâneos para a superfície. A reprodução também pode ter resultado na grande quantidade de indivíduos jovens observada no outono, possivelmente no início da estação, quando as condições ainda são oportunas. Em conjunto com o inverno, representa o período de menor ocorrência e atividade dos besouros. Grande parte dos insetos evitam condições climáticas sazonais adversas, geralmente apresentando crescimento e reprodução no verão e dormência no inverno, à medida que a duração do dia diminui (Gullan; Cranston, 2008). Os besouros conseguem evitar baixas temperaturas ao permanecerem enterrados. Através do exoesqueleto, os escaravelhos adquirem calor da radiação infravermelha do solo, constituindo uma enorme vantagem para as espécies que vivem grande parte de suas vidas em túneis e galerias subterrâneas, como os *Phanaeus splendidulus* (Amore *et al.*, 2017; Simmons; Ridsdill-Smith, 2011). A temperatura do solo indica a existência de condições climáticas adequadas no exterior, influenciando na abundância de espécies (Lobo *et al.*, 2019). Quando as circunstâncias de temperatura e umidade atmosférica são oportunas, os escarabeíneos realizam suas atividades de alimentação, reprodução e dispersão (Moròn, 2004).

Ao contrário da UCAD e do PERI, localizados na Ilha de Santa Catarina, o PAEST demonstra notáveis variações de temperatura e precipitação ao longo do ano, sendo uma área com temperaturas mais frias e menos chuvas. Desse modo, fatores ambientais influenciam essa população de forma significativa e os besouros possuem um ciclo de atividade bem definido. Isso enfatiza a ideia de que os adultos permanecem enterrados no inverno, assim tendo somente um ciclo reprodutivo durante o ano, na primavera-verão.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo foi possível demonstrar que a abundância dos *Phanaeus splendidulus* varia no decurso das estações do ano, porém, não está diretamente relacionada à temperatura dos dias de coleta ou precipitação. O número total de indivíduos é semelhante entre diferentes populações, assim como a proporção de morfotipos. A proporção entre sexos apresenta menor quantidade de fêmeas, sugerindo forte competição sexual. As fêmeas e os machos *major* da espécie possuem tamanhos similares, enquanto os machos *minor* são consideravelmente menores que ambos. O tamanho do corpo não tem relação com as variáveis ambientais ou sazonalidade. Os padrões de cores são correspondentes às populações dos diferentes locais, sendo os da Ilha de Santa Catarina diferenciados daqueles do continente. Em relação ao tempo de vida, besouros jovens e velhos são encontrados nos meses de verão e próximos a este, sugerindo que os adultos podem permanecer enterrados durante os períodos de inverno.

Em conclusão, esta pesquisa foi capaz de elucidar se as variações populacionais de aspectos como abundância, tamanho, cor e tempo de vida desses besouros realmente são influenciadas pela sua distribuição espacial e temporal. Essas informações podem contribuir para o melhor conhecimento de uma espécie que exerce papéis ecossistêmicos fundamentais no ciclo de decomposição na Floresta Atlântica e que está envolvida direta e indiretamente em inúmeros processos ecológicos.

REFERÊNCIAS

- ALCÂNTARA, C. O.; SILVA, P. G.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Body size and body conditions of two dung beetles species (Coleoptera: Scarabaeidae) related to environmental temperatures. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 67, n. 2, mai. 2023. doi: 10.1590/1806-9665-RBENT-2022-0099
- ALVES, V. M.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; LOBO, J. M. Elytra absorb ultraviolet radiation but transmit infrared radiation in Neotropical *Canthon* species (Coleoptera, Scarabaeinae). **Photochemistry and Photobiology**, n. 94, p. 532–539, 2018. doi: 10.1111/php.12889
- ATKINSON, D. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *In*: BEGON, M.; FITTER, A. H. (ed.). **Advances in Ecological Research**. Academic Press, v. 25, 1994. p. 1-58. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60212-3.
- AMORE, V.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; CARRASCAL, L. M.; LOBO, J. M. Exoskeleton may influence the internal body temperatures of Neotropical dung beetles (Col. Scarabaeinae). **PeerJ**, v. 5, n. 3349, mai. 2017. doi: 10.7717/peerj.3349
- ARAÚJO, J. F.; SILVA, F. A. B.; MOURA, R. C. New records of relictual populations of dung beetle species (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Atlantic Forest of the Brazilian Northeast. **Check List**, v. 16, n. 5, p. 1289-1303, set. 2020. doi: 10.15560/16.5.1289
- BYRNE, M.; DACKER, M. The visual ecology of dung beetles. *In*: SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, T. J. (ed.). **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing, 2011. p. 177-199.
- CHOWN, S. L.; DAVIS, A. L. V. Discontinuous gas exchange and the significance of respiratory water loss in scarabaeine beetles. **The Journal of Experimental Biology**, v. 206, p. 3547-3556, out. 2003. doi: 10.1242/jeb.00603
- CRILL, W. D.; HUEY, R. B.; GILCHRIST, G. W. Within- and between-generation effects of temperature on the morphology and physiology of *Drosophila melanogaster*. **Evolution**, v. 50, n. 3, p. 1205-1218, jun. 1996. doi: 10.1111/j.1558-5646.1996.tb02361.x
- CROWSON, R. A. **The Biology of the Coleoptera**. Nova Iorque: Academic Press, 1981. 802 p.
- DAVIES-COLLEY, R. J.; PAYNE, G. W.; VAN ELSWIJK, M. Microclimate gradients across a forest edge. **New Zealand Journal of Ecology**, v. 21, n. 2, p. 111-121, jan. 2000.
- DAVIS, A. L. V.; BRINK, D. J.; SCHOLTZ, C. H.; PRINSLOO, L. C.; DESCHODT, C. M. Functional implications of temperature-correlated colour polymorphism in an iridescent, scarabaeine dung beetle. **Ecological Entomology**, v. 33, n. 6, p. 771-779, dez. 2008. doi: 10.1111/j.1365-2311.2008.01033.x
- EDMONDS, W. D. Revision of *Phanaeus* MacLeay, a new world genus of Scarabaeinae dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Contributions in Science**, Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, n. 443, p. 1-105, jun. 1994.

EMLLEN, D. J. Environmental control of horn length in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 256, n. 1346, p. 131-136, mai. 1994. doi: 10.1098/rspb.1994.0060

EMLLEN, D. J. Diet alters male horn allometry in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 264, p. 567-574, abr. 1997. doi: 10.1098/rspb.1997.0081

EMLLEN, D. J. Integrating development with evolution: a case study with beetle horns: results from studies of the mechanisms of horn development shed new light on understanding of beetle horn evolution. **BioScience**, v. 50, n. 5, p. 403-418, mai. 2000. doi: 10.1641/0006-3568(2000)050[0403:IDWEAC]2.0.CO;2

ENDLER, J. A. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. **Environmental Biology of Fishes**, v. 9, n. 2, p. 173-190, set. 1983. doi: 10.1007/BF00690861

ENDLER, J. A. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 41, n. 4, p. 315-352, dez. 1990. doi: 10.1111/j.1095-8312.1990.tb00839.x

EPAGRI. Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina. **Banco de dados de variáveis ambientais de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri, 2020. 20p. (Epagri, Documentos, 310) - ISSN 2674-9521 (On-line)

FAVILA, M. E.; RUIZ-LIZARRAGA, G.; NOLASCO, J. Inheritance of a red cuticular color mutation in the scarab beetle *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). **The Coleopterists Bulletin**, v. 54, n. 4, p. 541-545, dez. 2000. doi: 10.1649/0010-065X(2000)054[0541:IOARCC]2.0.CO;2

GILLET; C. P. D. T.; GILLET, M. P. T.; GILLET, J. E. D. T.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Diversity and distribution of the scarab beetle tribe Phanaeini in the northern states of the Brazilian Northeast (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). **Insecta Mundi**, v. 0118, p. 1-19, mar. 2010.

GILL, B. D. Dung beetles in tropical American forests. *In*: HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. (ed.). **Dung Beetle Ecology**. Nova Jersey: Princeton University Press, 1991. Cap. 12, p. 211-229.

GILLOOLY, J. F.; BROWN, J. H.; WEST, G. B.; SAVAGE, V. M.; CHARNOV, E. L. Effects of size and temperature on metabolic rate. **Science**, v. 293, n. 5538, p. 2248-2251. set. 2001. doi: 10.1126/science.1061967

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Os Insetos**: um resumo de entomologia. Tradução: Sonia Maria Marques Hoenen. 3 ed. São Paulo: Roca, 2008. 440 p. Título original: The insects: an outline of entomology.

HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. **The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae)**: an ecological and evolutive approach. Cidade do México: Instituto de Ecología, 1982. 176 p.

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

HENSEN, M. C.; HERNÁNDEZ, M. I. M.; SILVA, P. G.; AMORE, V.; LOBO, J. M. Distribution of *Canthon rutilans rutilans* and *Canthon rutilans cyanescens* along spatio-temporal and temperature gradients. **Insects**, v. 9, n. 4: 124, set. 2018. doi:10.3390/insects9040124

HENSEN, M. C.; LOBO, J. M.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Differences in the reproductive behaviour and larval development of two *Canthon rutilans* subspecies reinforce their thermal regional segregation. The Netherlands Entomological Society, **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 168, n. 11, p. 827-835 out. 2020. doi: 10.1111/eea.12984

HERNÁNDEZ, M. I. M. The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 46, n. 4, p. 597-600, dez. 2002.

HERNÁNDEZ, M. I. M. Besouros escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) da Caatinga paraibana, Brasil. **Oecologia Brasiliensis**, v. 11, n. 3, p. 356-364, 2007.

HERNÁNDEZ, M. I. M.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, n. 4, p. 607-613, dez. 2009. doi: 10.1590/S0085-56262009000400010

HERNÁNDEZ, M. I. M. SILVA, P. G.; NIERO, M. M.; ALVES, V. M.; BOGONI, J. A.; BRANDI, A. L.; BUGONI, A.; CAMPOS, R. C.; CONDÉ, P. A.; MARCON, C. B.; SIMÕES, T.; TERHORST, L. H.; VAZ-DE-MELLO, F. Z. Ecological characteristics of Atlantic Forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the state of Santa Catarina, southern Brazil. **The Coleopterists Bulletin**, v. 3, n. 3, p. 693-709, set. 2019. doi: 10.1649/0010-065X-73.3.693

HINTON, H. E. Natural deception. In: GREGORY, R. L.; GOMBRICH, E. H. (ed). **Illusion in Nature and Art**. Nova Iorque: Charles Scribner's Sons, 1973. p. 97-160.

HUERTA, C.; CRUZ-ROSALES, M.; GONZÁLEZ-VAINER, P.; CHAMORRO-FLORESCANO, I.; RIVERA, J. D.; FAVILA, M. E. The reproductive behavior of Neotropical dung beetles. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 1-24, fev. 2023. doi: 10.3389/fevo.2023.1102477

INSTITUTO DO MEIO AMBIENTE DE SANTA CATARINA. **Parque Estadual da Serra do Tabuleiro**. Florianópolis, jun. 2011. Disponível em: <https://www.ima.sc.gov.br/index.php/biodiversidade/unidades-de-conservacao/parque-estadua-l-da-serra-do-tabuleiro>. Acesso em: 05 mar. 2024.

JANZEN, D. H. Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. **Oikos**, v. 41, n. 2, p. 274-283, out. 1983. doi: 10.2307/3544274

JANZEN, D. H. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. **Ecological Society of America** v. 54, n. 3, p. 687-708, mai. 1973. doi: 10.2307/1935359

JAYATILAKA, P.; NARENDRA, A.; REID, S. F.; COOPER, P.; ZEIL, J. Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. **The Journal of Experimentation Biology**, v. 214, n. 16, p. 2730-2738, ago. 2011. doi: 10.1242/jeb.053710

KERMAN, K.; ROGGERO, A.; ROLANDO, A.; PALESTRINI, C. Evidence for male horn dimorphism and related pronotal shape variation in *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Scarabaeidae, Coprini). **Insects**, v. 9, n. 3: 108, ago. 2018. doi: 10.3390/insects9030108

KINOSHITA, S.; YOSHIOKA, S. Structural colours in nature: the role of regularity and irregularity in the structure. **ChemPhysChem**, v. 6, n. 8, p. 1442-1459, ago. 2005. doi: 10.1002/cphc.200500007

KNELL, R. Male contest competition and the evolution of weapons. *In*: SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, T. J. (ed.). **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing, 2011. p. 47-65.

KÜHSEL, S. BRÜCKNER, A.; SCHMELZLE, S.; HEETHOFF, M.; BLÜTHGEN, N. Surface area-volume ratios in insects. **Insect Science**, v. 24, n. 5, p. 829-841, mai. 2016. doi: 10.1111/1744-7917.12362.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 84, n. 2, p. 137-152, abr. 1996. doi: 10.2307/2261350

LOBO, J. M.; SILVA, P. G.; HENSEN, M. C.; AMORE, V.; HERNÁNDEZ, M. I. M. Exploring the predictive performance of several temperature measurements on Neotropical dung beetle assemblages: methodological implications. **Entomological Science**, v. 22, n. 1, p. 56-63, mar. 2019. doi: 10.1111/ens.12340

LOMOLINO, M. V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 1, 3-13, jun. 2008. doi: 10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x

LUSTICK, S.; ADAM, M.; HINKO, A. Interaction between posture, color, and the radiative heat load in birds. **Science**, v. 208, n. 4447, p. 1052-1053, mai. 1980. doi: 10.1126/science.208.4447.105

MOCZEK, A. P.; EMLÉN, D. J. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favor alternative phenotypes? **Animal Behaviour**, v. 59, n. 2, p. 459-466, fev. 2000. doi: 10.1006/anbe.1999.1342

MORÓN, M. A. **Escarabajos: 200 millones de años de evolución**. 2 ed. Zaragoza: Instituto de Ecología A. C. e Sociedad Entomológica Aragonesa, 2004. 204 p.

- MURDOCK, C. C.; PAAIJMANS, K. P.; BELL, A. S.; KING, J. G.; HILLYER, J. F.; READ, A. F.; THOMAS, M. B. Complex effects of temperature on mosquito immune function. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 279, n. 1741, p. 3357-3366, ago. 2012. doi: 10.1098/rspb.2012.0638
- NICHOLS, E. SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M. E.; . Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation**, v. 141, n. 6, p.1461-1474, jun. 2008. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.011
- NIJHOUT, H. F.; EMLEN, D. J. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 95, n. 7, p. 3685-3689, mar. 1998. doi: 10.1073/pnas.95.7.3685
- PECK, S. B.; FORSYTH, A. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). **Canadian Journal of Zoology**, v. 60, n. 7, p. 1624-1634, jul. 1982. doi: 10.1139/z82-213
- PINCEBOURDE, S. MURDOCK, C. C.; VICKERS, M.; SEARS, M. W. Fine-scale microclimatic variation can shape the responses of organisms to global change in both natural and urban environments. **Integrative and Comparative Biology**, v. 56, n. 1, p. 45–61, jul. 2016. doi: 10.1093/icb/icw016
- RAHBEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, v. 18, n. 2, p. 200-205, jun. 1995. doi: 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x
- RIBEIRO, P. H. O.; FRIZZAS, M. R.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; GAWRYSZEWSKI, F. M. The evolution of body coloration in dung beetles: diel activity and sexual dimorphism. **Evolutionary Ecology**, abr. 2024. doi: 10.1007/s10682-024-10300-9
- SCHOLTZ, C. H. Environmental influence on the development of colour. *In*: SCHOLTZ, C. H.; DAVIS, A. L. V.; KRYGER, U. **Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles**. Sófia: Pensoft, 2009a. Cap. 7, p. 147-154.
- 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**. Sófia: Pensoft, 2009b. Cap. 6, p. 121-146.
- SCHOLTZ, C. H. Respiration and water conservation. *In*: SCHOLTZ, C. H.; DAVIS, A. L. V.; KRYGER, U. **Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles**. Sófia: Pensoft, 2009c. Cap. 10, p. 196-208.
- SCHOLTZ, C. H. Sexual selection in dung beetles. *In*: SCHOLTZ, C. H.; DAVIS, A. L. V.; KRYGER, U. **Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles**. Sófia: Pensoft, 2009d. Cap. 11, p. 147-154.
- SCHOLTZ, C. H. Special morphological features of dung beetles. *In*: SCHOLTZ, C. H.; DAVIS, A. L. V.; KRYGER, U. **Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles**. Sófia: Pensoft, 2009e. Cap. 5, p. 96-118.

SILVA, P. G.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; MARE, R. A. D. Guia de identificação das espécies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) do município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 1, n. 4, p. 329-346, dez. 2011. doi: 10.1590/S1676-06032011000400027

SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, T. J. Reproductive competition and its impact on the evolution and ecology of dung beetles. *In*: SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, T. J. (ed.). **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing, 2011. p. 1-20.

SISTEMA NACIONAL DE INFORMAÇÕES FLORESTAIS (SNIF). Serviço Florestal Brasileiro. Ministério do Meio Ambiente e Mudança do Clima. **Tipologias florestais**. Brasília, fev. 2020. Disponível em: <https://snif.florestal.gov.br/pt-br/conhecendo-sobre-florestas/168-tipologias-florestais#:~:text=Floresta%20Ombr%C3%B3fila%20Densa,biologicamente%20seco%20%C3%A9%20praticamente%20inexistente>. Acesso em 16 jun. 2024.

SOUSA, E. A. **Comportamento de besouros detritívoros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) e sua função no ciclo de decomposição**. 2016. 14 f. Relatório final do projeto de Iniciação Científica (PIBIC/CNPq) – Curso de Ciências Biológicas, Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, ago. 2016.

STEVENS, M.; MERILAITA, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 364, n. 1516, p. 423-427, nov. 2008. doi: 10.1098/rstb.2008.0217

STUART-FOX, D.; NEWTON, E.; CLUSELLA-TRULLAS, S. Thermal consequences of colour and near-infrared reflectance. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 372, n. 1724, p. 20160345, mai. 2017. doi: 10.1098/rstb.2016.0345

STUMPF, I. V. K.; LUZ, E.; TONIN, V. R. Biology of *Ateuchus apicatus* Harold, 1867. **Acta Biológica Paranaense**, v. 15, p. 63-85, ago. 1986. doi: 10.5380/abpr.v15i0.819

TAYLOR, F. Ecology and evolution of physiological time in insects. **The American Naturalist**, v. 117, n. 1, p. 1-23, jan. 1981. doi: 10.1086/283683

THÉRY, M.; PINCEBOURDE, S.; FEER, F. Dusk light environment optimizes visual perception of conspecifics in a crepuscular horned beetle. **Behavioral Ecology**, v. 19, n. 3, mar. 2008. doi:10.1093/beheco/arn024

TOMKINS, J.; HAZEL, W. Explaining phenotypic diversity: the conditional strategy and threshold trait expression. *In*: SIMMONS, L. W.; RIDSDILL-SMITH, T. J. (ed.). **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford: Blackwell Publishing, 2011. p. 107-125.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA. Centro de Ciências Biológicas. **UCAD – Unidade de Conservação Ambiental do Desterro**. Florianópolis, mar. 2024. Disponível em: <https://portal.ccb.ufsc.br/ucad-unidade-de-conservacao-desterro/>. Acesso em: 05 mar. 2024.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA. Observatório de Áreas Protegidas - OBSERVA. **Monumento Natural Municipal da Lagoa do Peri**. Florianópolis, mai. 2018. Disponível em: <https://observa.ufsc.br/2018/05/08/parque-municipal-da-lagoa-do-peri/>. Acesso em: 05 mar. 2024.

VASCONCELLOS, A.; ANDREAZZE, R.; ALMEIDA, A. M.; ARAUJO, H. F. P.; OLIVEIRA, E. S.; OLIVEIRA, U. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 3, p. 471-476, set. 2010 doi: 10.1590/S0085-56262010000300019

WOLDA, H. Insect seasonality: Why? **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 1-18, nov. 1988. doi: 10.1146/annurev.es.19.110188.000245

VULINEC, K. Iridescent dung beetles: a different angle. **Florida Entomological Society**, v. 80, n. 2, p. 132-141, jun. 1997. doi: 10.2307/3495550

WOLDA, H. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, n.2, p. 369-381, jun. 1978. doi: 10.2307/3789

YANG, P.; CAREY, J. R.; DOWELL, R. V. Temperature influence on the development and demography of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in China. **Environmental Entomology**, v. 23, n. 4, p. 971-974, ago. 1994. doi: 10.1093/ee/23.4.971

APÊNDICE A – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em quatro anos de coleta, de 2016 a 2020, no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), no estado de Santa Catarina

Data	Coleta	Total	Fêmea	Major	Minor
setembro/2016	1	6	3	1	2
dezembro/2016	2	12	2	9	1
março/2017	3	2	2	0	0
julho/2017	4	3	1	2	0
setembro/2017	5	25	7	12	6
dezembro/2017	6	22	17	5	0
março/2018	7	0	0	0	0
julho/2018	8	0	0	0	0
outubro/2018	9	5	3	2	0
janeiro/2019	10	2	1	0	1
abril/2019	11	9	2	4	3
julho/2019	12	0	0	0	0
outubro/2019	13	22	11	9	2
janeiro/2020	14	11	6	3	2
Total	-	119	55	47	17

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE B – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em quatro anos de coleta, de 2016 a 2020, no Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI), no estado de Santa Catarina

Data	Coleta	Total	Fêmea	Major	Minor
setembro/2016	1	6	4	1	1
dezembro/2016	2	27	14	7	6
março/2017	3	3	0	0	3
julho/2017	4	6	3	1	2
setembro/2017	5	5	2	2	1
dezembro/2017	6	20	7	6	7
março/2018	7	0	0	0	0
julho/2018	8	21	8	9	4
outubro/2018	9	3	3	0	0
janeiro/2019	10	4	4	0	0
abril/2019	11	2	2	0	0
julho/2019	12	2	0	1	1
outubro/2019	13	6	4	0	2
janeiro/2020	14	12	4	1	7
Total	-	117	55	28	34

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE C – Abundância dos morfotipos de *P. splendidulus* em quatro anos de coleta, de 2016 a 2020, na Unidade de Conservação do Desterro (UCAD), no estado de Santa Catarina

Data	Coleta	Total	Fêmea	<i>Major</i>	<i>Minor</i>
setembro/2016	1	4	3	0	1
dezembro/2016	2	7	1	6	0
março/2017	3	1	1	0	0
julho/2017	4	0	0	0	0
setembro/2017	5	5	1	2	2
dezembro/2017	6	19	8	5	6
março/2018	7	1	0	1	0
julho/2018	8	5	1	1	3
outubro/2018	9	16	5	6	5
janeiro/2019	10	12	7	1	4
abril/2019	11	13	4	4	5
julho/2019	12	1	0	0	1
outubro/2019	13	3	0	0	3
janeiro/2020	14	22	7	3	12
Total	-	109	38	29	42

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE D – Dados da temperatura média do solo nos dias de coleta em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Temperatura (°C)			
Coletas	PAEST	PERI	UCAD
setembro 2016	14,75	17,37	16,36
dezembro 2016	20,06	21,31	19,98
março 2017	18,81	22,18	20,64
julho 2017	16,81	16,43	15,11
setembro 2017	17,97	20,15	19,70
dezembro 2017	18,82	22,11	21,29
março 2018	20,68	23,05	22,43
julho 2018	12,48	18,32	18,41
outubro 2018	18,02	20,43	19,43
janeiro 2019	22,93	25,04	24,34
abril 2019	18,85	23,60	22,48
julho 2019	12,93	17,05	16,98
outubro 2019	18,24	19,75	18,32
janeiro 2020	20,86	23,66	22,83

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE E – Dados da soma da precipitação nos dias de coleta em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Precipitação soma dias de coleta (mm)			
Coletas	PAEST	PERI	UCAD
setembro 2016	0,00	0,25	0,60
dezembro 2016	25,20	5,58	8,20
março 2017	26,00	37,06	62,40
julho 2017	0,20	2,79	1,40
setembro 2017	0,20	2,53	3,20
dezembro 2017	0,00	27,25	37,40
março 2018	12,80	3,75	3,60
julho 2018	0,00	16,20	22,40
outubro 2018	7,80	14,40	18,60
janeiro 2019	0,00	28,60	30,60
abril 2019	0,00	0,00	0,40
julho 2019	0,00	0,00	0,40
outubro 2019	0,00	64,60	61,20
janeiro 2020	35,60	8,20	8,20

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE F – Dados da precipitação mensal das coletas em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Precipitação mensal (mm)			
Coletas	PAEST	PERI	UCAD
setembro 2016	97,60	142,25	166,60
dezembro 2016	316,20	266,31	311,20
março 2017	141,60	200,04	271,80
julho 2017	8,80	4,55	8,80
setembro 2017	104,00	97,27	93,20
dezembro 2017	193,60	165,25	193,60
março 2018	270,40	207,50	308,40
julho 2018	91,60	125,80	135,40
outubro 2018	125,60	101,20	129,80
janeiro 2019	160,20	284,40	284,40
abril 2019	85,80	95,80	116,80
julho 2019	55,00	55,60	64,80
outubro 2019	108,40	132,20	121,20
janeiro 2020	186,80	115,00	119,00

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE G – Resultado de regressões lineares para os *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Variáveis	PAEST		PERI		UCAD	
	T	P	T	P	T	P
Abundância x temperatura solo coletas	0,75	0,467	-0,04	0,962	2,44	0,031
Abundância x precipitação coletas	0,13	0,821	1,03	0,892	-0,02	0,981
Abundância x precipitação mensal	-0,53	0,601	0,13	0,323	0,13	0,323
Tamanho fêmea x temperatura solo coletas	-1,12	0,289	0,48	0,642	-0,74	0,479
Tamanho <i>major</i> x temperatura solo coletas	-0,99	0,355	-0,67	0,527	-0,55	0,597
Tamanho <i>minor</i> x temperatura solo coletas	0,39	0,713	-0,77	0,459	-0,61	0,560
Tamanho fêmea x precipitação coletas	-0,14	0,892	1,05	0,325	-0,32	0,755
Tamanho <i>major</i> x precipitação coletas	-0,59	0,574	1,16	0,290	2,05	0,078
Tamanho <i>minor</i> x precipitação coletas	1,36	0,232	-0,36	0,726	1,32	0,222
Tamanho fêmea x precipitação mensal	0,54	0,604	-0,12	0,904	1,83	0,104
Tamanho <i>major</i> x precipitação mensal	-0,79	0,456	-0,17	0,868	0,73	0,490
Tamanho <i>minor</i> x precipitação mensal	2,35	0,065	0,28	0,784	0,66	0,529

Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE H – Resultado de análises de variância para os *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Variáveis	PAEST			PERI			UCAD		
	GL	F	P	GL	F	P	GL	F	P
Abundância x estações	3, 36	4,10	0,013	3, 32	9,41	<0,001	3, 36	6,24	0,001
Morfotipos x estações	2, 36	2,49	0,743	2, 32	1,14	0,332	2, 36	0,53	0,592
Tamanho x morfotipos	2, 331	85,31	<0,001	2,331	85,31	<0,001	2, 331	85,31	<0,001
Tamanho x locais	2, 331	7,67	<0,001	2, 331	7,67	<0,001	2, 331	7,67	<0,001
Tamanho fêmea x estações	3, 51	1,46	0,235	2, 43	1,17	0,320	3, 34	1,30	0,289
Tamanho <i>major</i> x estações	3, 43	0,26	0,851	2, 25	1,07	0,357	2, 26	0,33	0,718
Tamanho <i>minor</i> x estações	2, 14	0,14	0,867	3, 30	1,02	0,397	3, 38	0,32	0,811

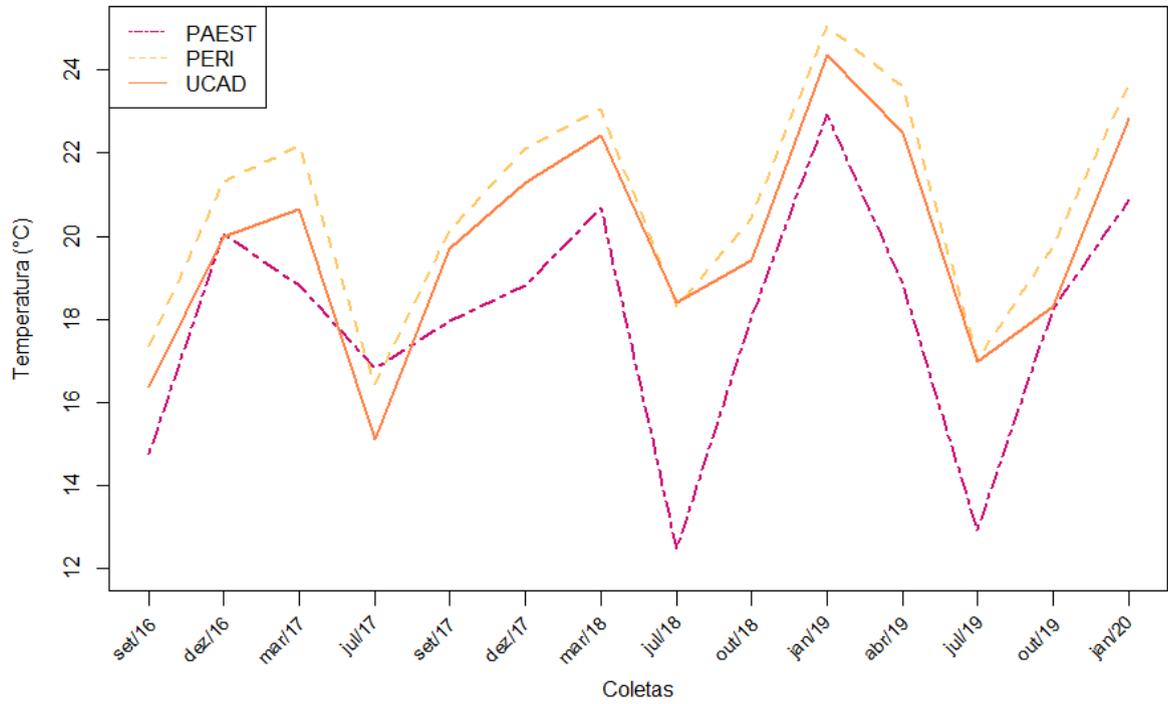
Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE I – Resultados de testes qui-quadrado para os *P. splendidulus* em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)

Variáveis	PAEST			PERI			UCAD		
	GL	x ²	p	GL	x ²	p	GL	x ²	p
Coloração x locais	26	281,53	<0,001	26	281,53	<0,001	26	281,53	<0,001
Coloração x estações	3	3,07	0,380	6	16,71	0,010	6	6,63	0,356
Idade x locais	4	14,65	0,005	4	14,65	0,005	4	14,65	0,005
Abundância x idade	2	8,33	0,015	2	9,55	0,008	2	5,80	0,055
Idade x estações	6	25,97	<0,001	6	211,66	0,070	6	10,92	0,091

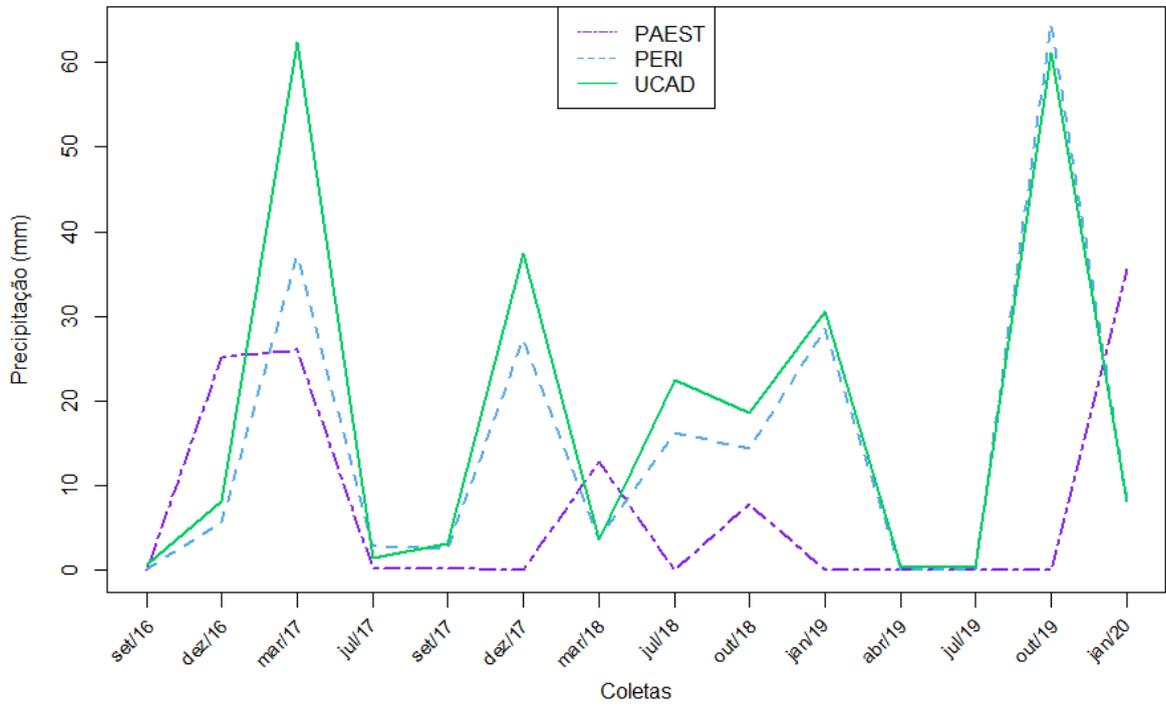
Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE J – Temperatura média do solo nos dias de coleta em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



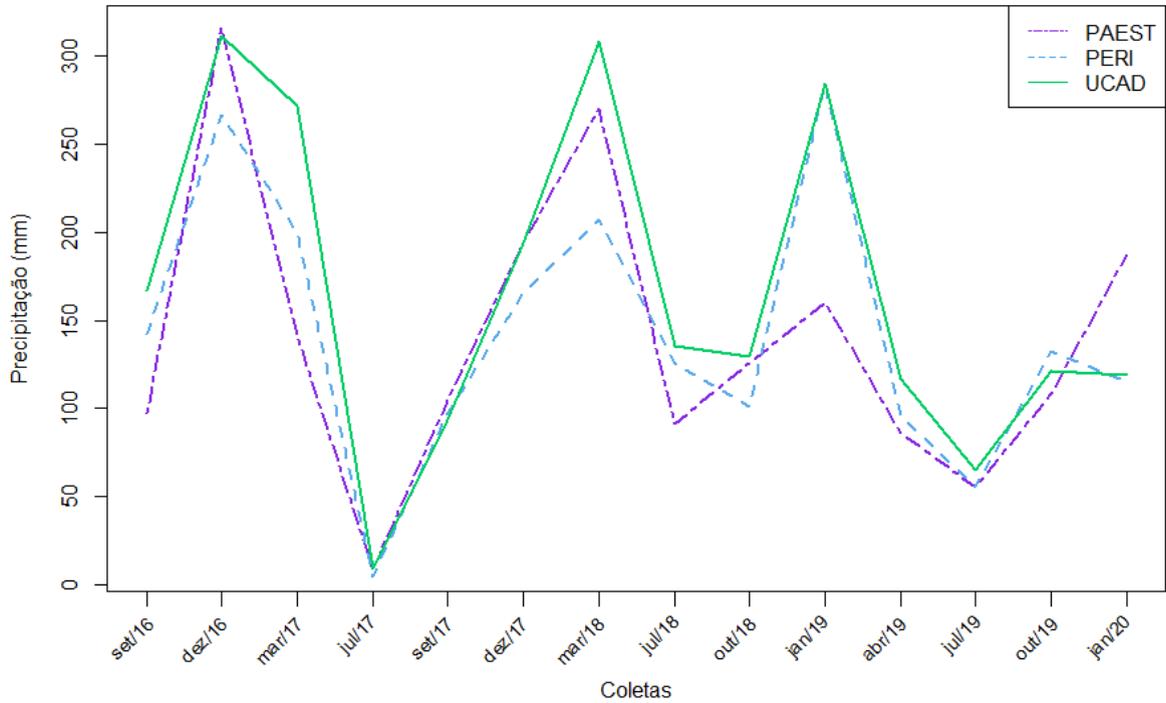
Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE K – Precipitação dos dias de coleta em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



Fonte: Elaborado pela autora (2024)

APÊNDICE L – Precipitação mensal das coletas em três locais no estado de Santa Catarina: Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PAEST), Monumento Natural da Lagoa do Peri (PERI) e Unidade de Conservação do Desterro (UCAD)



Fonte: Elaborado pela autora (2024)