



RELATÓRIO FINAL DO PROJETO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA
2017/2018

**Comportamento de besouros Scarabaeinae: restrições fisiológicas
relacionadas à temperatura**

Bolsista PIBIC: Eloisa Alves de Sousa
Orientadora: Profa. Dra. Malva Isabel Medina Hernández

RESUMO

Os besouros escarabeíneos apresentam cerca de 6.200 espécies descritas, distribuídas principalmente nas regiões quentes do planeta. Pouco se sabe sobre a biologia destas espécies neotropicais, embora sejam importantes no funcionamento dos ecossistemas tropicais. Este trabalho realizou experimentos de comportamento sexual e de nidificação de escarabeíneos, desenvolvendo técnicas de criação em laboratório. Foram realizadas coletas na grande Florianópolis e no Parque Nacional de São Joaquim, com iscas de atração. Indivíduos de *Phanaeus splendidulus*, *Canthon seminitens*, *Canthon angularis*, *Canthon rutilans* e *Deltochilum brasiliense* foram coletados e criados em laboratório em potes plásticos com terra, a 26°C e fotoperíodo de 12 horas. Realizou-se experimentos de interação agonística para machos de *P. splendidulus*, criação e reprodução de *C. seminitens*, *C. angularis* e *D. brasiliense*, estimação do tempo de vida de adultos de *C. rutilans cyanescens* em laboratório e o inter cruzamento das subespécies de *C. rutilans*. Registrou-se comportamento agonístico para *P. splendidulus* no experimento de machos com corpo assimétrico e chifre simétrico e foi possível a criação e a conclusão do ciclo de vida de *C. seminitens* em laboratório. O tempo de vida para *C. rutilans cyanescens* foi de três meses. Obteve-se uma prole híbrida proveniente do inter cruzamento das subespécies de *C. rutilans*, algo inédito para espécie, que revela que ainda é possível haver troca genética entre as subespécies e que a prole do inter cruzamento é viável. Assim, este trabalho contribuiu com informações ecológicas para o estudo de escarabeíneos, bem como a compreensão de seus comportamentos.

Palavras-chave: Ecologia; Insetos; Coleoptera; *Canthon rutilans*

INTRODUÇÃO

A subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) compreende cerca de 6.200 espécies descritas de besouros, distribuídas principalmente nas regiões quentes do planeta (Tarasov & Génier, 2015). Conhecidos popularmente como besouros rola bosta, estes insetos são importantes no funcionamento dos ecossistemas tropicais, pois participam na ciclagem de nutrientes usando matéria orgânica como alimento ou construindo ninhos no solo para o desenvolvimento de sua prole (Halffter & Matthews 1966; Halffter & Edmonds 1982; Hanski & Cambefort 1991; Simmons & Ridsdill-Smith 2011).

Os escarabeíneos são, em sua maioria, coprófagos e de acordo com a alocação do recurso para alimentação e nidificação, estes podem ser classificados em três grupos funcionais: rola-bostas ou telecoprídeos, que formam uma bola com o recurso e rola a certa distância da fonte de excremento, onde a enterram; os tuneleiros ou paracoprídeos, que transportam o recurso para debaixo do solo por meio da construção de túneis logo abaixo da mancha de excremento; e os residentes ou endocoprídeos, que consomem o recurso alimentar na própria fonte de excremento (Halffter & Edmonds 1982).

O conhecimento da biologia das espécies neotropicais é escasso, pouco se sabe sobre o tempo de vida e o comportamento destas espécies, embora seja um importante grupo para pesquisas ecológicas e em biologia do desenvolvimento (Tarasov & Génier, 2015). Nesse sentido, pesquisas de base sobre o ciclo de vida e comportamento destas espécies são fundamentais para estruturar, desenvolver e aumentar as pesquisas que têm os escarabeíneos como modelos de estudos. Por exemplo, ainda não se sabe se a variação dos cornos cefálicos dentro da tribo Phaneini (à qual *Phanaeus splendidulus* pertence) são de origem polimórfica - diferenciação através de variações genéticas - ou por polifenismo - diferenciação sob influência do meio (Gullan & Cranston, 2005). Os cornos podem ser usados como armas pelos machos durante a disputa pela fêmea. Assim, os machos grandes com chifres participam de competições agressivas frente a frente para empurrar oponentes para fora dos túneis, e os machos maiores com chifres parecem ter vantagem competitiva sobre machos menores (Moczek & Emlen, 2000; Farina, 2016), o que resulta em maior sucesso reprodutivo.

Os indivíduos da tribo Canthonini são rola-bostas diurnos com comportamentos bem estudados em algumas espécies-alvo de estudos, como *Canthon cyanellus* no México (e.g. Favila, 1993). Espécies desta tribo abundante e de fácil coleta nos remanescentes florestais de Santa Catarina são *Canthon seminitens*, preferencialmente encontrada em áreas de campo, *Canthon rutilans*, *Canthon angularis* e *Deltochilum brasiliense*, preferencialmente

encontradas em áreas de florestas. A espécie *Canthon rutilans* está classificada em duas subespécies, sendo *Canthon rutilans cyanescens* encontrada em habitats de floresta tropical com altas temperaturas em altitudes inferiores a 1000 m, enquanto *Canthon rutilans rutilans* tende a ser coletado em áreas de pastagens ou plantações de eucalipto, em locais frios ou em florestas situadas a mais de 1.000 m de altitude (Hensen *et al.*, submetido).

A classificação taxonômica de subespécie é um conceito bastante debatido, que em alguns casos, pode indicar que um processo de especiação está ocorrendo. Os mecanismos de especiação, por sua vez, são complexos, variados e interconectados, mas que parecem ter como requisitos necessários o isolamento e a falta de hibridização (Sobel *et al.*, 2009). Hensen e colaboradores (submetido) sugerem que as subespécies de *C. rutilans* podem ser consideradas como duas espécies com requisitos fisiológicos e ecológicos diferentes. Assim, para a verificação e formulação de hipóteses acerca do estado taxonômico de *C. rutilans* surge a necessidade de se realizar experimentos que testem a possibilidade de hibridização entre as subespécies *C. rutilans rutilans* e *C. rutilans cyanescens*.

OBJETIVOS

Realizar experimentos de comportamento sexual e de nidificação de besouros escarabeíneos, desenvolvendo técnicas de criação em laboratório.

Objetivos Específicos

- Realizar experimento de interação agonística entre machos de *Phanaeus splendidulus*;
- Tentar a reprodução de espécies da tribo Canthonini em laboratório (*Canthon seminitens*, *Canthon angularis* e *Deltochilum brasiliense*);
- Estimar o tempo de vida da subespécie *Canthon rutilans cyanescens* em laboratório;
- Tentar a inter cruzamento das subespécies *Canthon rutilans cyanescens* e *Canthon rutilans rutilans* em laboratório e descrever o ciclo de vida dos seus híbridos.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizadas coletas de besouros escarabeíneos em setembro de 2017 no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro em Santo Amaro da Imperatriz e no verão de 2018 no Parque Nacional de São Joaquim em Urubici. Foram colocadas armadilhas para insetos vivos, utilizando como iscas de atração fezes de cachorro doméstico. Depois de 48 horas de exposição, as armadilhas foram revisadas e os indivíduos de *C. angularis*, *C. rutilans*; *C. seminitens*, *D. brasiliense* e *P. splendidulus* foram coletados e levados até o LECOTA/UFSC,

onde foram registradas as suas informações de identificação. Os indivíduos foram alimentados semanalmente com fezes de cachorro doméstico proveniente do Biotério Central da UFSC e mantidos nas salas de criação do LECOTA/UFSC e do Laboratório de Transmissores de Hematozoários/UFSC, com condições adequadas: sala com temperatura de 24°C a 26°C e um fotoperíodo controlado de 12 horas, com início às 7 horas e término às 19 horas.

Experimento de Interação Agonística

Os indivíduos de *P. splendidulus* foram pesados, medidos em comprimento, largura e tamanho do chifre - nos machos - (Figura 1) e dispostos em casal nos terrários.



Figura 1 - Retirada de medidas corporais do indivíduos de *P. splendidulus*.

Foram selecionados seis machos e três fêmeas de *P. splendidulus*, que residiam em terrários distintos, para realizar um experimento de comportamento agonístico. Estes indivíduos foram divididos em trios formados por dois machos e uma fêmea, a distribuição e combinação dos indivíduos no experimento está na Tabela 1. Os terrários continham uma porção de recurso alimentar (fezes), foram tampados com um vidro transparente e monitorados através de uma câmera Canon EOS Rebel T3 acoplada em um computador operando com o programa GBTimelapse®, com o registro de fotos a cada 10 segundos durante uma hora. As fêmeas foram colocadas primeiro e depois os machos simultaneamente. Para diferenciar os machos nas fotos, os machos com chifres maiores receberam uma marca no élitro direito feita com tinta de aeromodelismo Hubrol Enamel® vermelha.

Nº do experimento	Fêmea	Macho Dominante	Macho Intruso	Tipo de Experimento
1	0,84	0,86 G	0,84 G	corpo simétrico e chifre assimétrico
2	0,74	0,92 G	1,00 G	corpo assimétrico e chifre simétrico
3	0,90	0,96 G	0,85 G	corpo assimétrico e chifre simétrico

Tabela 1 - Distribuição dos indivíduos de *Phanaeus splendidulus* em experimento de comportamento agonístico de acordo com seu peso seguido pela altura do chifre, nos machos, classificada nas categorias P (pequeno), M (médio) ou G (grande). O peso dos indivíduos é dado em gramas.

Criação e Reprodução de Escarabeíneos

Os indivíduos de *C. angularis*, *C. seminitens* e *D. brasiliense* foram sexados, contados e colocados em terrários grandes com seus coespecíficos para que os indivíduos pudessem acasalar livremente e se reproduzir. Assim, cada espécie foi alocada em terrários diferentes, com um limite de 15 indivíduos por terrário, para se evitar superlotação e consequente competição dos indivíduos. Para as tentativas de reprodução das espécies *C. angularis*, *C. seminitens* e *D. brasiliense*, semanalmente eram revisados os terrários e documentada a presença de bolas ninho ou indícios de nidificação.

Indivíduos de *C. rutilans cyanescens* nascidos na sala de criação do LECOTA/UFSC, proveniente de outros experimentos, tiveram estimado seu tempo de vida como adultos em laboratório. Foi realizada a manutenção semanal dos terrários individuais, registrando-se a data de morte dos mesmos. A partir destes indivíduos com a data de emergência registrada e identificação individual, o tempo de vida foi estimado com base na última data em que o indivíduo foi encontrado vivo diminuída da data de emergência da bola ninho.

Intercruzamento das Subespécies de C. rutilans

Para o experimento de reprodução das subespécies *Canthon rutilans cyanescens* e *Canthon rutilans rutilans* os casais foram montados conforme a proximidade de tempo de nascimento (idade) e peso. O experimento teve quatro tratamentos ou tipos de casais: casais com macho e fêmea de *C. rutilans cyanescens* (controle azul); casais com macho e fêmea de *C. rutilans rutilans* (controle vermelho); casais com machos de *C. rutilans cyanescens* e fêmeas de *C. rutilans rutilans* (experimento 1) e casais com machos de *C. rutilans rutilans* e fêmeas de *C. rutilans cyanescens* (experimento 2). Os indivíduos eram escarabeíneos

nascidos durante um experimento previamente realizado no laboratório e todos os indivíduos eram virgens e foram pesados, sexados, tiveram a idade estimada conforme o protocolo proposto por Sousa, Roesner & Hernández (2017). É importante ressaltar que como o experimento dependia da disponibilidade de fêmeas virgens das duas subespécies para ter certeza que a prole seria proveniente do macho do experimento, alguns casais do experimento 1 e 2 foram montados semanas após o início do experimento. Uma vez que morriam, os indivíduos do experimento eram substituídos por novos indivíduos virgens. Para este experimento, semanalmente foram coletados os dados de número de bolas ninho, registro de cópula e acompanhamento do ciclo de vida.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Experimento de Interação Agonística

Resultados das amostragens instantâneas realizadas para a observação do comportamento agonístico entre machos de *P. splendidulus* foram observados em apenas um dos experimentos (Figura 2). No experimento de machos com corpo assimétrico e chifre simétrico foi possível ver o conflito entre os dois machos. A interação agonística aconteceu em uma área do solo rebaixada previamente por um dos machos imediatamente ao lado do recurso alimentar. Através das imagens, foi possível ver que os machos se empurram mutuamente e o macho dominante sobe em cima do macho intruso. O conflito durou cerca de 10 minutos e se encerrou quando o macho intruso se retirou desta área rebaixada, enterrando-se. Neste experimento, o macho de maior tamanho corporal ganhou o conflito, o que pode reforçar a hipótese de que os machos vencedores são os mais pesados (McCullough & Simmons, 2016). *P. splendidulus* é considerada uma espécie paracoprídea com ampla distribuição na Floresta Atlântica e abundante na ilha de Santa Catarina. Os indivíduos de *P. splendidulus* são diurnos e apresentam facilidade de coleta, sendo longevos quando criados em laboratório (Relatório IC/UFSC WUERGES, 2013; Relatório IC/UFSC SOUSA, 2016), o que propicia a escolha da espécie para a execução de experimentos.



Figura 2 - Conflito entre os machos no experimento de comportamento agonístico de *P. splendidulus* para machos com corpo assimétrico e chifre simétrico.

Criação e Reprodução de Escarabeíneos

Foram criados 45 indivíduos de *Canthon seminitens*, 45 indivíduos de *C. angularis* e 5 indivíduos de *D. brasiliense* para o experimento de reprodução. Foram contabilizadas 4 bolas ninho para *C. seminitens* (Figura 3) e 1 bola ninho para *C. angularis*. Destas bolas ninho, encontrou-se apenas uma com o adulto emergido (Figura 3). Além disso, foram presenciados eventos de cópula para *C. seminitens*. Considerada uma espécie de tamanho médio e coloração azul, *C. seminitens* é descrita como roladora e necrófaga (Silva et al., 2012), preferencialmente encontrada em áreas de campo. Indivíduos de *Canthon angularis* possuem tamanho médio, coloração azul, esta espécie é roladora, coprófaga e habita áreas de Mata Atlântica, onde é abundante, incluindo também áreas de pequenos fragmentos. No Brasil, esta espécie está associada a áreas de altitudes elevadas e condições de clima mais temperado (Vaz-de-Mello *et al.*, 2014) tais como a Floresta Ombrófila Mista na serra catarinense.



Figura 3 - Bolas ninho de *C. seminitens*: a) bola ninho com buraco da emergência do adulto (esq.) e bola ninho ainda com larva (dir.); b) bola ninho com buraco da emergência do adulto.

Devido ao sucesso de bolas ninhos para *C. seminitens*, utilizando fezes como recurso alimentar, esta espécie foi selecionada para a realização de outros experimentos no laboratório (LECOTA). Este é o primeiro registro de reprodução para a espécie *C. seminitens* em laboratório. Embora Martínez (1959) tenha encontrado esta espécie em cadáveres de pequenos animais e a espécie apresente dentes clipeais, característicos de espécies necrófagas, Da Silva (2011) classifica esta espécie como coprófaga e os indivíduos do presente estudo foram coletados com armadilhas iscadas com fezes. Possivelmente, a espécie *C. seminitens* é copronecrófaga e nidifica também com carcaça de animais. Existe a necessidade de se repetir o experimento para esta espécie oferecendo carne apodrecida como recurso alimentar e de nidificação.

Os indivíduos de *D. brasiliense* do experimento realizado foram coletados em armadilhas de fezes, foram 4 fêmeas e 1 macho alimentados semanalmente com fezes durante pelo menos cinco meses, mas não houve sinais de nidificação, apenas registros de cópula, com o macho montado sobre a fêmea (Figura 4).



Figura 4 - Macho de *D. brasiliense* tentando montar sobre a fêmea (esq.) e macho montado sobre a fêmea (dir.).

Foi possível sexar *D. brasiliensis* com base em caracteres morfológicos nas pernas posteriores dos indivíduos. Os machos possuem uma pequena protuberância na margem interna da tíbia posterior enquanto as fêmeas apresentam tíbias posteriores sem protuberância (Figura 5). Halffter (1966) relata que *D. brasiliense* constrói bolas ninho revestidas com argila e Silva & Di Mare (2012) descrevem a espécie como roladora, generalista e preferencialmente necrófaga. Existe a necessidade de se repetir o experimento para esta espécie oferecendo carne apodrecida como recurso alimentar e de nidificação. *Deltochilum brasiliense* é uma espécie de grande tamanho corporal, coloração escura, hábito noturno e

roladora. A espécie possui uma ampla distribuição ao longo da Floresta Atlântica (Vaz-de-Mello *et al.*, 2014a)

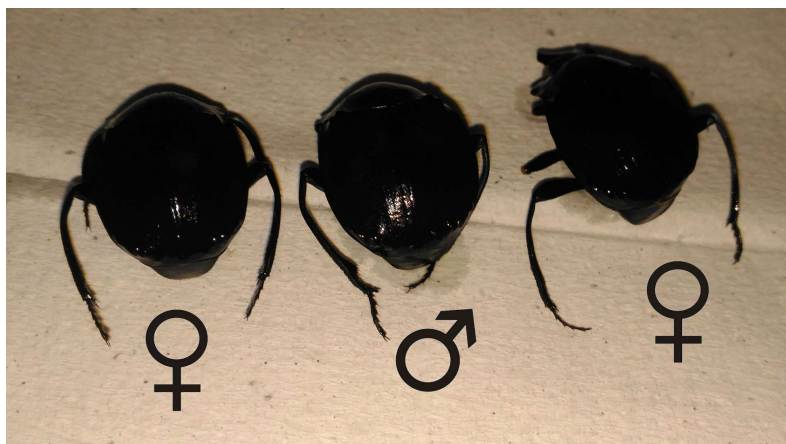


Figura 5 - Indivíduos de *D. brasiliense* sexados.

O tempo de vida médio em laboratório para *C. rutilans cyanescens* foi de aproximadamente três meses e o tempo de vida mínimo foi de 21 dias. Dos 58 indivíduos de *C. rutilans cyanescens*, apenas 26 haviam morrido até a data de encerramento deste trabalho, enquanto 32 ainda permanecem vivos, com indivíduos somando cerca de seis meses de vida. *Canthon rutilans* Castelnau, 1840 é uma espécie neotropical, diurna e roladora. Os adultos e larvas desta espécie são preferencialmente coprófagos (Halfpter & Edmonds, 1982). No Brasil, *C. rutilans* se distribui pelos estados de Mato Grosso do Sul, Paraná, Rio Grande de Sul, São Paulo e Santa Catarina (Vaz-de-Mello *et al.* 2014b). Esta espécie é separada em duas subespécies: a originalmente descrita de cor vermelha por Castelnau em 1840, *C. rutilans rutilans* Harold, 1868 e a de cor azul descrita por Harold em 1868, *C. rutilans cyanescens*. Ambas subespécies ocorrem em Santa Catarina, no entanto estas subespécies parecem não habitar juntas a mesma localidade, ou seja, não há sobreposição espaço-temporal (Hensen *et al.*, submetido).

Intercruzamento das Subespécies de C. rutilans

O experimento de reprodução das subespécies *Canthon rutilans cyanescens* e *Canthon rutilans rutilans* durou 18 semanas. Ao todo, foram 6 casais do controle azul, 4 casais do controle vermelho, 8 casais do experimento 1 e 1 casal do experimento 2. Foram produzidas 21 bolas ninho no controle azul, 2 bolas ninho no controle vermelho, 4 bolas ninho para o experimento 1 e nenhuma bola ninho para o experimento 2. Destas, apenas duas

bolas ninho do experimento 2 emergiram. Foram realizados alguns registros de cópula entre *C. rutilans cyanescens* e *C. rutilans rutilans* (Figura 6).

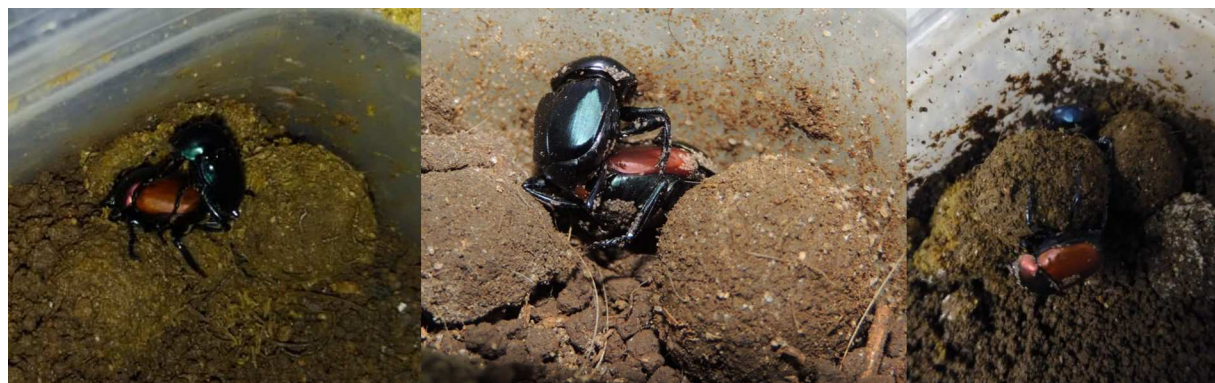


Figura 6 – Casais do experimento 1 copulando à esquerda e no centro; e casal rolando a bola junto à direita.

As duas bolas ninhos emergidas, pertenciam ao mesmo casal de fêmea de *Canthon rutilans rutilans* e macho de *Canthon rutilans cyanescens*, resultando em uma prole proveniente do cruzamento destas duas subespécies (Figura 7).



Figura 7 – Casal do experimento 1, mãe vermelha e pai azul com bola ninho.

Os indivíduos nasceram saudáveis, bastante ativos e de coloração verde (Figura 8). O primeiro indivíduo a emergir levou 49 dias de ovo a adulto, foi um macho, de 0,12 gramas, que viveu apenas uma semana, enquanto o segundo indivíduo emergido levou 56 dias de larva a adulto, foi uma fêmea, de 0,12 gramas, que já soma quatro semanas de vida e ainda se mantém viva e saudável. O sucesso reprodutivo obtido no cruzamento de *Canthon rutilans rutilans* e *Canthon rutilans cyanescens* indica que a hibridização é possível para estas duas subespécies, o que está associado a uma série de componentes comportamentais, tais como reconhecimento sexual e compatibilidade de genitálias.



Figura 8 – Prole híbrida que emergiu a partir do intercruzamento de fêmea de *C. rutilans rutilans* e macho de *C. rutilans cyanescens*

Os resultados deste experimento fornecem mais argumentos para a formulação de hipóteses acerca da possível especiação em curso ou já finalizada devido à ausência de sobreposição espaço-temporal para as subespécies (Hensen *et al.*, submetido), uma vez que o isolamento geográfico e a ausência de hibridização são requisitos necessários para que ocorra especiação (Sorbel *et al.*, 2009). Os resultados alcançados revelam que ainda é possível haver troca genética entre as duas subespécies e que a prole de intercruzamento é viável.

A partir do resultados alcançados, torna-se evidente a necessidade de se realizar outros experimentos de cruzamentos entre a prole híbrida, assim como da prole híbrida com *C. rutilans rutilans* e com *C. rutilans cyanescens* para se verificar a fertilidade dos híbridos, uma vez que este é um fator chave para a detecção do grau de hibridização e do status taxonômico de *C. rutilans*.

CONCLUSÃO

A atividade de iniciação científica permitiu a criação em laboratório e a conclusão do ciclo de vida de pelos menos uma espécie de escarabeíneo (*C. seminitens*) que apresenta potencial para o desenvolvimento de experimentos em laboratório. O projeto permitiu que se ampliasse o conhecimento teórico já existente para as espécies *C. seminitens*, *C. angularis* e *D. brasiliense* de forma aplicada, sendo possível registrar comportamento de cópula, assim como a forma, textura e tamanho das bolas ninhos construídas, bem como o comportamento alimentar dos mesmos em laboratório. Obteve-se também o registro de comportamento agonístico para mais uma espécie de escarabeíneo tuneleiro (*P. splendidulus*), uma contribuição importante para os estudos de comportamentos que vêm sendo desenvolvidos com os besouros rola-bostas.

A partir do experimento de reprodução das subespécies de *C. rutilans* e a obtenção de uma prole híbrida a partir das mesmas, alcançou-se um status de informações mais robustas para as hipóteses levantadas por Hensen *et al.* (submetido), o estado taxonômico da espécie e a possível especiação. É importante ressaltar que a obtenção de uma prole híbrida para *C. rutilans* é algo inédito para a espécie e representa uma descoberta científica fundamental para estudos com a espécie, que é abundante no do sul do Brasil.

Assim, o presente trabalho contribuiu com informações ecológicas para o estudo de escarabeíneos, compreensão de seus comportamentos e com resultados para o desenvolvimento de trabalhos de pós graduação na mesma área de conhecimento.

AValiação DO ALUNO EM RElaÇÃO AO PIBIC

A atividade de iniciação científica foi um importante instrumento, através do qual foi possível estudar e conhecer melhor os procedimentos científicos, tais como a elaboração e aperfeiçoamento de metodologias, montagem de experimento e a confecção tabelas que se adequem as informações que se deseja registrar, bem como compreender as teorias ecológicas por detrás das pesquisas realizadas.

Foi possível adquirir e exercitar hábitos de organização e sistematização, tão importante para os procedimentos científicos, bem como, crescer intelectualmente, a partir da cooperação entre colegas de laboratório e reuniões de laboratório com discussões de artigos.

Por fim, a iniciação científica permitiu experiências de planejamento, montagem e ajustes de projetos científicos praticáveis, fator que promoveu uma formação científica e profissional gigante e de fundamental contribuição para o bom delineamento de trabalhos acadêmicos em outras dimensões do curso de graduação e, principalmente, na elaboração e execução do trabalho de conclusão de curso.

REFERÊNCIAS

- Da Silva, P. G. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of two non-native habitats in Bagé, Rio Grande do Sul, Brazil. **Zoological Studies**, 50(5):546-559, p. 550, 2011.
- Farina, K. **Comportamento agonístico de Coprophanaeus saphirinus (Coleoptera: Scarabaeinae) e influência do morfotipo do macho em confrontos assimétricos.** Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Florianópolis, 47 p, 2016.

- Favila, M. E. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeidae): an experimental approach. **Ethology Ecology & Evolution**, 5:3, 319-328, 1993.
- Gullan, P. J.; Cranston, P. S. **The Insects**: an outline of Entomology. Blackwell Publishing Ltd, 3ª edição, 529p, 2005.
- Halfpeter, G.; Edmonds, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach**. In book of The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, Mexico City, pp. 176, 1982.
- Halfpeter, G. & Matthews, E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomologica Mexicana**, v. 12, n. 14, p. 1–312. 1966.
- Hensen, M. C.; Hernández, M. I. M.; da Silva, P. G.; Amore, V.; Lobo, J. M. Distribution of *Canthon rutilans rutilans* and *Canthon rutilans cyanescens* along spatio-temporal and temperature gradients. **Insects**. 2018, submetido.
- Martínez, A. Catálogo de los Scarabaeidae argentinos (Coleoptera). **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"**, 5:1-126, p. 41, 1959.
- McCullough, E. L.; Simmons, L. W. Selection on male physical performance during male–male competition and female choice. **Behavioral Ecology**. vol. 27. 1-8 p., 2016.
- Moczek A.P. & Emlen, D.J. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? **Animal Behaviour**, 59:459–466, 2000.
- Silva, P.G., Audino, L.D., Nogueira, J.M., Moraes, L.P. & Vaz-de-Mello, F.Z. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from native grassland in Pampa biome, Rio Grande do Sul, Brazil. **Biota Neotropica**, 12(3), 2012. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n3/en/abstract?inventory+bn01612032012>. Acesso em 01 de agosto de 2018.
- Silva, P. G. & Di Mare, A. R. Escarabeíneos copro-necrófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) de fragmentos de Mata Atlântica em Silveira Martins, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia**, Sér. Zool., vol.102, no.2, p.197-205, 2012.
- Simmons, L.W & Ridsdill-Smith, J. **Ecology and Evolution of Dung Beetles**. Oxford, Wiley-Blackwell, 368 p, 2011.

- Sobel, J. M.; Chen, G. F.; Watt, L. R.; Schemske, D. W. The biology of speciation. **Evolution**, 64, 295-315, 2009.
- Sousa, E. A. & Hernández, M. I. M. **Comportamento de besouros detritívoros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) e sua função no ciclo de decomposição**. Relatório Final do Projeto de Iniciação Científica (PIBIC/CNPq), 2016. Disponível em: <http://lecota.paginas.ufsc.br/files/2016/08/Relat%C3%B3rio-IC-ELOISA-ALVES.pdf>. Acesso em 01 de agosto de 2018.
- Sousa, E. A.; Roesner, D. R. & Hernández, M. I. M. **Comportamento de besouros detritívoros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) e sua função no ciclo de decomposição**. Relatório Final do Projeto de Iniciação Científica (PIBIC/CNPq) p. 9, 2017. Disponível em: <http://lecota.paginas.ufsc.br/files/2017/08/Relat%C3%B3rio-Final-PIBIC-2017.pdf>. Acesso em 31 de julho de 2018.
- Tarasov, S.; Génier, F. Innovative bayesian and parsimony phylogeny of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) enhanced by ontology-based partitioning of morphological characters. **PLoS One**, 2015, 10(3): doi:10.1371/journal.pone.0116671
- Vaz-de-Mello, F., Larsen, T., Silva, F., Gill, B., Spector, S. & Favila, M. *Canthon angularis*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2014: e.T138120A536340, 2014. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T138120A536340.en>. Acesso em 05 de agosto de 2018.
- Vaz-de-Mello, F., Larsen, T., Silva, F., Gill, B., Spector, S. & Favila, M. *Deltochilum brasiliense*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2014: e.T138098A536070, 2014a. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T138098A536070.en>. Acesso em 25 de julho de 2018.
- Vaz-de-Mello, F.; Larsen, T.; Silva, F.; Gill, B.; Spector, S.; Favila, M. *Canthon rutilans*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2014, e.T137210A43023121, 2014b. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T137210A43023121.en>. Acesso em 25 de julho de 2018.
- Wuerges, M. **Importância dos besouros Scarabaeinae no ciclo de decomposição de matéria orgânica da Mata Atlântica**: Relatório Final do Projeto de Iniciação Científica (PIBIC/CNPq), 2013. Disponível em: <http://lecota.paginas.ufsc.br/files/2011/08/Relat%C3%B3rio-PIBIC-2013-MariahWuerges.pdf>. Acesso em 30 de julho de 2018.