

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Resposta da Comunidade de Histeridae (Coleoptera) a Diferentes Fisionomias da Vegetação de Restingas no Espírito Santo

PRISCILA P. LOPES¹, JÚLIO N.C. LOUZADA², PATRÍCIA L. OLIVEIRA-REBOUÇAS¹, LEILA M. NASCIMENTO¹
E VANESSA P.G. SANTANA-REIS¹

¹Depto. Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, BR 116 km 3
Campus Universitário s/n, Módulo 1, 44031-460, Feira de Santana, BA

²Depto. Biologia, Universidade Federal de Lavras, C. postal 37, 36200-000, Lavras, MG

Neotropical Entomology 34(1):025-031 (2005)

Response of the Histeridae (Coleoptera) Community to Different Restinga Physiognomies in Espírito Santo State, Brazil

ABSTRACT - Aiming to determine if the vegetation structure affects the local and regional richness and community structure of predator beetles (Histeridae), four habitats established on sandy soils (restingas and pasture) in Espírito Santo State, Brazil, with a structural complexity gradient and showing varying degrees of disturbance were surveyed with pitfall-baited traps (human and horse dung). Eight histerid species were registered. The species richness was almost equal in all habitats (4 to 5 species), and there was no significant difference in diversity and equitability. Although not significantly different in diversity, the communities could be considered different due to the gradual substitution of the dominant species and composition. The species substitution pattern was related to the change in vegetation physiognomy, which seems to impose barriers to the odour dispersion, affecting resource location, and allowing rare (but more efficient in resource localization) species to be maintained in the community. The local richness of histerids in pasture and in different physiognomies of restinga is similar and low due to the ephemeral nature of decaying resources, which impose a limit to the number of species that get to the resource. Its spatial and temporal unpredictability, by its turn, allows both common and rare species to remain in the community, the first through numeric advantage and the last through an eventual superiority in finding the resource.

KEY WORDS: Community structure, dominance shift, ephemeral resource

RESUMO - Buscando determinar se a estrutura da vegetação afeta a riqueza e estrutura da comunidade de besouros predadores (Histeridae), quatro ambientes no Espírito Santo, com grau decrescente de complexidade estrutural de vegetação (restinga arbórea preservada, restinga aberta de *Clusia* spp., restinga queimada e pastagem) foram amostrados com armadilha iscada (fezes humanas e de cavalo). Foram encontradas oito espécies de Histeridae, sendo que a riqueza de espécies foi praticamente igual nos oito ambientes (4 a 5 espécies), e a diferença de diversidade não foi significativa. Apesar da não significância, as comunidades podem ser diferenciadas pela substituição de espécies dominantes e diferenciação de composição. O padrão de substituição de espécies foi relacionado à diferença de fisionomia da vegetação, que ao impor barreiras à dispersão de odores, afeta a localização dos recursos, o que permite que espécies raras (porém mais eficientes na localização de recursos) sejam mantidas na comunidade. A riqueza local nos vários ambientes estudados não foi diferente devido à natureza efêmera (restritos quanto ao tempo em que fica disponível para colonização e terem seu poder de atração reduzido no tempo) dos recursos em decomposição, impondo uma restrição ao número de espécies. Sua distribuição aleatória e imprevisível, por sua vez, é responsável pelo caráter lotérico de sua colonização, onde tanto espécies abundantes quanto raras podem colonizá-lo, seja pela vantagem numérica ou por uma eventual superioridade na capacidade de localização do recurso.

PALAVRAS-CHAVE: Estrutura de comunidades, substituição de dominância, recurso efêmero

Os fatores determinantes de diversidade de diversos ambientes não são claramente conhecidos, mas a complexidade estrutural da vegetação (MacArthur & MacArthur 1961) e as perturbações de diversas origens sofridas pelo ambiente (Osman 1977, Connell 1978) são consenso teórico. Muitos taxa, em especial vertebrados (Tew *et al.* 2004), tendem a alcançar sua maior diversidade em ambientes estruturalmente mais complexos, onde espécies com características diversas podem coexistir (August 1983, Schwarzkopf & Rylands 1989, Johns 1991).

Esse padrão, no entanto, parece ser real apenas em situações onde a divisão de recursos entre espécies com vistas à diminuição de competição se aplica, ou seja, a partição de recursos permite que um número maior de espécies coexista. Em comunidades de insetos que utilizam recursos efêmeros e espacial e temporalmente imprevisíveis (Sale 1977), essa relação não parece ser obrigatória. Nessa classificação de recursos enquadraram-se materiais de origem animal (carcaças, fezes etc.) ou vegetal (troncos, frutos, etc.) em decomposição.

Os recursos efêmeros são, por definição, utilizáveis por um espaço de tempo muito curto, de modo que serão consumidos pelos organismos que mais rapidamente os localizarem e colonizarem. Como esses recursos (principalmente os de origem animal) costumam ser espacial e temporalmente imprevisíveis, sua localização e ocupação tende a ser de natureza lotérica e estocástica (Sale 1977, 1978), ou seja, as espécies que primeiro colonizam o recurso são aquelas mais próximas deste no momento em que ele é disponibilizado. Isso facilita a manutenção na comunidade de espécies menos eficientes em termos competitivos, podendo resultar em comunidades regionais de animais que os utilizam (diversidade γ) mais ricas em espécies (Chesson & Warner 1981, Kneidel 1985).

Em escala mais restrita, a estrutura da vegetação pode em teoria determinar uma menor diversidade local (diversidade α), já que, se essa impuser alguma limitação à localização dos recursos (uma barreira física à dissipação da pluma de odor, por exemplo) (Prokopy 1986), pode haver indiretamente a diminuição das populações dos organismos, e o conseqüente comprometimento da comunidade ou, alternativamente, o aumento populacional mais acentuado (dominância) de espécies mais eficientes.

A detecção olfativa dos recursos em decomposição que organismos detritívoros utilizam depende da qualidade do recurso (qualidade nutricional, intensidade de odor) e de sua quantidade, da dispersão desse odor e da durabilidade do recurso (Murlis 1986). A colonização desses recursos depende da detecção rápida da pluma de odor, sendo que a velocidade de detecção pode estar relacionada tanto à intensidade do odor quanto à circulação de ar no interior da vegetação. A facilidade de dispersão desse odor, portanto, pode ser importante para o tipo de comunidade a ocupar o recurso.

Em sua maioria, os organismos associados a detritos orgânicos são detritívoros, mas organismos de outros níveis tróficos também são encontrados, como os insetos predadores que ocupam o recurso em busca de suas presas

(larvas e adultos de insetos detritívoros) (Hanski 1991). Os Histeridae são coleópteros predadores tanto na fase larval quanto na fase adulta, e utilizam ambientes variados para sua alimentação, sendo que recursos em decomposição atraem os detritívoros que compõem parcela importante da alimentação desse grupo. Sua alimentação inclui larvas e adultos de insetos de várias ordens, e em especial dípteros (Summerlin *et al.* 1990, 1991).

A associação de predadores de forma geral à vegetação é pouco conhecida. Em termos teóricos, a comunidade de insetos predadores que ocorrem em recursos em decomposição pode conter uma diversidade elevada em ambientes com estrutura complexa pela possibilidade de existência de maior biomassa de vertebrados (fornecedores de recursos) nesses locais (Holloway & Schnell 1997, Smith & Merrick 2001). Porém, o fato de a maior parte dos organismos dessa comunidade se orientar em função da localização olfativa de suas presas e dos detritos que colonizam, pode determinar que o tipo de estrutura vegetativa imponha as mesmas barreiras impostas aos detritívoros, limitando, por conseguinte a diversidade local. Desta forma, a estrutura da vegetação pode tanto ter efeito positivo quanto negativo sobre a riqueza e estrutura da comunidade.

Neste trabalho procuramos caracterizar a comunidade de insetos da família Histeridae (Coleoptera) associados a detritos orgânicos de três fisionomias de restinga (restinga arbórea, restinga aberta de *Clusia* spp. e restinga queimada) e de uma pastagem, que apresentam estruturas de vegetação diferentes no que se refere à complexidade de estratos vegetais. Com base nessa caracterização da comunidade, procuramos verificar se há redução de diversidade em locais com vegetação estruturalmente mais simples, conforme o esperado para vertebrados (James & Wamer 1982, Paglia *et al.* 1995) ou se há interferência nos padrões de riqueza local e regional, ou na estrutura da comunidade em função do tipo de vegetação.

Material e Métodos

Caracterização dos Ambientes. A Ilha de Guriri é um ponto turístico localizado no Município de São Mateus, no norte do Espírito Santo. É majoritariamente coberta por restingas com diferentes estruturas, e com grau acelerado de degradação para construção do Balneário de Guriri. Para análise do efeito da estrutura da vegetação sobre as comunidades de Histeridae, foram amostradas, em novembro e dezembro de 1996, as comunidades de Histeridae em quatro ambientes na Ilha de Guriri, enumeradas em ordem decrescente de complexidade em termos da estrutura de sua vegetação:

1. Restinga arbórea (Mata de Restinga): vegetação preservada (sem sinais de queimada), com estrato arbóreo denso (altura aproximada entre 8 e 12 m), sub-bosque esparsos, composto por plântulas de *Allagoptera arenaria* (palmeira anã) e manchas de bromélias.

2. Restinga aberta de *Clusia* spp.: composta basicamente de moitas mistas bem espaçadas de *Clusia* spp. e *Allagoptera arenaria*, bordadas por bromélias, principalmente *Vriesea procera* (moitas densas de aproximadamente 2,5 m de altura

e com largura variável). Ampla distribuição de gramíneas.

3. Restinga queimada: restinga com sinais de queimada intensa recente (últimos três anos). Estrutura vegetal restante é de árvores e arbustos parcialmente queimados e locais com regeneração recente, principalmente de *A. arenaria*.

4. Pastagem: pasto de *Brachiaria* spp. (espécie predominante), submetido a pastoreio e sem plantas características de restinga. Foi considerado o ambiente estruturalmente mais simples, com diversidade vegetal mais baixa e sem estrato arbustivo ou arbóreo. É resultante de elevada degradação da vegetação de restinga, com substituição da flora, onde não há chance de recuperação da flora original.

Estrutura da Coleta. A unidade amostral consistiu de um ponto onde foram colocados quatro conjuntos de armadilhas, distantes 30 m uns dos outros, sendo cada conjunto composto de duas armadilhas do tipo *pitfall* com iscas, uma com fezes humanas e outra com fezes de cavalo, uma a 2 m da outra. Foram instaladas quatro réplicas em cada tipo de vegetação, com distância mínima de 300 m entre as réplicas, sendo que as áreas amostradas não eram contíguas, apresentando áreas urbanizadas entre as áreas de coleta, para assegurar independência entre réplicas. As armadilhas foram deixadas no campo por 48h.

Análises. Para determinar a existência de diferenças entre as comunidades de ambientes com diferentes fisionomias, as quatro comunidades de Histeridae foram analisadas quanto à semelhança de sua composição (índice de Similaridade de Jaccard), diferenças quanto à riqueza local e regional (respectivamente o número médio de espécies por ponto amostral e somatório das riquezas locais por tipo de ambiente) nos quatro tipos de ambiente através de análise de variâncias, diversidade e equidade (índices H' e J' de Shannon) (Krebs 1989), além de comparadas quanto às distribuições de abundância através do teste de Kolmogorov-Smirnov, a 5%.

Resultados e Discussão

Composição de Espécies. Foram encontradas no somatório das amostras, oito espécies de Histeridae, sendo seis da sub-família Sapriniinae e duas da sub-família Histerinae (Exosternini), sendo que a maior parte dos indivíduos ocorreu em fezes humanas. Apenas uma espécie foi coletada exclusivamente em fezes de cavalo (*Phelister* spP – 1 indivíduo) e uma não apresentou diferença entre sua ocorrência em armadilhas com uma ou outra isca (*Euspilotus* spK). A maior abundância foi registrada para a espécie *Euspilotus* (*Hesperosaprinus*) spA, que, com o total de 2.272 indivíduos (86,9%), dominou em todos os ambientes, com exceção da restinga arbórea (Tabela 1).

A segunda espécie mais abundante, *Phelister haemorrhous* Marseul, com 194 indivíduos, tem ampla distribuição mundial (Mazur 1997) e é freqüentemente registrada em ambientes abertos como pastagens (Summerlin *et al.* 1991, Rodrigues & Marchini 1998). A ocorrência de *P. haemorrhous* nos ambientes estudados do Espírito Santo seguiu essa distribuição, já que só não foi registrada no ambiente de restinga arbórea, predominando na restinga aberta de *Clusia* spp.. A distribuição de *Xerosaprinus* sp. foi semelhante. Este gênero já foi sistematicamente encontrado em maior abundância em ambientes mais expostos (P. P. Lopes, obs. pessoal), o que também foi observado nos ambientes amostrados neste estudo.

Euspilotus (*H.*) spC, a terceira espécie mais abundante (99 indivíduos) apresentou padrão inverso de preferência de hábitat em relação a *Euspilotus* (*H.*) spA, sendo mais abundante na restinga arbórea. A espécie *Euspilotus* spK somente ocorreu em áreas com maior complexidade (restinga aberta de *Clusia* spp. e restinga arbórea).

Das oito espécies registradas, três espécies tiveram ocorrência restrita a um único ambiente (*Euspilotus* spQ e *Phelister* spP, na restinga arbórea e o Sapriniinae spO na pastagem). Os estudos sobre preferência de Histeridae por determinados ambientes são escassos, mas há registros de maior ocorrência de algumas espécies de *Euspilotus* em

Tabela 1. Relação de espécies de Histeridae e número de indivíduos coletados nas três fisionomias de restinga e na pastagem estudadas no Espírito Santo.

Espécies	Pastagem	Restinga queimada	Restinga aberta de <i>Clusia</i> spp.	Restinga arbórea	Total
Sapriniinae					
<i>Euspilotus</i> (<i>H.</i>) spA	739	814	692	27	2272
<i>Euspilotus</i> (<i>H.</i>) spC	3	6	13	77	99
<i>Euspilotus</i> spK	0	0	1	21	22
<i>Xerosaprinus</i> sp.	6	7	3	0	16
<i>Euspilotus</i> (<i>sensu stricto</i>) spQ	0	0	0	9	9
Sapriniinae spO	1	0	0	0	1
Histerinae – Exosternini					
<i>Phelister haemorrhous</i>	36	51	107	0	194
<i>Phelister</i> spP	0	0	0	1	1

ambientes abertos (Shubeck 1983, Summerlin *et al.* 1991), sendo que as mesmas espécies já ocorreram mais em floresta que em vegetação aberta (Walker 1957 apud Shubeck 1983).

Riqueza, Diversidade, Distribuição de abundância e Similaridade. Constatou-se riqueza de espécies de Histeridae praticamente igual em cada um dos quatro ambientes estudados, mas o padrão de diversidade foi muito diferente, com grande diversidade no ambiente de restinga arbórea preservada (Tabela 2), refletindo o baixo número de indivíduos e a ausência de predominância da espécie *Euspilotus (H.)* spA, que dominou numericamente os ambientes menos complexos (Tabela 1).

Houve uma tendência de decréscimo de diversidade (H') e equidade (J') com a diminuição da complexidade da vegetação. Summerlin (1989) menciona a tendência de se encontrar reduzida abundância e elevada riqueza de Histeridae em ambientes florestais, em oposição à maior

Tabela 2. Parâmetros descritivos das comunidades de Histeridae amostradas em três fisionomias de restinga e uma pastagem no Espírito Santo.

Ambiente	S	$S_{\text{local}} \pm \text{d.p.}$	N	H'	J'
Pastagem	5	1,81±0,83	785	0,115	0,165
Restinga queimada	4	2,13±0,83	878	0,134	0,222
Restinga aberta de <i>Clusia</i> spp.	5	2,60±0,84	816	0,218	0,311
Restinga arbórea	5	2,67±1,22	135	0,499	0,714

Riqueza de espécies (S), riqueza local ($S_{\text{local}} \pm \text{desvio padrão (d.p.)}$), Número total de indivíduos (N), Índice de Diversidade (H') e índice de Equidade (J') de Shannon.

abundância e reduzida riqueza de Histeridae em habitats abertos de pastagem, o que caracterizaria um efeito sobre a diversidade e distribuição de abundância das comunidades nos dois ambientes. O decréscimo de diversidade encontrado, no entanto, foi diretamente relacionado à dominância de uma única espécie. Mas apesar de a maior equidade (Tabela 2) e a menor desigualdade de abundâncias (Tabela 1) do ambiente de restinga arbórea em relação aos demais ambientes sugerirem diferenças entre os ambientes, a diferença na distribuição de abundância não foi significativa (teste de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$) (Fig. 1).

A distribuição espacial de indivíduos no ambiente com certeza difere do encontrado nas armadilhas, em função do poder agregador das iscas. Isso pode ser confirmado pelo trabalho de Didham *et al.* (1998) que encontraram em amostras de serapilheira (método não agregador de indivíduos) na Amazônia, 26 indivíduos distribuídos entre 19 espécies de Histeridae, o que corresponde a uma equidade muito elevada. De modo semelhante, a maior equidade neste estudo foi registrado na área mais complexa (Tabela 2).

A dominância de *Euspilotus (H.)* spC no ambiente de restinga arbórea pode estar relacionada tanto à preferência por uma vegetação mais complexa, quanto à maior

disponibilização de recursos decorrentes da menor abundância da espécie *Euspilotus (H.)* spA, dominante em termos regionais, que, quando presente, atinge grande abundância e conseqüentemente, monopoliza a maior parte dos recursos.

A similaridade entre as quatro comunidades (Tabela 3) mostra substituição gradual de espécies na medida em que as características de estrutura da vegetação se alteram, sendo que as vegetações mais extremas em estrutura (pastagem e a restinga arbórea) apresentaram a menor similaridade. A fauna da restinga queimada apresentou espécies de Histeridae tanto de restinga quanto de pastagem. Esses dois ambientes apresentam elementos de degradação ambiental potencialmente associados à redução de diversidade. A pastagem, apesar de ser um ambiente considerado estável, pode sofrer o efeito de redução de diversidade devido ao pastejo de animais (Kruess & Tschamtkke 2002).

Os efeitos do fogo sobre os organismos herbívoros associados à vegetação ou à sua estrutura (Araújo *et al.* 1996) podem ser facilmente observados, mas são poucos os trabalhos relatando os efeitos do fogo sobre a fauna que não depende diretamente da vegetação (Naves 1996). O

Tabela 3. Similaridade de espécies (índice de Jaccard) entre as comunidades de Histeridae amostradas em três fisionomias de Restinga e uma pastagem no Espírito Santo.

Ambiente	Restinga queimada	Restinga aberta de <i>Clusia</i> spp.	Restinga arbórea
Pastagem	0,800	0,667	0,250
Restinga queimada	-	0,800	0,286
Restinga aberta de <i>Clusia</i> spp.	-	-	0,429

efeito inicial do fogo sobre a comunidade de animais que utilizam a área, incluindo todos os níveis tróficos, é de simplificação, com perda de muitas espécies especialistas de habitat (Louzada *et al.* 1996). Mas tanto há registros de mudança na composição da comunidade de insetos detritívoros (escarabeídeos), em função do efeito modificador da vegetação pelo fogo (efeito indireto) (Louzada *et al.* 1996), quanto de nenhuma alteração na comunidade de Formicidae, pelo fato de os indivíduos utilizarem locais não afetados pelo fogo (solo e outros microhabitats) (Naves 1996). O padrão de ocorrência inversa de *Euspilotus (H.)* spA e de *Euspilotus (H.)* spC aparentemente não está relacionado ao grau de degradação dos ambientes (fogo na restinga e alteração de vegetação de restinga para pastagem), já que a restinga de *Clusia* spp., onde *Euspilotus (H.)* spA alcançou elevada abundância, não pode ser considerada como um ambiente perturbado, mas sim, apenas mais simples em termos de estrutura da vegetação (mais baixa e menos densa que restinga arbórea).

Como a estrutura de vegetação encontrada na restinga queimada é muito mais próxima à encontrada nas pastagens (arbustos e árvores em número muito reduzido e esparsos) que em restingas intactas ou pouco degradadas, é possível

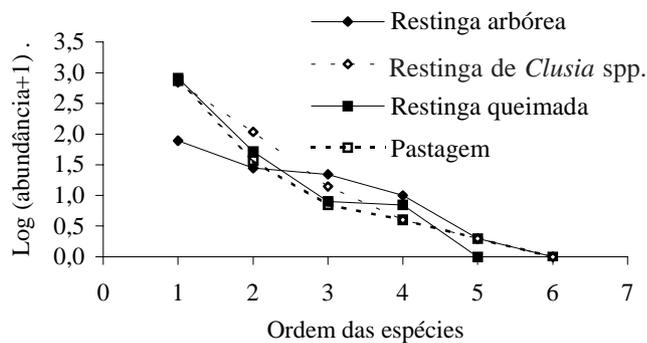


Figura 1. Distribuição de abundâncias (Whittaker Plot) de quatro comunidades de Histeridae ativas em quatro ambientes com diferentes estruturas de vegetação em restingas na Ilha de Guriri, ES. As quatro distribuições não são estatisticamente diferentes (Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$).

relacionar essa alteração como um dos efeitos primários do fogo, que é a modificação da estrutura da vegetação (Klink & Solbrig 1996). O resultado é a ocupação desse espaço por espécies de Histeridae que são registradas em vegetações muito mais abertas.

Neste estudo não é possível detectar um efeito direto da ação do fogo sobre a comunidade de predadores, mas apenas o efeito da simplificação da estrutura da vegetação submetida ao fogo (restinga queimada), de modo semelhante ao descrito por Louzada *et al.* (1996) para insetos detritívoros. De modo semelhante à distribuição de abundância, a riqueza de ambas as formações não foi significativamente diferente das duas formações mais complexas (Tabela 2). As maiores diferenças referem-se à variação de abundância das espécies em cada formação, o que pode ser relacionado mais diretamente ao efeito de simplificação da estrutura vegetal por ambas as fontes de perturbação.

A riqueza local nos quatro ambientes amostrados foi muito próxima, mas não mostrou diferença significativa (Tabela 2). Há, no entanto, uma clara interferência da vegetação sobre a comunidade de Histeridae, espelhada na eficiência de captura deste grupo pelas armadilhas. Cem por cento dos conjuntos de armadilhas montadas na pastagem (16) capturaram Histeridae, número que foi reduzido para 93,8% (15) na restinga queimada, 62,3% (10) na restinga de *Clusia* spp. e 56,3% (9) na restinga arbórea. Se a detecção das iscas presentes nas armadilhas foi comprometida, o mesmo deve se dar em relação aos recursos dispostos naturalmente, comprometendo os tamanhos populacionais da maior parte da comunidade. Isso poderia explicar a menor abundância registrada na restinga arbórea (Tabela 2).

Em seu estudo sobre os determinantes de diversidade, Lopes (2001) analisou o efeito da estrutura da vegetação de florestas secundárias sobre a comunidade de Histeridae, não encontrando relação positiva de complexidade com a riqueza local, mas os ambientes estudados não variaram significativamente em estrutura. De maneira semelhante ao presente estudo, as várias comunidades amostradas por Lopes (2001) não diferiram em termos da riqueza local de

espécies, o que foi relacionado a um limite imposto por uma forma lotérica de colonização do recurso em decomposição (Sale 1977), somado à característica efêmera do recurso. Neste trabalho os níveis de riqueza local e regional encontrados foram menores aos encontrados por Lopes (2001), mas a ausência de diferenças significativas em riqueza local nos permite concluir que o mesmo esteja ocorrendo nas comunidades amostradas.

A natureza efêmera dos recursos em decomposição representa uma clara limitação ao número de espécies que podem utilizá-lo. Por estarem disponíveis para colonização por um tempo restrito e apresentarem um decréscimo em seu poder de atração ao longo do tempo, devido ao processo de dessecação, mumificação ou mesmo consumo, as espécies que primeiro chegarem ao recurso poderão penetrá-lo e se alimentar rapidamente. Espécies que chegam depois, por terem detectado o recurso em estado mais avançado de decomposição ou por terem tido sua detecção afetada pela estrutura do recurso, encontrarão menos recurso disponível. Se forem capazes de lutar pelo recurso (confronto) e retirar o competidor, ainda assim terão restado menos recursos. Sua distribuição aleatória e imprevisível, por sua vez, é responsável pelo caráter lotérico de sua colonização (Sale 1977), onde tanto espécies abundantes quanto raras podem colonizá-lo, dependendo do indivíduo que estiver mais próximo ao local onde o recurso tiver sido disponibilizado. Espécies comuns apresentam vantagem numérica natural na competição, mas espécies com grande velocidade de detecção de recursos recém-dispostos poderão também ser beneficiadas, obtendo recurso suficiente para a manutenção de suas populações.

Davis (1993) não encontrou diferença significativa entre a diversidade alfa de Histeridae em ambientes de pastagem e com vegetação arbustiva, de maneira semelhante ao observado nos ambientes analisados no presente trabalho. Esse resultado deriva do elevado desvio padrão das amostras, o que pode implicar em interferência da vegetação na captura de Histeridae. Considerando que a maior parte das comunidades ecológicas já amostradas apresenta níveis de equidade muito menores ao encontrado por Didham *et al.* (1998), com espécies indo de raras a muito abundantes, seus resultados podem espelhar uma tendência de menor adensamento dos indivíduos predadores, havendo concentração de indivíduos à medida que um recurso seja disponibilizado no ambiente. A manutenção de baixa densidade de indivíduos, com os indivíduos patrulhando uma área mais extensa, maximizaria a chance de encontro de recursos espacial e temporalmente imprevisíveis. Espécies com populações maiores teriam maior chance de localizar os recursos antes das demais em função de sua vantagem numérica, mas na medida em que um recurso pode ser colonizado por alguns indivíduos de espécies menos abundantes, suas populações podem ser mantidas no ambiente, evitando a exclusão competitiva por espécies muito abundantes e mantendo níveis equivalentes de riqueza em diferentes tipos de vegetação. Didham *et al.* (1998) sugerem, ainda, que algumas espécies raras teriam uma habilidade diferencial de dispersão e manutenção no ambiente, o que concorda com o apresentado por Davidson (1998) para comunidades de formigas. Espécies ditas submissas

(Schoener 1983) são mantidas nessas comunidades devido a sua capacidade de descobrir e usar os recursos rapidamente, mas que, no confronto direto com espécies comportamentalmente mais eficientes na defesa de recursos poderiam perder a competição, sendo eliminadas da comunidade.

O recurso em decomposição, sendo efêmero, impõe uma restrição quanto ao tempo em que pode ser localizado e consumido, de forma que a maior habilidade em sua localização confere real vantagem ao primeiro indivíduo que o conquistar. Sendo efêmero, limita ainda o número de insetos que podem efetivamente colonizá-lo, o que corresponderia a um limite de riqueza local, como observado por Lopes (2001) em ambientes com estrutura florestal.

A comunidade de Histeridae não respondeu positivamente à diferença de estrutura da vegetação através de parâmetros de riqueza e distribuição de abundância, mas as diferenças de abundância das espécies dominantes em cada fisionomia de vegetação nos permitem afirmar que a estrutura da vegetação interfere na distribuição das espécies de Histeridae. Essa interferência está associada à habilidade diferencial das espécies na localização e colonização dos recursos em ambientes com maior ou menor impedimento à dispersão de odores imposto por uma estrutura vegetal mais ou menos complexa. A vegetação mais complexa foi a que apresentou a comunidade com distribuição mais equitativa de seus indivíduos, o que sugere que a proposição de Didham *et al.* (1998) e Davidson (1998) de que espécies mais raras permanecem nas comunidades devido a habilidades especiais de localização dos recursos pode se aplicar também para os Histeridae.

Agradecimentos

Agradecemos aos colegas Márcio Zikán Cardoso e Evandro do Nascimento Silva, e dois revisores anônimos pela leitura do manuscrito e contribuições valiosas, e Gustavo Schiffler e Fernando Z. Vaz de Mello pelo auxílio nas coletas.

Literatura Citada

- Araújo, A.F.B., E.M.M. Costa, R.F. Oliveira, K. Ferrari, M.F. Simon & Pires-O. R. Junior. 1996.** Efeitos de queimadas na fauna de lagartos do Distrito Federal, p.148-160. In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F.S. Dias (orgs.) Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga. Anais do Simpósio Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais, Brasília, UnB, ECL, 187p.
- August, P.V. 1983.** The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-507.
- Chesson, P.L. & R.R. Warner. 1981.** Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Amer. Nat.* 117: 923-43.
- Connell, J.H. 1978.** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-10.
- Davidson, D.W. 1998.** Resource discovery versus resource domination in ants: A functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23: 484-490.
- Davis, A.L.V. 1993.** Alpha diversity patterns of dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae, Hydrophilidae, Histeridae, Staphylinidae) in the winter rainfall region of South Africa. *Afr. Entomol.* 1: 67-80.
- Didham, R.K., P.M. Hammond, J.H. Lawton, P. Eggleton & N.E. Stork. 1998.** Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecol. Monogr.* 68: 295-323.
- Hanski, I. 1991.** The dung insect community, p. 5-21. In I. Hanski & Y. Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton: Princeton University Press, 481 p.
- Holloway, A.K. & G.D. Schnell. 1997.** Relationship between numbers of the endangered American burying beetle *Nicrophorus americanus* Oliver (Coleoptera: Silphidae) and available food resources. *Biol. Conserv.* 81: 145-152.
- James, F.C. & N.O. Wamer. 1982.** Relationships between temperate forest birds communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159-71.
- Johns, A.D. 1991.** Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *J. Trop. Ecol.* 7: 417-37.
- Klink, C.A. & O.T. Solbrig. 1996.** Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do Cerrado, p. 230-244. In G. Sarmiento & M. Cabido (eds.) *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina*, Cytel y Cielat, Venezuela, 318p.
- Kneidel, K.A. 1985.** Patchiness, aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecol. Entomol.* 10: 441-48.
- Krebs, C.J. 1989.** *Ecological methodology*. Harper & Row Publ., New York. 655p.
- Kruess, A. & T. Tschardt. 2002.** Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol. Conserv.* 106: 293-302.
- Lopes, P.P. 2001.** A relação espécie/área em fragmentos florestais: Testando hipóteses através da comunidade de coleópteros predadores (Histeridae). Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 149p.
- Louzada, J.N.C., G. Schiffler & F.Z. Vaz de Mello. 1996.** Efeitos do fogo sobre a estrutura da comunidade de Scarabaeidae (Insecta, Coleoptera) na Restinga da Ilha de Guriri – ES, p 161-169. In H.S. Miranda, C.H. Saito &

- B.F.S. Dias (orgs.) Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga. Anais do Simpósio Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais, Brasília, UnB, ECL, 187p.
- MacArthur, R.H. & J. MacArthur. 1961.** On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-98.
- Mazur, S. 1997.** A world catalog of the Histeridae (Coleoptera: Histeroidea). *Genus Intern. J. Invert. Taxon. (Suppl.)* 1997: 1: 373.
- Murlis, J. 1986.** The structure of odour plumes, p.27-38. In T.L. Payne, M.C. Birch & C.E.J. Kennedy (eds.) *Mechanisms in insect olfaction*. Oxford: Clarendon Press, 364 p.
- Naves, M.A. 1996.** Efeito do fogo na população de formigas (Hymenoptera – Formicidae) em cerrado do Distrito Federal, p.170-177. In H.S. Miranda, C. H. Saito & B.F.S. Dias (orgs.) Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga. Anais do Simpósio Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais, Brasília, UnB, ECL, 187p.
- Osman, R.W. 1977.** Establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monog.* 47: 37-64.
- Paglia, A.P., P. De Marco Jr., F.M. Costa & G. Lessa. 1995.** Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 12: 67-79.
- Prokopy, R.J. 1986.** Visual and olfactory stimulus interaction in resource finding by insects, p.81-89. In T.L. Payne, M.C. Birch & C.E.J. Kennedy (eds.) *Mechanisms in insect olfaction*. Oxford: Clarendon Press, 364 p.
- Rodrigues, S.R. & L.C. Marchini. 1998.** Espécies de Histeridae coletadas em Piracicaba, SP. *Sci. Agri.* 55: 59-63.
- Sale, P.F. 1977.** Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Amer. Nat.* 111: 337-59.
- Sale, P.F. 1978.** Coexistence of coral reef fishes: A lottery for living space. *Environ. Biol. Fish.* 3: 85-102.
- Schwarzkopf, L. & A.B. Rylands. 1989.** Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biol. Conserv.* 48: 1-12.
- Schoener, T.W. 1983.** Field experiments on interespecific competition. *Amer. Nat.* 122: 240-285.
- Shubeck, P.P. 1983.** Habitat preferences of carrion beetles in the Great Swamp National Wildlife Refuge, New Jersey (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae, Nitidulidae, Histeridae, Scarabaeidae) *J. N. Y. Entomol. Soc.* 91: 333-41.
- Smith, R.J. & M.J. Merrick. 2001.** Resource availability and population dynamics of *Nicrophorus investigator*, an obligate carrion breeder. *Ecol. Entomol.* 26: 173-180.
- Summerlin, J.W. 1989.** Techniques for collecting, rearing and handling histerid beetles. *Southw. Entomol.* 14: 127-132.
- Summerlin, J.W., G.T. Fincher & J.P. Roth. 1990.** Predation by *Atholus rothkirchi* on horn fly. *Southw. Entomol.* 15: 253-256.
- Summerlin, J.W., G.T. Fincher, J.P. Roth & S.M. Meola. 1991.** Laboratory observations on the life history and habitats of *Phelister haemorrhous*. *Southw. Entomol.* 16: 311-315.
- Tew, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M.C. Wichmann, M. Schwager & F. Jeltsch. 2004.** Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31: 79-92.

Received 22/III/04. Accepted 14/XII/04.
