



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Estrutura espacial da diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae:
Scarabaeinae) e a influência dos filtros ambientais de formações de cerrado sentido
restrito do Planalto Central**

WANDERSON LACERDA DA CUNHA

Brasília, 2020

Dedico este trabalho primeiramente a mim por eu ser a minha principal fonte de força, foco e determinação para chegar até aqui. Dedico também a minha mãe, a pessoa que travou várias guerras ao longo de toda a minha vida para que eu pudesse conquistar tudo que consegui até hoje.

Agradecimentos

Agradeço a todos os meus amigos que estiveram ao meu lado durante esses anos e que aceitaram ouvir minhas empolgações e angustias;

Agradeço as minhas companhias de bares, que fizeram tanta diferença para que eu “descansasse” e pudesse voltar com força aos trabalhos no dia seguinte;

Agradeço a minha orientadora, professora Marina Frizzas, por todo o apoio e orientação ao longo desses anos;

Agradeço ao Dr. Pedro Giovâni da Silva (UFMG) por ter me ajudado TANTO com as partições aditivas e com as trocas de literaturas, informações, sugestões e críticas;

Agradeço ao Dr. Fernando Vaz-de-Mello (UFMT) por ter me proporcionado um curso que fez bastante diferença para que eu pudesse aprender sobre o meu próprio objeto de estudo e por ter me auxiliado nas identificações taxonômicas;

Agradeço aos colegas de laboratório pelos momentos de descontrações;

Agradeço ao CNPq pela bolsa concedida e que sem ela, eu não teria a mínima condição de dar continuidade ao mestrado;

Agradeço também ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UnB pela oportunidade concedida para que eu pudesse adquirir tantas experiências para a vida;

Por fim, agradeço as Medicinas Sagradas da Floresta e a sabedoria indígena por terem provido tantos aprendizados voltados à disciplina e ao foco dos meus deveres

SUMÁRIO

Resumo -----	I
Abstract -----	II
Introdução geral -----	1
Referências Bibliográficas -----	4
Capítulo I - Estrutura espacial da diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em formações de cerrado sentido restrito do Planalto Central	
Introdução -----	8
Material e Métodos -----	12
Área de estudo -----	12
Amostragem -----	14
Identificação taxonômica -----	17
Análise dos dados -----	18
Resultados -----	19
Discussão -----	23
Conclusões -----	26
Anexos -----	27
Referências Bibliográficas -----	33
Capítulo II - A influência dos filtros ambientais de formações de cerrado sentido restrito do Planalto Central sobre a diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae)	
Introdução -----	42
Material e Métodos -----	45
Área de estudo -----	45
Amostragem -----	45
Identificação taxonômica -----	45
Variáveis ambientais -----	45
Análise dos dados -----	48
Resultados -----	49
Discussão -----	51
Conclusões -----	53
Referências Bibliográficas -----	54
Considerações Finais -----	59

RESUMO: A heterogeneidade da diversidade pode ser causada por uma série de filtros ambientais agindo em diferentes escalas espaciais, que acabam selecionando as espécies do pool regional para a formação das assembleias locais. No cerrado sentido restrito existem marcantes variações estruturais entre suas localidades devido a diversos fatores físicos. Apesar disto, há uma carência de informações sobre como a diversidade de besouros rola-bostas está organizada nessa formação vegetal e qual o papel das variações estruturais sobre a organização da diversidade. Este estudo teve como objetivo identificar a relação entre a organização da diversidade de besouros rola-bostas e os filtros ambientais locais ao longo de uma região de cerrado sentido restrito. Para avaliar a organização da diversidade, um desenho experimental hierárquico foi utilizado e a contribuição dos filtros ambientais locais sobre essa organização foi detectada através de modelos lineares generalizados. A diversidade de besouros rola-bostas apresentou variações ao longo das escalas espaciais com a escala local sendo mais importante do que a regional e com os filtros ambientais locais sendo importantes influências para essa organização da diversidade. Além de estes filtros serem importantes para a diversidade, estas informações indicam a preponderância destes filtros em detrimento dos regionais. De fato, os filtros ambientais locais do cerrado sentido restrito apresentaram variações suficientes para afetar a organização da diversidade. Dentre estes filtros, se destacam aqueles relacionados à estruturação edáfica. Desta forma, regiões de cerrado sentido restrito com localidades onde os filtros ambientais locais são heterogêneos podem conter uma maior diversidade regional de besouros rola-bostas. Para iniciativas de conservação, áreas com maior heterogeneidade local quanto aos filtros ambientais devem ser escolhidas em detrimento daquelas com localidades estruturalmente mais homogêneas.

PALAVRAS-CHAVE: padrões de biodiversidade; escalas espaciais; partição aditiva; filtros locais; grupos funcionais

ABSTRACT: The heterogeneity of diversity can be caused by a series of environmental filters acting at different spatial scales, selecting the species from the regional pool for the formation of local assemblies. In the cerrado sentido restrito there are structural variations between their locations due to several physical factors. Despite this, there is a lack of information on how the diversity of dung beetles is organized in this vegetal formation and what is the role of structural variations on the organization of diversity. This study aimed to identify the relationship between the organization of the diversity of dung beetles and the local environmental filters throughout a region of cerrado sentido restrito. To evaluate the organization of diversity, a hierarchical experimental design was used and the contribution of local environmental filters on this organization was detected through generalized linear models. The diversity of dung beetles showed variations along spatial scales with the local scale being more important than the regional scale and with the local environmental filters being important influences for this organization of diversity. In addition to these filters being important for diversity, this information indicates the preponderance of these filters over regional filters. In fact, the local environmental filters in the cerrado sentido restrito showed sufficient variations to affect the organization of diversity. Among these filters, those related to edaphic structuring stand out. Thus, regions of cerrado sentido restrito with localities where the local environmental filters are heterogeneous may contain a greater regional diversity of dung beetles. For conservation initiatives, areas with higher local heterogeneity in terms of environmental filters should be chosen over those with structurally more homogeneous locations.

51 **KEY WORDS:** biodiversity patterns; spatial scales; additive partitioning; local filters;
52 functional groups

53

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70 INTRODUÇÃO GERAL

71 A diversidade é organizada por processos atuando em distintas escalas espaciais.
72 Na escala regional, processos evolutivos gerados principalmente por fatores históricos
73 se destacam nesta organização (Gering et al. 2003). Já na escala local, os processos
74 ecológicos gerados por fatores bióticos, como as interações biológicas, são primordiais
75 para a organização da diversidade (Ricklefs 1987; Romero-Alcaraz & Ávila 2000). No
76 entanto, os processos na escala local são influenciados pelos processos na escala
77 regional, e assim, as assembleias locais são um complexo de interações entre os
78 processos atuando nas diferentes escalas espaciais (Ricklefs 2004).

79 Os aspectos da história de vida das espécies em uma assembleia, como a
80 capacidade dispersiva, amplitude da dieta e grau de preferência por determinados
81 habitats, em conjunto com os fatores atuando ao longo das escalas espaciais,
82 determinam a organização espacial da diversidade. Por exemplo, espécies com baixo
83 potencial dispersivo e curta amplitude de dieta contribuem para que a diversidade β
84 entre as localidades seja elevada (Hirao et al. 2007). A preferência por determinados
85 habitats também tende a causar diferenciação das assembleias ao longo de uma região
86 (Scherrer et al. 2013), mesmo considerando espécies com alto potencial dispersivo. Por
87 exemplo, uma espécie pode ter alta capacidade de dispersão, que atenuaria a diversidade
88 β entre as localidades, mas ao mesmo tempo esta espécie pode apresentar alto grau de
89 preferência por determinados habitats por consequência de características como a
90 agregação local de recursos específicos (baixa amplitude no uso de recursos), e desta
91 forma, a diversidade β ao longo das localidades é elevada (Mac Nally et al. 2004). Por
92 outro lado, espécies que possuem relativamente menor potencial dispersivo, mas que
93 possuem maior amplitude no uso de recursos, podem causar a redução da diversidade β
94 ao longo das localidades (Mac Nally et al. 2004). Assim, fatores regionais e locais

atuam sobre os diferentes táxons, que devido às distinções nas suas histórias de vida, respondem de formas dissimilares. Estas dissimilaridades de respostas culminam na organização espacial da diversidade (Smith 2001; Gering et al. 2003; Ricklefs 2004; Romero-Alcaraz & Ávila 2000).

Apesar da existência de fatores agindo ao longo das escalas espaciais e atuando de distintas formas sobre as espécies com diferentes histórias de vida, os fatores locais podem levar a processos nesta escala que são mais importantes para a organização da diversidade do que os processos na escala regional, e vice-versa. Quando os processos locais são preponderantes sobre os processos regionais, as assembleias são saturadas, e desta forma, o incremento na diversidade regional não é refletido na diversidade local. Isso comumente ocorre em regiões com heterogeneidade ambiental e contribui para a elevação da diversidade β (Lawes et al. 2000). Quando os processos regionais são preponderantes sobre os processos locais, as assembleias são insaturadas, e desta forma, o incremento na diversidade regional é refletido em proporções semelhantes na diversidade local. Isso ocorre em regiões com relativa homogeneidade ambiental, onde a diversidade β é atenuada (Cornell & Lawton 1992; Lawes et al. 2000). Em ecossistemas florestais, os processos na escala regional se demonstram mais importantes para a organização da diversidade (Gering et al. 2003; García-López et al. 2010; Müller & Goßner 2010; Marques & Schoereder 2014; Schmidt et al. 2017). Desta forma, fatores regionais como topografia, solos e tipos de uso da terra se sobressaem sobre os fatores locais nestes ecossistemas (Gering et al. 2003).

Diferentemente dos ecossistemas inseridos em domínios geográficos exclusivamente florestais, os ecossistemas inseridos no domínio do Cerrado apresentam ampla variação estrutural, que vão desde ecossistemas campestres e savânicos até os florestais (Ribeiro & Walter 1998). Somado a isso, variações estruturais intra-

fitofisionômicas também são comuns. Um exemplo disso é o cerrado sentido restrito, a formação vegetal utilizada neste estudo. Nesta formação vegetal, variações estruturais entre as localidades ocorrem devido a fatores como histórico de fogo (Moreira 2000; Pinheiro & Durigan 2009; Almeida et al. 2014) histórico de uso do solo e diferenças edáficas, como textura e fertilidade do solo (Pinheiro & Durigan 2009; Soares et al. 2015). Apesar das variações estruturais conhecidas entre as localidades de cerrado sentido restrito, não se sabe a preponderância dos fatores locais e regionais desta formação vegetal para a organização da diversidade.

Os besouros rola-bostas podem ser afetados de formas diferentes pelos fatores locais, dependendo da relação entre estes fatores com as distintas histórias de vida presentes neste táxon. Por exemplo, com base na forma de manuseio dos recursos fecais usado para alimentação e reprodução, estes besouros podem se dividir em três guildas (Halffter & Edmonds 1982): os endocoprídeos, que utilizam o recurso fecal sem precisar translocá-lo no espaço; os paracoprídeos, que escavam túneis adjacentes ou abaixo dos recursos fecais, onde o recurso é enterrado; e os telecoprídeos, que formam bolas fecais que são translocadas sobre a superfície do solo para além da fonte fecal, onde então o recurso é deixado sobre a superfície do solo ou é enterrado em profundidades rasas. Devido a esta variação comportamental em relação à reprodução e alimentação, os fatores locais agem de formas distintas sobre cada guilda. Por exemplo, fatores como a estrutura da serapilheira são importantes barreiras de impedimento à translocação de recursos fecais exercida pelos telecoprídeos (Nichols et al. 2013). A compactação do solo também é importante por dificultar a escavação de túneis pelos paracoprídeos, dificultando a reprodução (Silva et al. 2015). Associado a estas diferentes histórias de vida, no geral os besouros rola-bostas ainda apresentam alta sensibilidade às mudanças na estrutura dos habitats (Halffter & Arellano 2002; Louzada

et al. 2010) e são importantes provedores de serviços ecossistêmicos, como a ciclagem de nutrientes e a bioturbação (Nichols et al. 2008).

Devido à variação estrutural do cerrado sentido restrito ao longo do espaço e às diferenças de histórias de vida dos besouros rola-bostas e sua sensibilidade à estrutura dos habitats, a compreensão da importância dos fatores locais nessa formação vegetal para a organização da diversidade deste táxon é importante, especialmente para tomadas de decisões. Por exemplo, se os fatores locais se demonstram preponderantes para a organização da diversidade, é mais útil estabelecer regiões com localidades heterogêneas para a conservação. Se os fatores regionais são preponderantes, regiões sob distintas influências de fatores como topografia e variações regionais de solos devem ser priorizadas. Com isso, o objetivo deste estudo foi identificar a relação entre a organização da diversidade de besouros rola-bostas e os filtros ambientais locais ao longo de uma região de cerrado sentido restrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida RF, Fagg CW, Oliveira MC, Munhoz CBR et al (2014) Mudanças florísticas e estruturais no cerrado sentido restrito ao longo de 27 anos (1985-2012) na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. *Rodriguésia* 65: 1-19

Cornell HV, Lawton JH (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *The Journal of Animal Ecology* 61: 1-12

Gering JC, Crist TO, Veech JA (2003) Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17: 488-499

- 168 García-López A, Micó E, Numa C, Galante E (2010) Spatiotemporal variation of
169 scarab beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae, Melolonthinae,
170 Rutelinae) in the premontane rain forest in Costa Rica: a question of scale. *Annals of*
171 *Entomological Society of America* 130: 956-964
- 172 Halffter G, Arellano L (2002) Response of dung beetle diversity to human–
173 induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154
- 174 Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles
175 (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *Instituto de Ecología, México*
176 D.F
- 177 Hirao T, Murakami M, Kashizaki A, Tanabe S (2007) Additive apportioning of
178 lepidopteran and coleopteran species diversity across spatial and temporal scales in a
179 cooltemperate deciduous forest in Japan. *Ecological Entomology* 32: 627-636
- 180 Lawes MJ, Eeley HAC, Piper SE (2000) The relationship between local and
181 regional diversity of indigenous forest fauna in KwaZulu-Natal Province, South Africa.
182 *Biodiversity and Conservation* 9: 683-705
- 183 Louzada J, Lima AP, Matavelli R, Zambaldi L et al (2010) Community structure
184 of dung beetles in amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and
185 landscape structure. *Landscape Ecology* 25: 631-641
- 186 Mac Nally R, Fleishman E, Bulluck LP, Betrus CJ (2004) Comparative
187 influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and
188 butterflies. *Journal of Biogeography* 31: 917-929

- 189 Müller J, Goßner MM (2010) Three-dimensional partitioning of diversity
190 informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. *Biological*
191 *Conservation* 143: 625-633
- 192 Marques T, Schoereder JH (2014) Ant diversity partitioning across spatial
193 scales: ecological processes and implications for conserving tropical dry forests. *Austral*
194 *Ecology* 39: 72-82
- 195 Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central
196 Brazil. *Journal of Biogeography* 27: 1021-1029
- 197 Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T et al (2008) Ecological functions and
198 ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*
199 141: 1461–1474
- 200 Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, Favila ME et al (2013) Trait-dependent
201 response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional
202 scales. *Ecology* 94: 180-189
- 203 Pinheiro EDS, Durigan G (2009) Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das
204 fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista*
205 *Brasileira de Botânica* 32: 441-454
- 206 Romero-Alcaraz E, Ávila JM (2000) Landscape heterogeneity in relation to
207 variations in epigaeic beetle diversity of a Mediterranean ecosystem. Implications for
208 conservation. *Biodiversity and Conservation* 9: 985-1005
- 209 Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano
210 SM, Almeida SP (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina

Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171

Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15

Scherrer S, Ferro VG, Ramos MN, Diniz IR (2013) Species composition and temporal activity of Arctiinae (Lepidoptera: Erebidae) in two cerrado vegetation types. *Zoologia* 30: 200-210

Soares MP, Reys P, Pifano DS, Sá JLD (2015) Relationship between edaphic factors and vegetation in savannas of the Brazilian midwest region. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 39: 821-829

Schmidt FA, Ribas CR, Sobrinho TG, Ubaidillah R et al (2017) Similar alpha and beta diversity changes in tropical ant communities, comparing savannas and rainforests in Brazil and Indonesia. *Oecologia* 185: 487-498

Silva RJ, Ribeiro HV, Souza MF, Vaz-de-Mello FZ (2015) Influência da granulometria do solo na estrutura de guildas funcionais de besouros rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) em florestas semidecíduais no estado do Mato Grosso, Brasil. *Bioscience Journal* 31: 601-612

Smith F (2001) Historical regulation of local species richness. *Ecology* 82: 792-801

Capítulo I

Estrutura espacial da diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em formações de cerrado sentido restrito do Planalto Central

INTRODUÇÃO

A diversidade englobada ao longo das escalas espaciais interage com distintos fatores característicos de cada escala e que levam a diferentes processos. Por exemplo, o pool regional pode ter sua composição, diversidade e riqueza de espécies influenciada principalmente por processos evolutivos provocados por fatores agindo nesta escala como a topografia, diferenças de solo, história biogeográfica e do uso da terra e especiação (Ricklefs 1987; Smith 2001; Gering et al. 2003; Ricklefs 2004). As comunidades locais são influenciadas pelos processos ecológicos provocados por fatores como interações bióticas, estágios de sucessão, distúrbios de pequena escala, configuração ambiental local e a influência antrópica sobre estes fatores (Ricklefs 1987; Romero-Alcaraz & Ávila 2000).

As espécies do pool regional podem ocorrer localmente se elas superarem os processos locais. No entanto, tais processos são influenciados pelos regionais que acabam auxiliando na formação das assembleias e que conseqüentemente, ajudam a moldar as interações bióticas (Ricklefs 1987; Poff 1997; Ricklefs 2004). Assim, a diversidade local é consequência de um complexo de interações entre as escalas espaciais (Ricklefs 1987; Caley & Schluter 1997; Ricklefs 2004). Os fatores locais também exercem suas influências sobre a diversidade regional, com regiões contendo localidades heterogêneas em relação a estes fatores apresentando aumento da diversidade regional e regiões homogêneas apresentando redução (Romero-Alvaraz & Ávila 2000). No caso das regiões apresentando heterogeneidade, as assembleias são saturadas, ou seja, mesmo que a diversidade regional aumente, a diversidade local

independe deste aumento e permanece próxima de uma estabilidade, indicando a preponderância dos processos locais sobre os regionais na estruturação da diversidade local (Lawes et al. 2000), contribuindo para o aumento da diversidade β entre as localidades (Romero-Alcaraz & Ávila 2000). Quando a região é composta por localidades com fatores relativamente homogêneos, a diversidade β nessa escala tende a ser baixa, tornando o pool regional de espécies próximo ao pool local, e assim, esta assembleia é denominada como insaturada, indicando que os processos regionais são preponderantes sobre os processos locais na estruturação da diversidade local (Cornell & Lawton 1992; Lawes et al. 2000).

Assembleias compostas por espécies que apresentam diferenças entre os fatores da história de vida como o requerimento de recursos, grau de especialização ecológica, área necessária para sobrevivência e reprodução e capacidade de dispersão, tendem a responderem de formas distintas aos filtros ambientais atuantes nas diferentes escalas espaciais, levando a diferenças na diversidade β (Kotliar & Wiens 1990; Mac Nally et al. 2004), abundância e na composição de espécies destas assembleias (Poff 1997). Por exemplo, em uma assembleia que apresenta espécies com alta capacidade dispersiva, as respostas à heterogeneidade ambiental tendem a surgir em escalas espaciais maiores, atenuando a diversidade β , enquanto que as espécies com menor capacidade dispersiva tendem a apresentar respostas à heterogeneidade em escalas menores, aumentando a diversidade β (Kotliar & Wiens 1990). No entanto, mesmo as espécies com alta capacidade de dispersão podem ter sua distribuição espacial restringida por serem especialistas no uso de recursos que ocorrem apenas em algumas localidades da região (Mac Nally et al. 2004) ou por serem deslocadas por competidores superiores (Scholtz et al. 2009; Silva et al. 2015).

Um grupo taxonômico bastante influenciado por fatores ambientais devido às diferenças de história de vida entre as espécies e guildas são os besouros rola-bostas. O grupo se alimenta principalmente do líquido rico em micro-organismos presentes nas fezes de mamíferos, e também de outros recursos, como carcaças e frutas em decomposição, nidificando também nesses recursos (Halffter & Edmonds 1982). São globalmente utilizados em estudos ecológicos de avaliação de impactos e mudanças ambientais antrópicas (Bicknell et al. 2014), pois são sensíveis às mudanças ambientais e apresentam alta especificidade à estrutura dos habitats (Klein 1989; Halffter & Arellano 2002; Louzada et al. 2010), sendo considerados organismos bioindicadores (McGeoch et al. 2002). Geralmente os rola-bostas respondem rapidamente às diferenças ambientais através de mudanças em parâmetros como abundância, riqueza de espécies, diversidade trófica e de espécies (Halffter & Favila 1993; Durães et al. 2005).

Por consequência do manuseio de recursos fecais para alimentação e nidificação (Hanski & Cambefort 1991), os besouros rola-bostas prestam importantes serviços ecossistêmicos como a ciclagem de nutrientes, bioturbação, aprimoramento do crescimento vegetal e dispersão secundária de sementes (Nichols et al. 2008). Devido à característica de manusear recursos fecais, o grupo é dividido em três guildas funcionais, segundo a forma como manipulam a massa fecal (Halffter & Edmonds 1982): os telecoprídeos formam uma bola fecal e rolam para longe do ponto de origem do recurso, onde são enterradas ou deixadas sobre o solo; os endocoprídeos se alimentam dentro ou abaixo das fezes frescas, sem movimentá-las além do ponto de origem; os paracoprídeos cavam túneis abaixo ou adjacente às fezes, onde a massa fecal é enterrada.

Vários estudos englobando gradientes ambientais formados por variações do mesmo tipo de vegetação demonstraram que as maiores escalas espaciais contribuíram

mais para a organização da diversidade, indicando a preponderância dos processos regionais, em detrimento dos processos locais, nesta organização (Mac Nally et al. 2004; Müller & Goßner 2010; Marques & Schoereder 2014; Schmidt et al. 2017; Silva & Hernández 2015a). No cerrado sentido restrito também ocorrem gradientes ambientais ocasionados por variações estruturais da vegetação geradas por fatores como fogo (Moreira 2000; Pinheiro & Durigan 2009; Almeida et al. 2014), histórico de uso do solo, diferenças edáficas e topográficas (Pinheiro & Durigan 2009). No entanto, apesar das características e importâncias descritas anteriormente para os besouros rola-bostas e das variações estruturais conhecidas no cerrado sentido restrito, ocorre uma inexistência de informações sobre como a diversidade de besouros rola-bostas se organiza ao longo dessa formação vegetal e qual o papel dos fatores locais sobre essa organização.

O objetivo deste estudo foi avaliar como se organiza a diversidade de besouros rola-bostas ao longo de uma região de cerrado sentido restrito. Para isso, serão testadas as seguintes hipóteses: (1) devido à sensibilidade ambiental dos besouros rola-bostas e às variações estruturais entre as localidades de cerrado sentido restrito, a diversidade está distribuída de forma heterogênea ao longo das localidades, ou seja, apresenta dissimilaridades espaciais entre os sítios amostrais; (2) devido à atuação de diferentes fatores que geram distintos processos de organização da diversidade ao longo das escalas espaciais, a diversidade de besouros rola-bostas no cerrado sentido restrito apresenta uma organização determinada por diferentes contribuições das escalas espaciais, com os processos de cada escala sendo importantes para esta organização. Assim, as escalas espaciais geram diferentes contribuições para a organização da diversidade total, com tais contribuições diferindo do modelo nulo que representa a ausência de processos determinísticos atuando sobre esta organização; (3) devido às

diferentes estratégias de vida entre as guildas dos besouros rola-bostas, as contribuições das escalas espaciais para a organização da diversidade diferem entre as guildas, com os processos intrínsecos às escalas sendo importantes para esta organização. Assim, cada guilda responde de forma diferente das outras em termos de contribuições de cada escala para a organização da diversidade total da guilda, com estas contribuições diferindo do esperado pelo modelo nulo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O Distrito Federal (DF) apresenta o clima sendo do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen. Apresenta ainda duas estações bem definidas: a primavera-verão caracterizada por período chuvoso e o outono-inverno caracterizado por período seco. Existe uma predominância regional de latossolos e cambissolos, mas outros tipos de solos também ocorrem em menores proporções, como os argissolos, neossolos, gleissolos e plintossolos (CODEPLAN 2017). As áreas de estudo foram distribuídas entre o Parque Nacional de Brasília (PNB), Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), Fazenda Água Limpa/UnB (FAL) e a Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara (ARIE), todas inclusas no DF.

O PNB, localizado a noroeste do DF e a 10 km do centro de Brasília (Fig. 1), possui aproximadamente 42.355 hectares (ICMBio 2019). O solo é formado por latossolos, cambissolos, plintossolos, solos hidromórficos, podzol hidromórfico e areias quartzosas. A unidade de conservação é representativa dos principais ecossistemas do Cerrado como campo úmido, campo sujo, campo limpo, campo rupestre, campo de murunduns, vereda, brejo, cerrado sentido restrito, cerrado denso e mata de galeria. No

entanto, é um fragmento de Cerrado sob intensa atividade antrópica, como caça, pesca e visitação em locais de acesso restrito (Ibama & Funatura 1998).

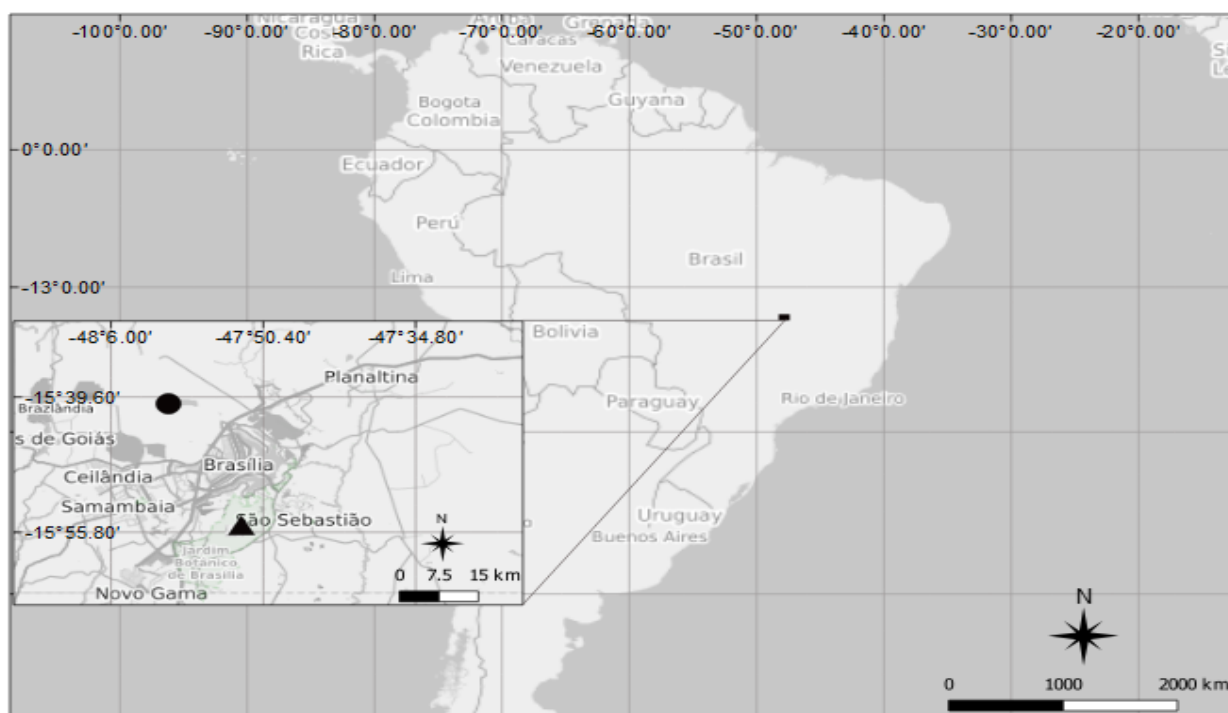


Figura 1. Região de estudo. O círculo indica o fragmento referente ao Parque Nacional de Brasília – PNB e o triângulo a APA Gama e Cabeça-de-Veado - APA.

A RECOR, ARIE e a FAL são interligadas entre si e integram parte da APA Gama e Cabeça-de-Veado (neste estudo, este recorte será denominado como APA) (Figs. 1 e 2b). A RECOR possui aproximadamente 1.391 hectares e está localizada na porção centro-sul do DF, a 26 km do centro de Brasília (RECOR 2019). A ARIE ocupa uma extensão de 2.057 hectares (ICMBio 2019), sendo representada por dois polígonos disjuntos, Capetinga e Taquara, protegendo as cabeceiras do córrego Capetinga e as nascentes do Taquara, respectivamente. A ARIE está localizada dentro do limite geográfico da FAL, que possui cerca de 4.500 hectares e onde aproximadamente 50% desta área é voltada para a conservação e o restante direcionado para o ensino, pesquisa e extensão (FAL 2019).

A fitofisionomia escolhida neste estudo foi o cerrado sentido restrito. Esta escolha ocorreu por esta ser a principal fitofisionomia do Cerrado em área ocupada e pela sua boa representatividade do bioma (Ribeiro & Walter 1998). Ao longo das localidades de estudo, esta formação apresentou variações estruturais visíveis, principalmente devido ao histórico de fogo. Desta forma, diferenças visíveis foram registradas principalmente em relação a variações na serapilheira, cobertura de copa e adensamento arbóreo (Fig. 3).

Amostragem

Foram realizadas duas coletas, sendo a primeira em 29 de novembro de 2018 e a segunda em 15 de dezembro de 2018. Este período abrange a estação chuvosa no Cerrado, que é considerada a melhor época para a amostragem de besouros rola-bostas por causa da elevação das abundâncias do grupo (Oliveira et al. 2011).

As armadilhas utilizadas são do tipo pitfall, que é uma técnica de coleta amplamente utilizada em levantamentos do grupo nas regiões tropicais (Hanski & Cambefort 1991). Cada armadilha consiste de dois recipientes plásticos: um com capacidade de 1 l contendo água e detergente para quebrar a tensão superficial do líquido, e outro com capacidade de 50 ml abrigando aproximadamente 25 g de fezes humana suspenso por arames sobre o pote maior. Este tipo de isca é a mais atrativa para a coleta de besouros rola-bostas (Milhomem et al. 2003). Acima deste conjunto foi colocada uma cobertura para proteção da chuva. Em cada coleta, as armadilhas ficaram expostas 48 horas em campo. Os espécimes coletados foram armazenados em álcool 70%, devidamente etiquetados e transportados para o Laboratório de Biologia e Ecologia de Coleoptera da Universidade de Brasília. Posteriormente, foram classificados em endocoprídeos, paracoprídeos e telecoprídeos.

a



b

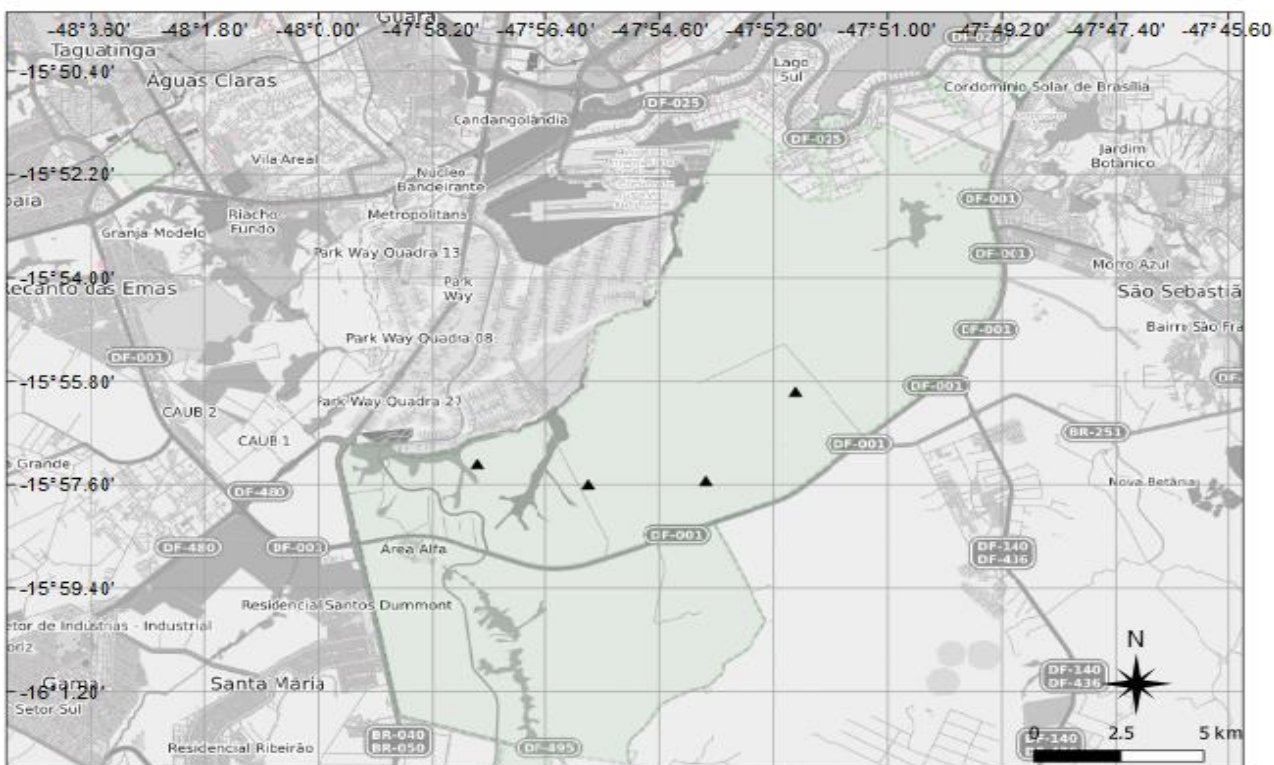


Figura 2. Áreas de estudo no Parque Nacional de Brasília - PNB (a) e na APA Gama e Cabeça-de-Veado - APA (b).



Figura 3. Exemplos de localidades de cerrado *sentido restrito* que apresentaram variações estruturais visíveis.

O PNB e a APA são Unidades de Conservação (UC's) de proteção integral e de

uso sustentável, respectivamente (SNUC 2000), e que estão descontínuas entre si na

paisagem. A distância entre as UC's é de aproximadamente 30 km (Fig. 1). No PNB foram amostradas quatro áreas com distâncias médias em torno de 4 km entre si, com a maior distância sendo de 5,5 km (Fig. 2a). Em relação à APA, uma das áreas está localizada na RECOR, duas na FAL e uma na ARIE, totalizando quatro áreas com distâncias médias de 4,7 km entre si, com a maior distância sendo de 8,89 km (Fig. 2b).

Em cada uma das áreas em cada fragmento, foram instalados dois transectos distando 150 metros entre si. Cada transecto consistiu de cinco armadilhas com distância de 100 metros entre si (Silva & Hernández 2015b). As duas coletas foram realizadas nas mesmas armadilhas e nos mesmos pontos amostrais. Assim, o esforço amostral total foi de 8 áreas x 2 transectos x 5 armadilhas x 2 coletas, totalizando 160 armadilhas (Fig. 4).

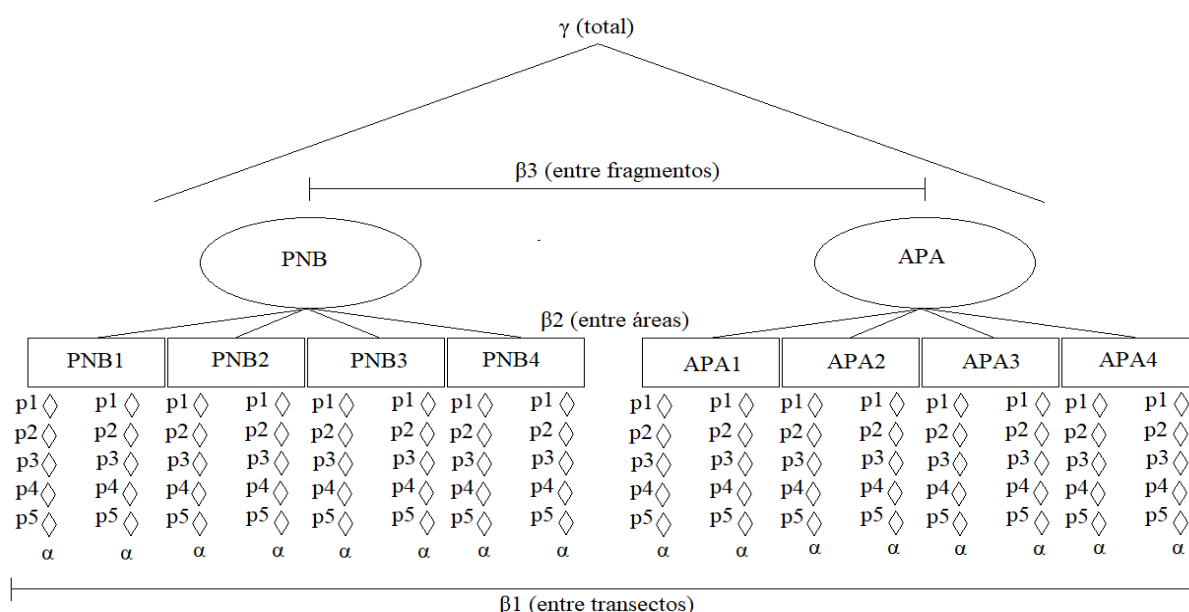


Figura 4. Diagrama esquemático do delineamento experimental utilizado. O componente α representa a diversidade média dentro dos transectos; β_1 a diversidade entre transectos; β_2 a diversidade entre áreas e β_3 a diversidade entre os fragmentos. O total destes fatores representa a diversidade total (diversidade γ).

Identificação taxonômica

Após a montagem dos espécimes em alfinete entomológico, estes foram identificados com o auxílio do material depositado na Coleção Entomológica da

Universidade de Brasília e da chave de identificação para gêneros e subgêneros de Scarabaeinae do Novo Mundo (Vaz-de-Mello et al. 2011). Os espécimes que geraram ambiguidades e/ou dificuldades nas identificações foram levados ao especialista do grupo para conferência (Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil). Os vouchers foram depositados na Coleção Entomológica da Universidade de Brasília e na Coleção Entomológica da Universidade Federal do Mato Grosso.

Análise dos dados

Para avaliar a suficiência amostral, foram usadas curvas de acúmulo de espécies baseadas em indivíduos (Gotelli & Colwell 2001), utilizando o pacote iNEXT versão 2.0.20 (Hsieh et al. 2020) no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019).

A Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foi realizada com o intuito de identificar se a diversidade forma agrupamentos de acordo com os sítios amostrados, ou seja, se a diversidade se distribui de forma heterogênea ao longo das localidades. Esta análise foi baseada na similaridade de Bray-Curtis, e a significância das ordenações foi dada por meio da PERMANOVA. Os dados de abundâncias foram transformados por raiz quadrada para retirar o peso das espécies raras. A PCoA foi realizada através do pacote ape versão 5.3 (Paradis et al. 2019) e a PERMANOVA através do vegan versão 2.5-2 (Oksanen et al. 2018), ambas no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019).

Para avaliar as contribuições das escalas espaciais para a organização da diversidade, foi usado o método de partição aditiva da diversidade (Lande 1996; Veech et al. 2002; Gering et al. 2003) utilizando duas métricas de diversidade: a riqueza e a entropia de Shannon. Nesta última métrica, os valores foram transformados pelas suas exponenciais (tanto os valores esperados, descritos abaixo, quanto os observados) (Jost

2007). Esta análise foi realizada no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019) através do pacote vegan versão 2.5-2 (Oksanen et al. 2018).

Para avaliar se a organização da diversidade observada pode ser atribuída a processos determinísticos, para cada escala espacial foi gerado um componente nulo de diversidade, que representa a hipótese nula de ausência de processos atuando sobre a organização da diversidade naquela escala. Essa distribuição nula dos componentes de diversidade foi gerada por meio da randomização baseada em indivíduos ($N = 10000$). Com essa randomização, é possível calcular a proporção (p-value) de valores nulos gerados que são significativamente maiores (ou menores) que os valores observados (Crist et al. 2003). Com p menor que 5%, os componentes de diversidade observados são considerados significantemente maiores ou menores que o esperado pelo modelo nulo, indicando a atuação de processos determinísticos sobre a organização da diversidade. Estas randomizações baseadas em indivíduos foram feitas no programa R versão 3.5.3 (R Core Team 2019) usando o pacote vegan versão 2.5-2 (Oksanen et al. 2018).

RESULTADOS

Foram coletados um total de 6.130 indivíduos, distribuídos em 54 espécies (Tabela S1). As cinco espécies mais abundantes foram: *Oxysternon palemo*, *Genieridium cryptops*, *Eurysternus caribaeus*, *Uroxys sp.1* e *Coprophanæus spitzi*, representando 51,8%; 12,0%; 5,8%; 5,4% e 3,7% da abundância total, respectivamente. Apesar de *E. caribaeus* ser uma espécie bastante representativa para a abundância total, sua abundância foi concentrada em duas áreas do PNB que concentraram juntas 90% dos indivíduos (uma área com 50% e a outra com 40%) e os 10% restantes foram distribuídos ao longo das demais áreas do PNB e APA. A mesma observação foi verificada para *Uroxys sp.1* que também teve 52,4% da sua abundância concentrada em

uma única área do PNB. O. palemo também teve mais da metade da sua abundância concentrada no PNB, que abrigou 66,1% dos indivíduos, mas diferentemente das duas espécies anteriores, sua abundância está bem distribuída ao longo da APA e PNB. Foram registrados ainda 13 singletons e 6 doubletons.

O PNB foi o fragmento com a maior abundância total, com 3.881 indivíduos, seguido pela APA com 2.249 indivíduos (Tabela S1). No entanto, as curvas de acúmulo de espécies para as duas UC's apresentaram tendência assintótica, indicando que o esforço amostral foi suficiente em representar a comunidade (Fig. S1).

A PCoA baseada na abundância e na riqueza de espécies mostraram uma distribuição de diversidade espacialmente ordenada entre os sítios amostrados (Figs. 5a, 5b). A PERMANOVA confirmou a significância destas ordenações tanto para a abundância ($F = 10,903$; $p < 0,0001$) quanto para a riqueza de espécies ($F = 8,221$; $p < 0,0001$). As espécies tiveram fortes contribuições para estas diferenças, tanto em relação à abundância (Fig. S2) quanto em relação à riqueza de espécies (Fig. S3).

A PCoA mostrou que a abundância e riqueza de espécies das diferentes guildas são espacialmente ordenadas de acordo com os sítios amostrados (Figs. S4-S6). Em relação à abundância, a PERMANOVA confirma a significância das ordenações para todas as guildas: endocoprídeos ($F = 12,539$, $p < 0.0001$), paracoprídeos ($F = 10,312$, $p < 0.0001$), telecoprídeos ($F = 3,227$, $p < 0.0001$). Para a riqueza de espécies, a PERMANOVA também confirma a significância das ordenações para todas as guildas: endocoprídeos ($F = 10,898$, $p < 0.0001$), paracoprídeos ($F = 6,160$, $p < 0.0001$), telecoprídeos ($F = 3,582$, $p < 0.0001$). As guildas apresentaram espécies que tiveram destacáveis contribuições para as ordenações observadas (Figs. S4-S6).

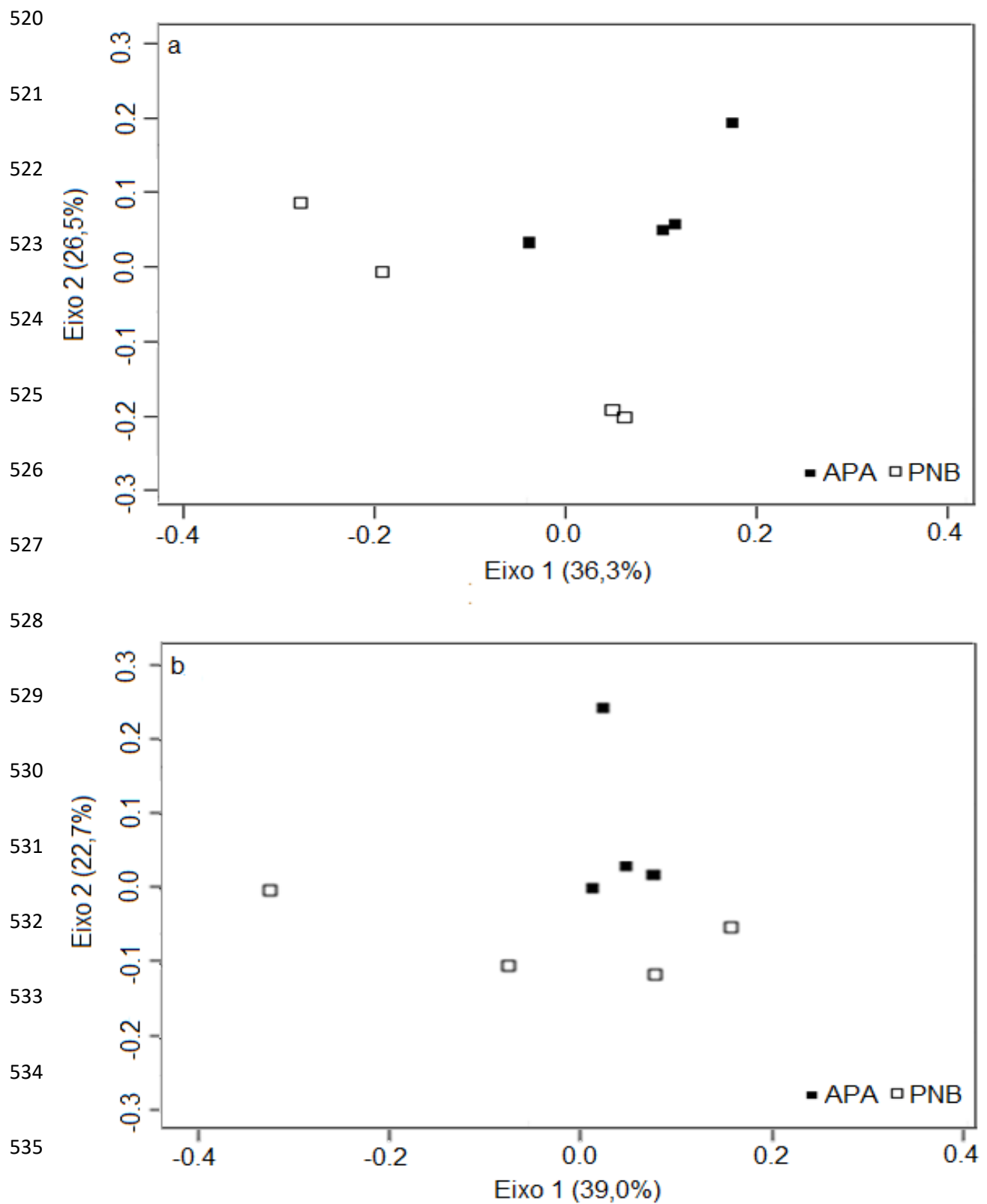


Figura 5. Análise de Coordenadas Principais da abundância (a) e da riqueza de espécies (b) para as áreas da APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e para as áreas do PNB (Parque Nacional de Brasília).

As partições da diversidade baseadas na abundância e na riqueza de espécies da comunidade apresentaram a mesma sequência de contribuições dos componentes de diversidade para a diversidade γ . O componente α foi o maior contribuinte, seguido do β_2 , β_3 e por último, do β_1 (Figs. 6a, 6b). Ainda, o componente α de ambas as partições foi menor que o esperado enquanto que todos os componentes β foram maiores que o esperado, com exceção do componente β_1 da partição baseada na riqueza de espécies, que não diferiu significativamente do esperado (Figs. 6a, 6b).

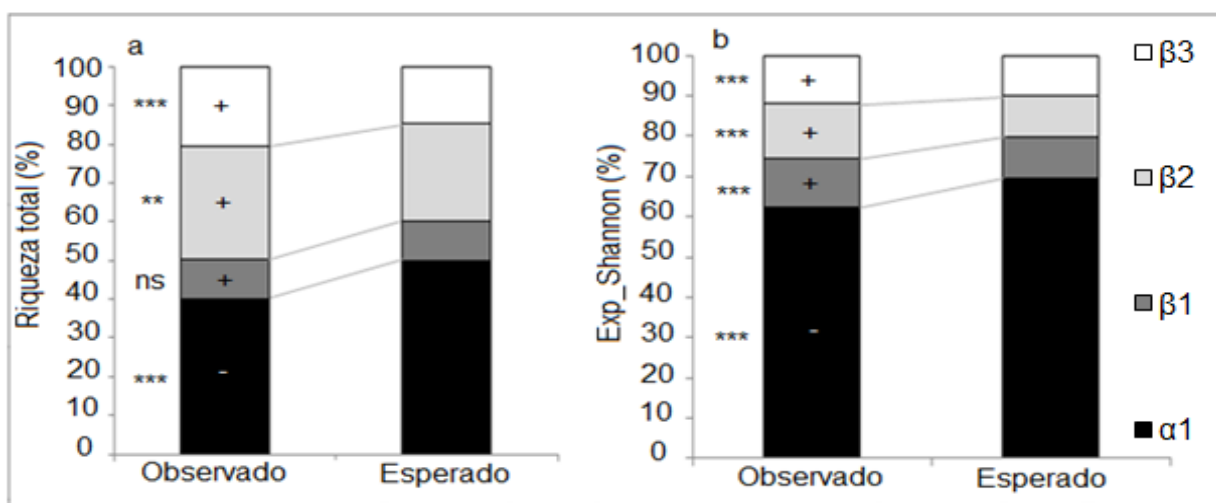


Figura 6. Partição aditiva da diversidade englobando toda a comunidade de besouros rola-bostas usando a riqueza (a) e a exponencial da entropia de Shannon (b). *** $p < 0.0001$, ** $p < 0.001$, ns = não significativo.

As contribuições das escalas espaciais para a organização da diversidade diferiram entre as guildas, com os processos intrínsecos às escalas sendo importantes na maioria dos casos (Figs. 7a, 7b). Em todos os casos, as guildas tiveram o componente α menor que o esperado enquanto o componente β_1 não diferiu do esperado (Figs. 7a, 7b). Em relação à riqueza de espécies, o componente β_3 não diferiu do esperado em nenhuma guilda (Fig. 7a). Já em relação à entropia de Shannon, os componentes β_2 e β_3 são maiores que o esperado para todas as guildas, com exceção do β_3 para os paracoprídeos, que foi menor que o esperado (Fig. 7b).

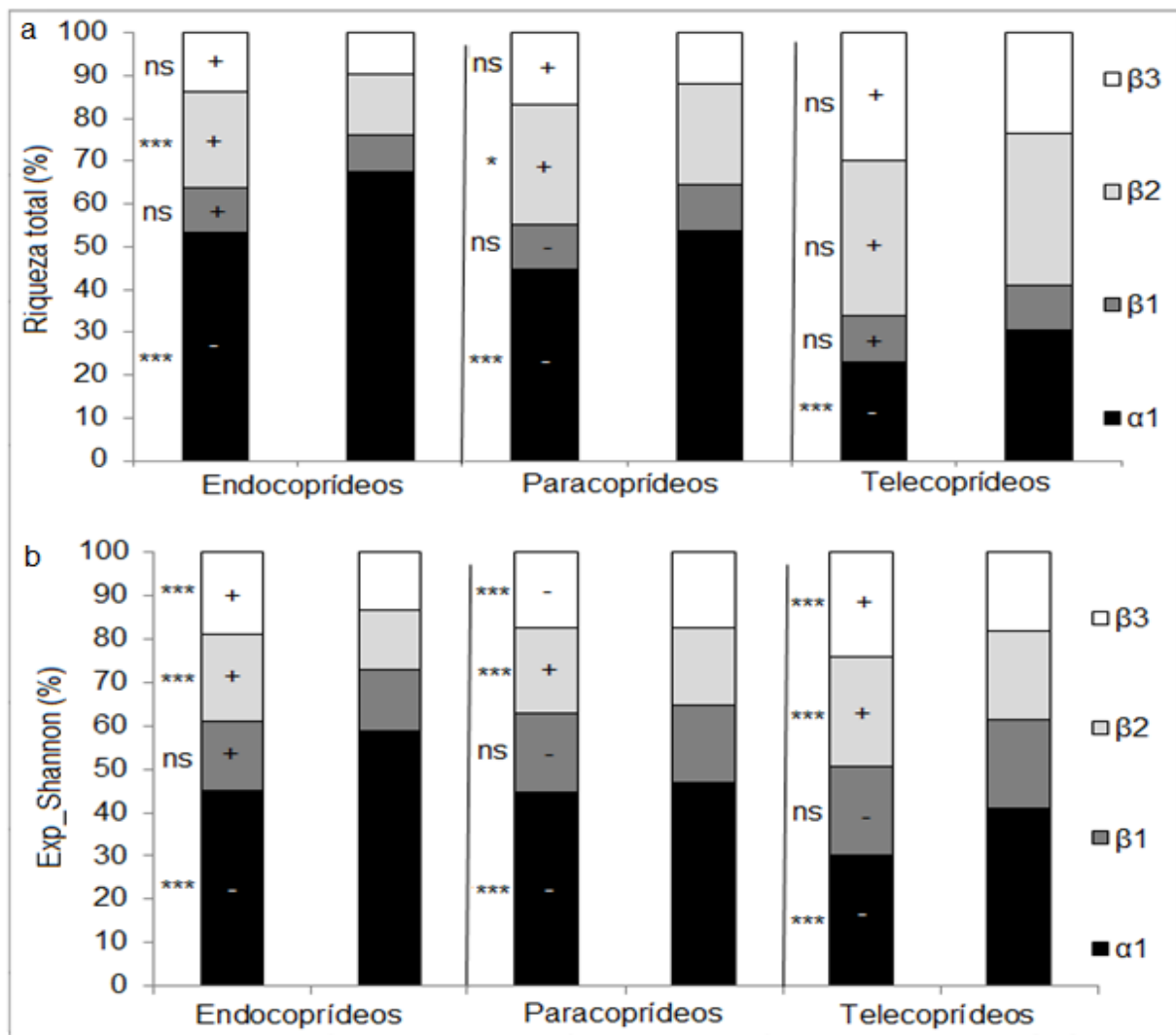


Figura 7. Partição aditiva da riqueza de espécies (a) e da entropia de Shannon (b) das guildas de besouros rola-bostas. Em cada grupo, as barras à esquerda são os valores de diversidade observados, e à direita são os valores de diversidade esperados. *** $p < 0.0001$, ** $p < 0.001$, * $p < 0.01$, ns = não significativo.

DISCUSSÃO

A comunidade foi caracterizada pela presença de muitas espécies raras, em detrimento de poucas espécies muito abundantes. Esse padrão é comum para a região tropical (Hughes 1986) e pode ser atribuído às diferenças de requerimentos de habitat entre as espécies comuns e raras (Magurran & Henderson 2003). Ainda, a característica dessas espécies de serem espacialmente restritas devido às diferentes histórias de vida e

579 suas relações com os fatores ambientais contribuiu para a diferenciação das assembleias
580 entre as localidades.

581 A diferença de abundância entre a APA e o PNB parece ser um efeito das
582 dissimilaridades entre as matrizes que circundam estas UC's e da extensão geográfica
583 destas áreas (Ibama & Funatura 1998; FAL 2019). Na paisagem, estas configurações
584 podem afetar diretamente a mastofauna (Dalecky et al. 2002; Crooks et al. 2017) e
585 portanto, indiretamente os besouros rola-bostas, já que estes besouros são dependentes
586 principalmente dos recursos fecais providos pelos mamíferos (Andresen & Laurance
587 2007; Nichols et al. 2009; Culot et al. 2013; Bogoni et al. 2019).

588 A diversidade se distribuiu de forma dissimilar entre as localidades de cerrado
589 sentido restrito, com algumas espécies tendo forte influência para essas diferenças
590 espaciais. Fatores locais como a estrutura da vegetação e variáveis edáficas podem
591 afetar as espécies, interferindo na organização das assembleias de rola-bostas (Nunes et
592 al. 2016). Desta forma, diferenças estruturais entre os sítios amostrados podem ter
593 causado essa heterogeneidade espacial da diversidade. No entanto, fatores históricos
594 entre os sítios também podem ser importantes para gerar esta heterogeneidade.

595 A destacada contribuição do componente de diversidade α para a organização da
596 diversidade se repete no estudo de Silva & Hernández (2015a) para besouros rola-bostas
597 na Mata Atlântica. Este padrão pode ser atribuído aos táxons comuns, que por serem
598 menos restritivos em relação às características dos habitats, são amplamente
599 disseminados. Entre estes táxons, estão inclusos o gênero *Deltochilum*, que agrupa
600 espécies com distintos hábitos alimentares (Larsen et al. 2006; Almeida & Louzada
601 2009) e alta tolerância ambiental (Espinoza & Noriega 2018); *Genieridium*, que tem
602 demonstrado ter hábito alimentar generalista (Correa et al. 2016) e *O. palemo*, que é
603 muito comum em formações vegetais de Cerrado (Edmonds & Zidek 2004) e suporta

variações ambientais extremas, incluindo ambientes perturbados e urbanos (Nunes et al. 2012). Por outro lado, alguns estudos estão contrapostos a este padrão, como em Gering et al. (2003) para besouros arborícolas, Costa et al. (2015) para fitoplâncton em ecossistemas costeiros hipersalinos, García-López et al. (2010) para subfamílias de Scarabaeidae e em Müller & Goßner (2010) para besouros saproxílicos.

Os componentes de diversidade β apresentaram distintas contribuições para a organização da diversidade, com os processos intrínsecos a cada escala sendo determinísticos para esta organização, na maioria dos casos. Para os besouros rolabostas, na escala entre as UC's esses processos são gerados por fatores como limitação de dispersão, configurações edáficas, grau de conservação e histórico de uso da terra (Gering et al. 2003; Müller & Goßner 2010). Entre sítios, outros fatores são importantes e incluem, por exemplo, condições estruturais e histórico dos habitats, quantidade e qualidade de recursos (Müller & Goßner 2010), variações locais de umidade e composição do solo (Sowig 1995) e cobertura da vegetação (Romero-Alcaraz & Ávila 2000).

As contribuições das escalas espaciais para a organização da diversidade diferiram entre as guildas, com os processos referentes a cada escala sendo determinísticos na maioria dos casos. Isso indica que devido às diferentes histórias de vida entre as guildas, elas são afetadas de formas dissimilares pelos fatores locais e regionais. Por exemplo, na escala regional deste estudo, a guilda dos paracoprídeos foi a única que teve a abundância com baixa restrição dos fatores agindo nesta escala. Já em uma escala local, os telecoprídeos são afetados por fatores locais como umidade e temperatura do solo e estrutura da serapilheira, devido à sua forma de construção dos ninhos (Nichols et al. 2013) e os paracoprídeos podem ser afetados negativamente pela compactação e composição do solo, aumentando a disponibilidade de recursos para os

endocoprídeos (Silva et al. 2015). Por outro lado, nenhuma guilda teve sua diversidade influenciada por processos agindo na escala β_1 , possivelmente por falta de variações suficientes nos fatores intrínsecos desta escala, necessárias para afetar a diversidade de besouros rola-bostas.

Padrões gerais de organização da diversidade foram identificados, incluindo para as guildas. Por exemplo, o componente de diversidade α foi menor que o esperado em todos os casos, indicando que o pool regional de espécies está sob a influência de processos ecológicos que limitam a distribuição das espécies na escala local. Ainda, os fatores agindo na escala entre os sítios se demonstraram preponderantes para a organização da diversidade, demonstrando a importância da heterogeneidade estrutural dos habitats para a diversidade de besouros rola-bostas no cerrado sentido restrito.

CONCLUSÕES

A diversidade de besouros rola-bostas se distribuiu de forma heterogênea entre as localidades da região de cerrado sentido restrito avaliada. A diversidade apresentou uma organização que foi determinada por contribuições dissimilares das escalas espaciais, com os processos pertencentes às escalas sendo importantes para essa organização, na maioria dos casos. O mesmo foi observado para as guildas, com a ressalva de que estas contribuições variaram entre elas. Porém, os processos atuando na escala β_1 não foram importantes para nenhuma guilda. Em todos os casos, os processos atuando entre os sítios foram preponderantes para a organização da diversidade. As distâncias entre os sítios foram relativamente curtas, mas foram suficientes para que as assembleias fossem distintas entre eles, o que ressalta a importância do impacto da redução ou do uso antrópico de áreas próximas ou inseridas nas UC's sobre a diversidade destes besouros.

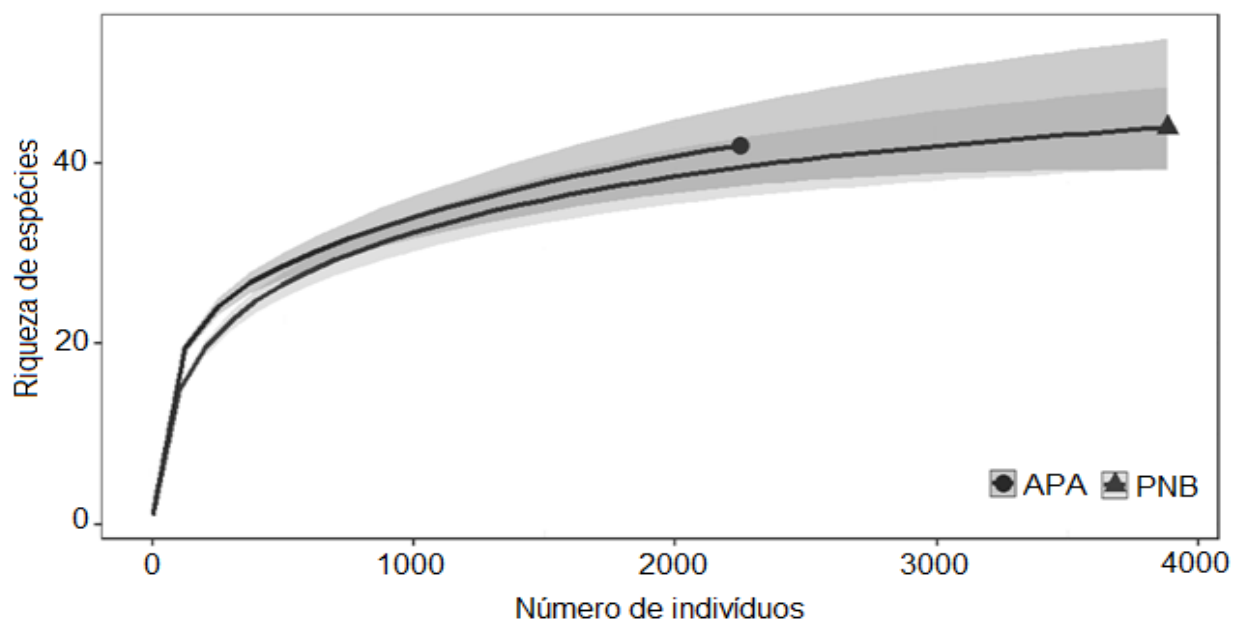


Figura S1. Curvas de acúmulo de espécies para a APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e para o PNB (Parque Nacional de Brasília). As faixas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95%.

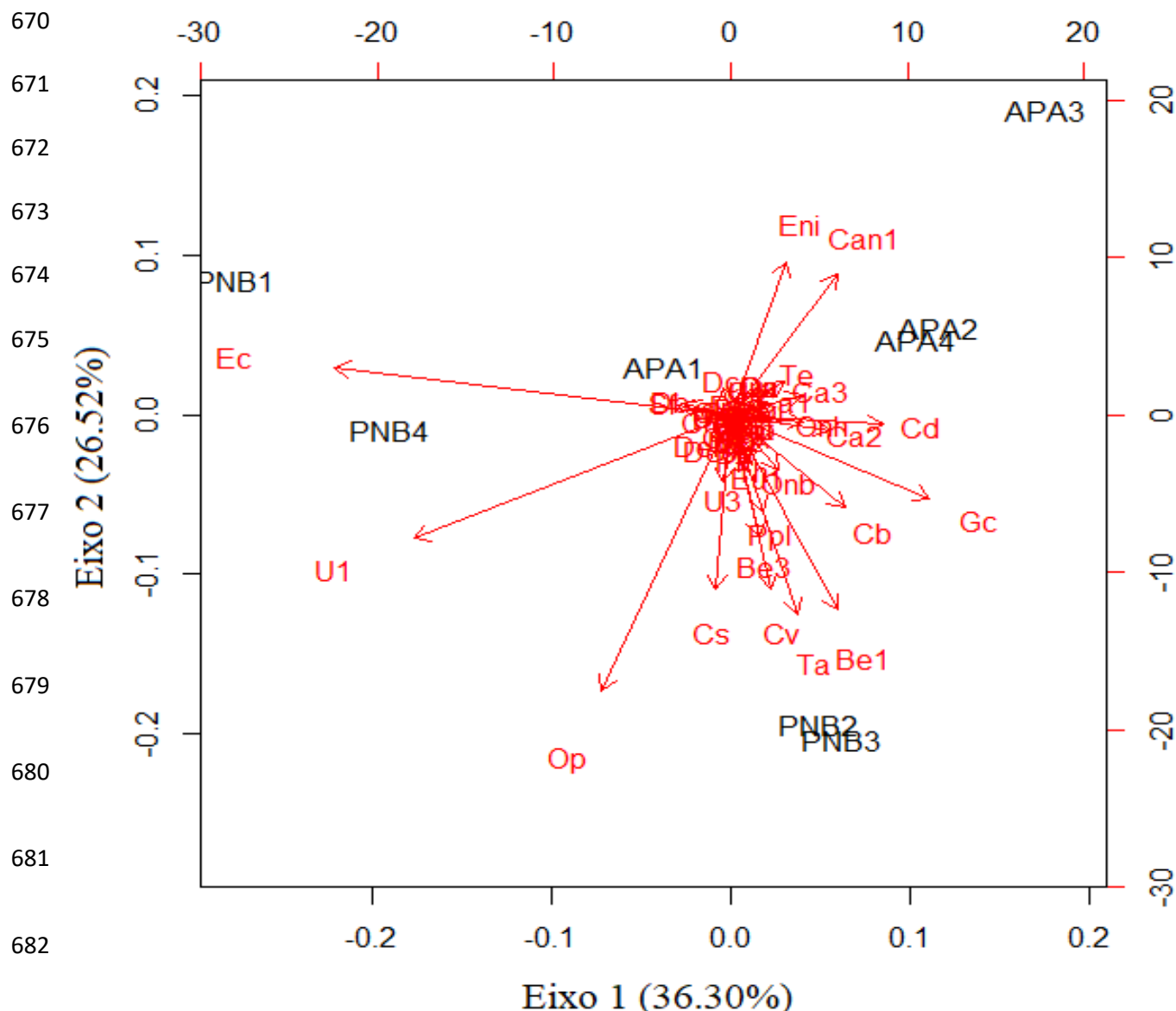


Figura S2. Análise de Coordenadas Principais para a abundância das espécies presentes nas áreas da APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e nas áreas do PNB (Parque Nacional de Brasília), com as espécies que tiveram maiores contribuições para a ordenação espacial observada. Av = *Agamopus viridis*; Be1 = *Besourenha* sp.1; Be2 = *Besourenha* sp.2; Be3 = *Besourenha* sp.3; Clla1 = *Canthonella* sp.1; Cb = *Canthidium barbacenicum*; Cd = *C. decoratum*; Cv = *C. viride*; Ca1 = *Canthidium* sp.1; Ca2 = *Canthidium* sp.2; Ca3 = *Canthidium* sp.3; Cc = *Canthon conformis*; Cl = *C. lituratus*; Can1 = *Canthon* sp.1; Ct = *C. tristis*; Cvir = *C. virens*; Chi = *Chalcocopris inexpectatus*; Ce = *Coprophanaeus ensifer*; Ch = *C. horus*; Cs = *C. spitzii*; Delp = *Deltochilum pseudoicarus*; Del1 = *Deltochilum* sp.1; Dcon = *Dendropaemon convexus*; Dm = *Diabroctis mirabilis*; Db = *Dichotomius bicuspis*; Dbs = *D. bos*; Dc = *D. carbonarius*; Dl = *D. lycas*; Dn = *D. nissus*; Ec = *Eurysternus caribaeus*; Eni = *E. nigrovirens*; Eu1 = *Eutrichillum* sp.1; Gc = *Genieridium cryptops*; Gb = *G. bidens*; Ma = *Malagoniella aeneicollis*; Onb = *Onthophagus bucus*; Onh = *O. hircus*; Onpx = *O. ptox*; Oa = *Ontherus appendiculatus*; Ou = *O. ulcopygus*; Ov = *O. virescens*; Op = *Oxysternon palemo*; Pk = *Phanaeus kirbyi*; Ppl = *P. palaeno*; Ps = *P. splendidulus*; Sf = *Sulcophanaeus faunus*; Ta = *Trichillum adjunctum*; Te = *T. externepunctatum*; Th = *T. heydeni*; U1 = *Uroxys* sp.1; U2 = *Uroxys* sp.2; U3 = *Uroxys* sp.3; U4 = *Uroxys* sp.4; U5 = *Uroxys* sp.5.

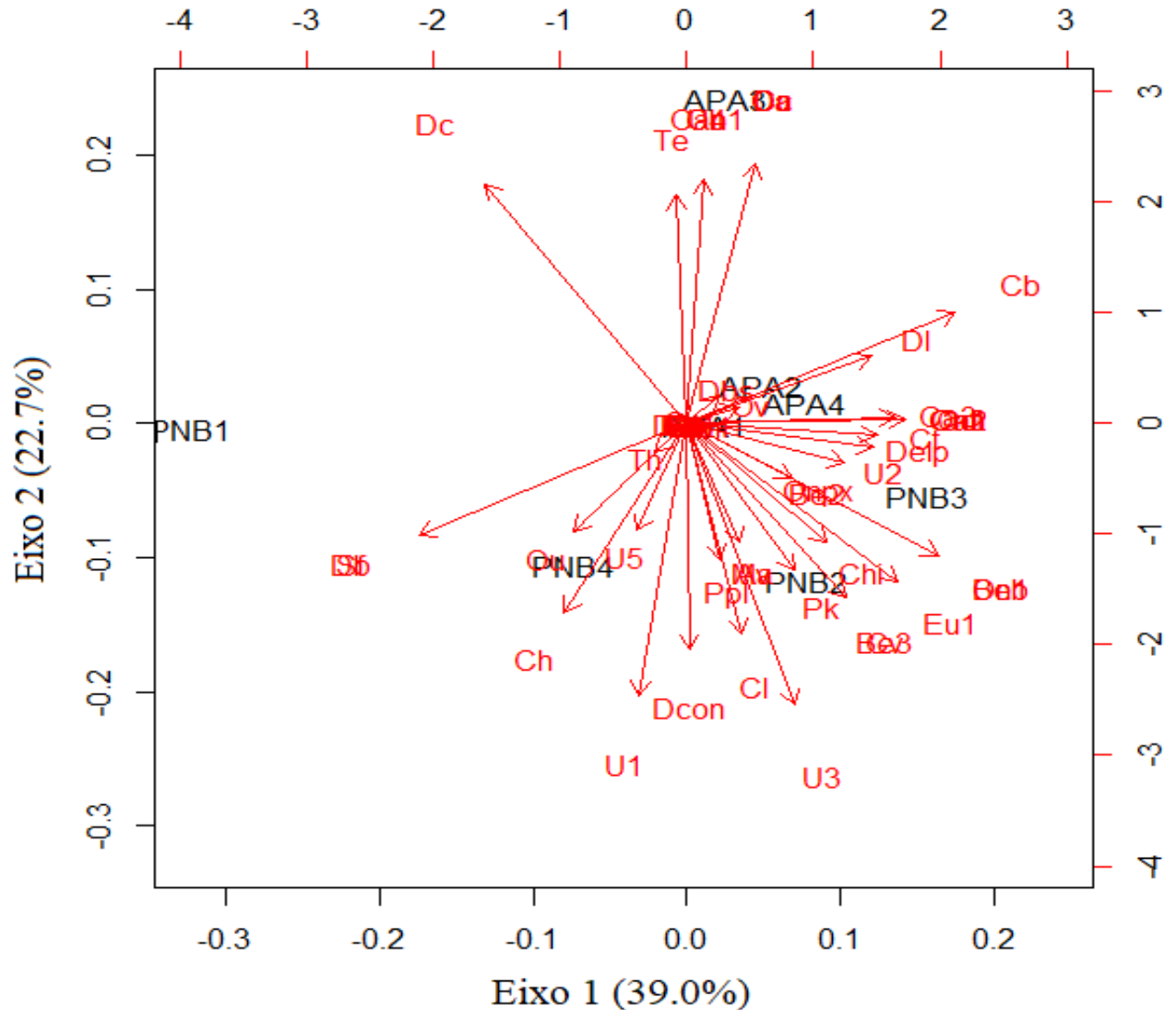


Figura S3. Análise de Coordenadas Principais para a riqueza de espécies nas áreas da APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e nas áreas do PNB (Parque Nacional de Brasília), com as espécies que tiveram maiores contribuições para a ordenação espacial observada. Av = *Agamopus viridis*; Be1 = *Besourengea* sp.1; Be2 = *Besourengea* sp.2; Be3 = *Besourengea* sp.3; Clla1 = *Canthonella* sp.1; Cb = *Canthidium barbacenicum*; Cd = *C. decoratum*; Cv = *C. viride*; Ca1 = *Canthidium* sp.1; Ca2 = *Canthidium* sp.2; Ca3 = *Canthidium* sp.3; Cc = *Canthon conformis*; Cl = *C. lituratus*; Can1 = *Canthon* sp.1; Ct = *C. tristis*; Cvir = *C. virens*; Chi = *Chalcocopris inexpectatus*; Ce = *Coprophanaeus ensifer*; Ch = *C. horus*; Cs = *C. spitzi*; Delp = *Deltochilum pseudoicarus*; Del1 = *Deltochilum* sp.1; Dcon = *Dendropaemon convexus*; Dm = *Diabroctis mirabilis*; Db = *Dichotomius bicuspis*; Dbs = *D. bos*; Dc = *D. carbonarius*; Dl = *D. lycas*; Dn = *D. nisus*; Ec = *Eurysternus caribaeus*; Eni = *E. nigrovirens*; Eu1 = *Eutrichillum* sp.1; Gc = *Genieridium cryptops*; Gb = *G. bidens*; Ma = *Malagioniella aeneicollis*; Onb = *Onthophagus buculus*; Onh = *O. hircus*; Onpx = *O. ptox*; Oa = *Ontherus appendiculatus*; Ou = *O. ulcopygus*; Ov = *O. virescens*; Op = *Oxysternon palemo*; Pk = *Phanaeus kirbyi*; Ppl = *P. palaeno*; Ps = *P. splendidulus*; Sf = *Sulcophanaeus faunus*; Ta = *Trichillum adjunctum*; Te = *T. externepunctatum*; Th = *T. heydeni*; U1 = *Uroxys* sp.1; U2 = *Uroxys* sp.2; U3 = *Uroxys* sp.3; U4 = *Uroxys* sp.4; U5 = *Uroxys* sp.5.

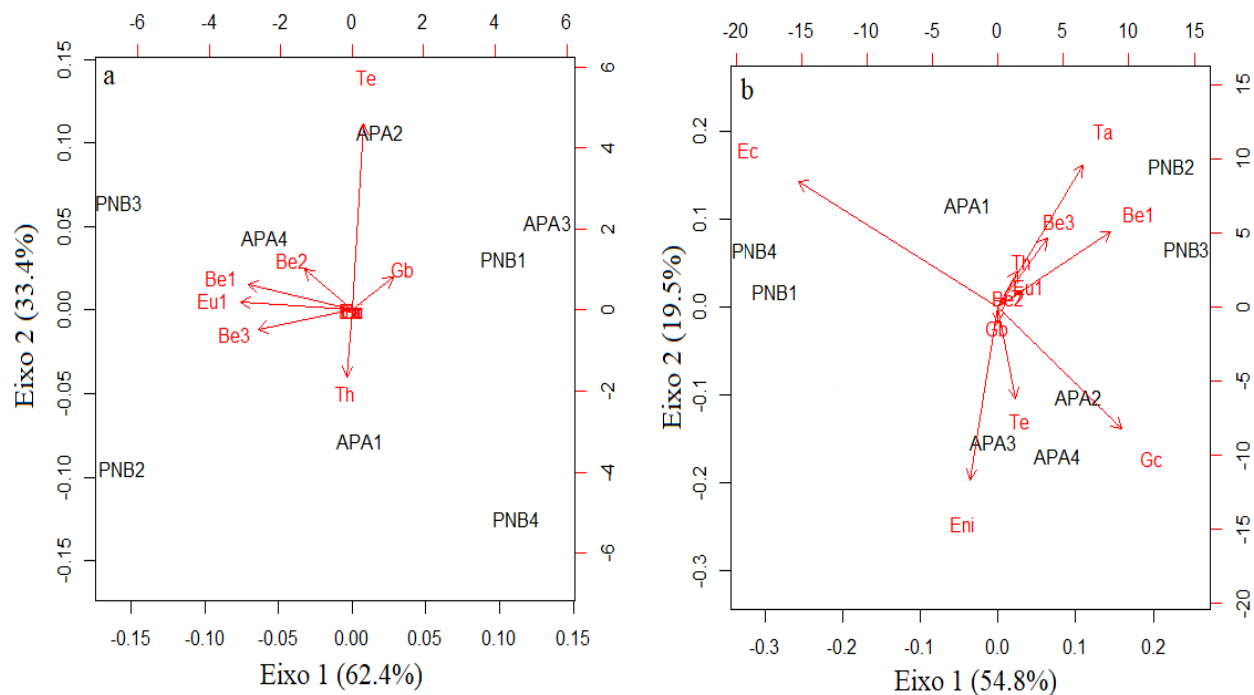


Figura S4. Análise de Coordenadas Principais para a riqueza de espécies (a) e abundância (b) de besouros rola-bostas endocoprídeos. *Be1* = *Besourengea* sp.1; *Be2* = *Besourengea* sp.2; *Be3* = *Besourengea* sp.3; *Ec* = *Eurysternus caribaeus*; *Eni* = *E. nigrovirens*; *Eu1* = *Eutrichillum* sp.1; *Gc* = *Genieridium cryptops*; *Gb* = *G. bidens*; *Ta* = *Trichillum adjunctum*; *Te* = *T. externepunctatum*; *Th* = *T. heydeni*.

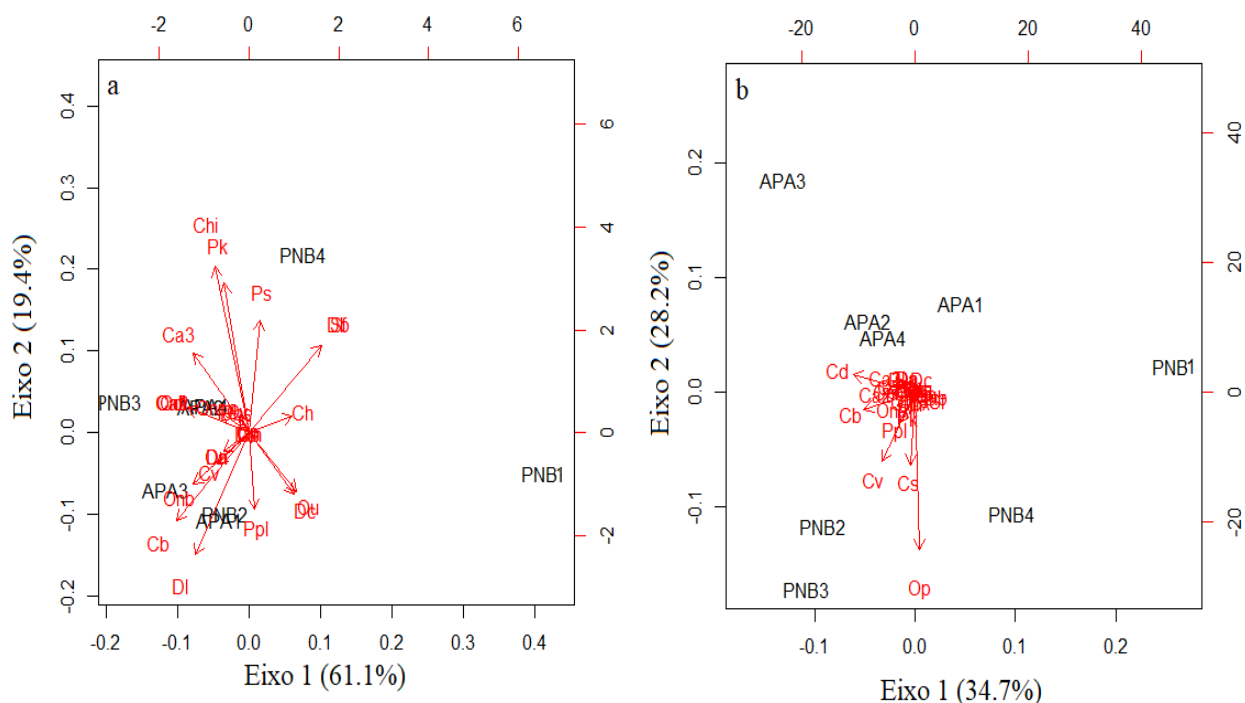


Figura S5. Análise de Coordenadas Principais para a riqueza de espécies (a) e abundância (b) de besouros rola-bostas paracoprídeos. *Cd* = *Canthidium decoratum*; *Cv* = *C. viride*; *Cb* = *C. barbacenicum*; *Ca1* = *Canthidium* sp.1; *Ca2* = *Canthidium* sp.2; *Ca3* = *Canthidium* sp.3; *Ce* = *Coprophanaeus ensifer*; *Ch* = *C. horus*; *Cs* = *C. spitzzi*; *Chi* = *Chalcocopris inexpectatus*; *Dm* = *Diabroctis mirabilis*; *Db* = *Dichotomius bicuspis*; *Dc* = *D. carbonarius*; *Dl* = *D. lycas*; *Dn* = *D. nisus*; *Dbs* = *D. bos*; *Oa* = *Ontherus appendiculatus*; *Ou* = *O. ulcopygus*; *Ov* = *O. virescens*; *Onb* = *Onthophagus bucus*; *Onh* = *O. hircus*; *Onpx* = *O. ptox*; *Op* = *Oxysternon palemo*; *Pk* = *Phanaeus kirbyi*; *Ppl* = *P. palaeno*; *Ps* = *P. splendidulus*; *Sf* = *Sulcophanaeus faunus*.

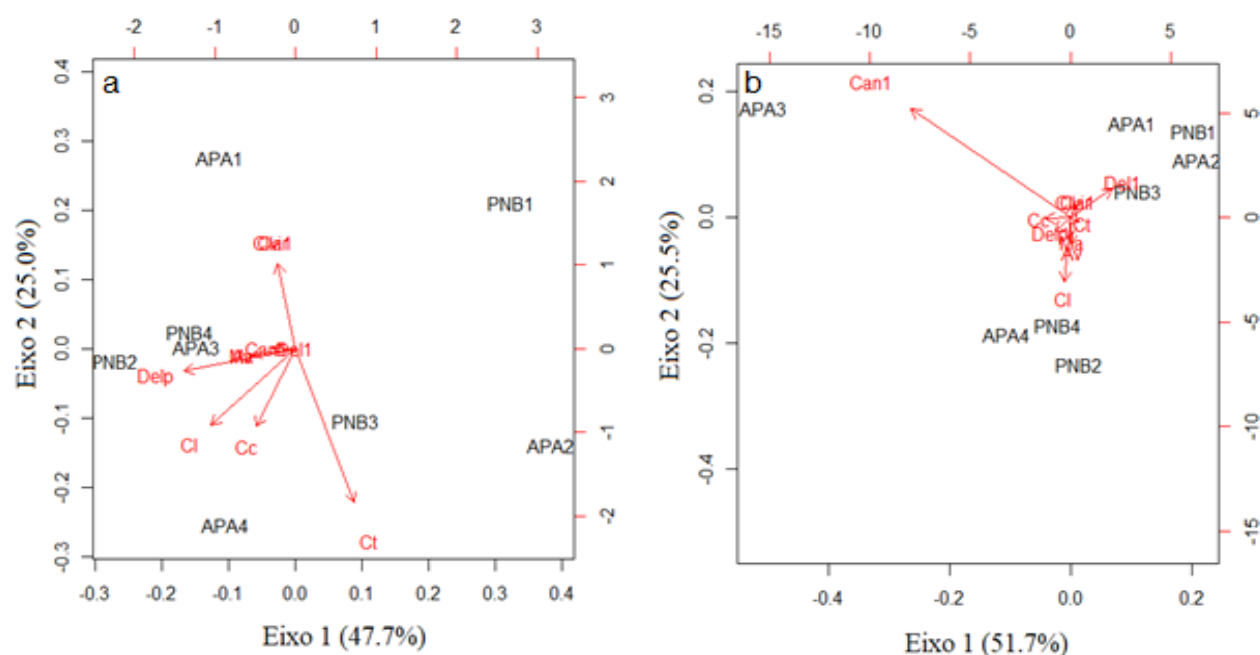


Figura S6. Análise de Coordenadas Principais a riqueza de espécies (a) e abundância (b) de besouros rola-bostas telecoprídeos. Av = *Agamopus viridis*; Cl = *Canthon lituratus*; Cc = *C. conformis*; Ct = *C. tristis*; Cvir = *C. virens*; Can1 = *Canthon* sp.1; Clla1 = *Canthonella* sp.1; Delp = *Deltochilum pseudoicarum*; Del1 = *Deltochilum* sp.1; Ma = *Malagoniella aeneicollis*.

Tabela S1. Abundância e guildas das espécies de besouros rola-bostas coletadas nas áreas da APA (Reserva Ecológica do IBGE, Fazenda Água Limpa e Área de Relevante Interesse Ecológico Capetinga/Taquara) e nas áreas do PNB (Parque Nacional de Brasília) utilizando pitfalls iscados com fezes humana em novembro e dezembro de 2018.

Espécie	Abundância		Guilda trófica
	APA	PNB	
<i>Agamopus viridis</i>	0	2	Telecoprídeo
<i>Besourengea</i> sp. 1	33	78	Endocoprídeo
<i>Besourengea</i> sp. 2	0	1	Endocoprídeo
<i>Besourengea</i> sp. 3	0	20	Endocoprídeo
<i>Canthidium decoratum</i>	62	41	Paracoprídeo
<i>Canthidium viride</i>	0	43	Paracoprídeo
<i>Canthidium barbacenicum</i>	22	43	Paracoprídeo
<i>Canthidium</i> sp. 1	22	11	Paracoprídeo
<i>Canthidium</i> sp. 2	65	22	Paracoprídeo
<i>Canthidium</i> sp. 3	18	4	Paracoprídeo
<i>Canthon lituratus</i>	2	3	Telecoprídeo
<i>Canthon conformis</i>	2	0	Telecoprídeo
<i>Canthon tristis</i>	2	1	Telecoprídeo
<i>Canthon virens</i>	1	0	Telecoprídeo
<i>Canthon</i> sp. 1	57	0	Telecoprídeo
<i>Coprophanaeus ensifer</i>	26	21	Paracoprídeo
<i>Coprophanaeus horus</i>	4	5	Paracoprídeo

<i>Coprophanaeus spitzii</i>	73	153	Paracoprídeo
<i>Chalcocopris inexpectatus</i>	2	2	Paracoprídeo
<i>Canthonella</i> sp. 1	1	0	Telecoprídeo
<i>Diabroctis mirabilis</i>	40	27	Paracoprídeo
<i>Dichotomius bicuspidis</i>	0	3	Paracoprídeo
<i>Dichotomius carbonarius</i>	1	1	Paracoprídeo
<i>Dichotomius lycas</i>	7	2	Paracoprídeo
<i>Dichotomius nisus</i>	2	0	Paracoprídeo
<i>Dichotomius bos</i>	1	0	Paracoprídeo
<i>Deltochilum pseudoicarus</i>	4	3	Telecoprídeo
<i>Deltochilum</i> sp. 1	41	42	Telecoprídeo
<i>Dendropaemon convexus</i>	0	3	Desconhecido
<i>Eurysternus caribaeus</i>	15	341	Endocoprídeo
<i>Eurysternus nigrovirens</i>	98	31	Endocoprídeo
<i>Eutrichillum</i> sp. 1	1	4	Endocoprídeo
<i>Genieridium cryptops</i>	400	334	Endocoprídeo
<i>Genieridium bidens</i>	1	0	Endocoprídeo
<i>Malagoniella aeneicollis</i>	0	1	Telecoprídeo
<i>Ontherus appendiculatus</i>	2	0	Paracoprídeo
<i>Ontherus ulcopygus</i>	2	3	Paracoprídeo
<i>Ontherus virescens</i>	1	0	Paracoprídeo
<i>Onthophagus buculus</i>	12	8	Paracoprídeo
<i>Onthophagus hircus</i>	42	8	Paracoprídeo
<i>Onthophagus ptox</i>	0	1	Paracoprídeo
<i>Oxysternon palemo</i>	1077	2102	Paracoprídeo
<i>Phanaeus kirbyi</i>	1	5	Paracoprídeo
<i>Phanaeus palemo</i>	10	23	Paracoprídeo
<i>Phanaeus splendidulus</i>	0	1	Paracoprídeo
<i>Sulcophanaeus faunus</i>	0	4	Paracoprídeo
<i>Trichillum adjunctum</i>	43	157	Endocoprídeo
<i>Trichillum</i> <i>externepunctatum</i>	16	4	Endocoprídeo
<i>Trichillum heydeni</i>	6	15	Endocoprídeo
<i>Uroxys</i> sp. 1	32	298	Desconhecido
<i>Uroxys</i> sp. 2	1	1	Desconhecido
<i>Uroxys</i> sp. 3	0	8	Desconhecido
<i>Uroxys</i> sp. 4	1	0	Desconhecido
<i>Uroxys</i> sp. 5	0	1	Desconhecido
Riqueza	42	44	
Abundância	2249	3881	

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida RF, Fagg CW, Oliveira MC, Munhoz CBR et al (2014) Mudanças florísticas e estruturais no cerrado sentido restrito ao longo de 27 anos (1985-2012) na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. *Rodriguésia* 65: 1-19

Andresen E, Laurance SGW (2007) Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39: 141-146

Almeida SSP, Louzada JNC (2009) Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do cerrado e sua importância para a conservação. *Neotropical Entomology* 38: 32-43

Bicknell JE, Phelps SP, Davies RG, Mann DJ et al (2014) Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological Indicators* 43: 154-161

Bogoni JA, Silva PG, Peres CA (2019) Co-declining mammal–dung beetle faunas throughout the Atlantic Forest biome of South America. *Ecography* 42: 1803-1818

Crooks KR, Burdett CL, Theobald DM, King SRB et al (2017) Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals. *PNAS* 114: 7635-7640

Culot L, Bovy E, Vaz-de-Mello FZ, Guevara R et al (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163: 79-89

Cornell HV, Lawton JH (1992) Species interactions, local and regional

processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *The Journal of Animal Ecology* 61: 1-12

Costa RS, Molozzi J, Hepp LU, Rocha RM et al (2015) Diversity partitioning of a phytoplankton community in semiarid salterns. *Marine and Freshwater Research* 67: 238-245

Correa CMA, Puker A, Korasaki V, Ferreira KR et al (2016) Attractiveness of baits to dung beetles in Brazilian savanna and exotic pasturelands. *Entomological Science* 19: 112-123

Caley MJ, Schluter D (1997) The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78: 70-80

Crist TO, Veech JA, Gering JC, Summerville KS (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist* 162: 734-743

CODEPLAN (2017) Atlas do Distrito Federal. Companhia de Planejamento do Distrito Federal, Brasília

Dalecky A, Chauvet S, Ringuelet S, Claessens O et al (2002) Large mammals on small islands: short term effects of forest fragmentation on the large mammal fauna in French Guiana. *Revue D'écologie* 57: 145-164

Durães R, Martins WP, Vaz-de-Mello FZ (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Entomology* 34: 721-73

Espinoza VR, Noriega JA (2018) Diversity of the dung beetles (Coleoptera:

- 774 Scarabaeinae) in an altitudinal gradient in the east slope of los Andes, Napo province,
 775 Ecuador. *Neotropical Biodiversity* 4: 145-151
- 776 Edmonds WD, Zidek J (2004) Revision of the neotropical dung beetle genus
 777 *Oxysternon* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Folia Heyrovskyana*
 778 11: 1-58
- 779 FAL (2019) Universidade de Brasília: Fazenda Água Limpa. <http://fal.unb.br>.
 780 Acesso em 18 de Dezembro de 2019
- 781 Gering JC, Crist TO, Veech JA (2003) Additive partitioning of species diversity
 782 across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity.
 783 *Conservation Biology* 17: 488-499
- 784 Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls
 785 in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391
- 786 García-López A, Micó E, Numa C, Galante E (2010) Spatiotemporal variation of
 787 scarab beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae, Melolonthinae,
 788 Rutelinae) in the premontane rain forest in Costa Rica: a question of scale. *Annals of*
 789 *Entomological Society of America* 130: 956-964
- 790 Halffter G, Arellano L (2002) Response of dung beetle diversity to human–
 791 induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154
- 792 Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press,
 793 New Jersey
- 794 Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles
 795 (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, México

796 D.F

797 Halffter G, Favila ME (1993). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal
798 group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and
799 modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21

800 Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2020) Interpolation and extrapolation for species
801 diversity. The iNEXT R package version (2.0.20)

802 Hughes RG (1986) Theories and models of species abundance. *The American*
803 *Naturalist* 128: 879-899

804 IBAMA, Funatura (1998) Plano de Manejo do Parque Nacional de Brasília.
805 Funatura/IBAMA, Brasília

806 ICMBio (2019) Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.
807 <http://www.icmbio.gov.br/portal/unidadesdeconservacao/biomas-brasileiros>. Acesso em
808 18 de Dezembro de 2019

809 Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components.
810 *Ecology* 88: 2427-2439

811 Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a
812 hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260

813 Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle
814 communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725

815 Lawes MJ, Eeley HAC, Piper SE (2000) The relationship between local and
816 regional diversity of indigenous forest fauna in KwaZulu-Natal Province, South Africa.
817 *Biodiversity and Conservation* 9: 683-705

Larsen TH, Lopera A, Forsyth A (2006) Extreme trophic and habitat specialization by peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). The Coleopterists Bulletin 60: 315-324

Louzada J, Lima AP, Matavelli R, Zambaldi L et al (2010) Community structure of dung beetles in amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. Landscape Ecology 25: 631-641

Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. Oikos 76: 5-13

Mac Nally R, Fleishman E, Bulluck LP, Betrus CJ (2004) Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. Journal of Biogeography 31: 917-929

Müller J, Goßner MM (2010) Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. Biological Conservation 143: 625-633

Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature 422: 714-716

McGeoch MA, Rensburg BJV, Botes A (2002) The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. Journal of Applied Ecology 39: 661-672

Marques T, Schoereder JH (2014) Ant diversity partitioning across spatial scales: ecological processes and implications for conserving tropical dry forests. Austral Ecology 39: 72-82

- 840 Milhomem MS, Vaz-de-Mello FZ, Diniz IR (2003) Técnicas de coleta de
841 besouros copronecrófagos no Cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 38: 1249-1256
- 842 Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central
843 Brazil. *Journal of Biogeography* 27: 1021-1029
- 844 Nunes CA, Braga RF, Figueira JEC, Neves FS et al (2016) Dung beetles along a
845 tropical altitudinal gradient: environmental filtering on taxonomic and functional
846 diversity. *PLoS One* 11: e0157442
- 847 Nunes RV, Frizzas MR, Vaz-de-Mello FZ (2012) Scarabaeinae (Coleoptera:
848 Scarabaeidae) of a rupestrian field at Cafuringa, Distrito Federal, Brazil: commented list
849 of species. *Biota Neotropica* 12: 125-129
- 850 Nichols E, Gardner TA, Peres CA, Spector S et al (2009) Co-declining
851 mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 118: 481-487
- 852 Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T et al (2008) Ecological functions and
853 ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*
854 141: 1461-1474
- 855 Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, Favila ME et al (2013) Trait-dependent
856 response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional
857 scales. *Ecology* 94: 180-189
- 858 Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R et al (2018) Community ecology
859 package. The *vegan* R package version (2.5-2)
- 860 Oliveira VHF, Souza JGM, Vaz-de-Mello FZ, Neves FS et al (2011) Variação
861 na fauna de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeinae) entre habitats de cerrado,

862 mata seca e mata ciliar em uma região de transição Cerrado - Caatinga no norte de
863 Minas Gerais. MG. Biota 4: 4-16

864 Paradis E, Blomberg S, Bolker B, Brown J et al (2019) Analyses of
865 phylogenetics and evolution. The ape R package version (5.3)

866 Pinheiro ES, Durigan G (2009) Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das
867 fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. Revista
868 Brasileira de Botânica 32: 441-454

869 Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic
870 understanding and prediction in stream ecology. Journal of the North American
871 Benthological Society 16: 391-409

872 Romero-Alcaraz E, Ávila JM (2000) Landscape heterogeneity in relation to
873 variations in epigaeic beetle diversity of a Mediterranean ecosystem. Implications for
874 conservation. Biodiversity and Conservation 9: 985-1005

875 Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano
876 SM, Almeida SP (eds) Cerrado: ambiente e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina

877 Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional
878 processes. Science 235: 167-171

879 Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in
880 biodiversity. Ecology Letters 7: 1-15

881 RECOR (2019). Reserva Ecológica do IBGE.
882 [https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/biodiversidade/15814-](https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/biodiversidade/15814-reserva-ecologica-do-ibge-biodiversidade-terrestre)
883 [reserva-ecologica-do-ibge-biodiversidade-terrestre](https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/biodiversidade/15814-reserva-ecologica-do-ibge-biodiversidade-terrestre). Acesso em 21 de Dezembro de

884 2019.

885 R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R
886 Foundation for Statistical Computing, Vienna

887 Scholtz CH, Davis ALV, Kryger U (2009) Evolutionary biology and
888 conservation of dung beetles. Pensoft, Sofia

889 Silva PG, Hernández MIM (2015a) Scale-dependence of processes structuring
890 dung beetle metacommunities using functional diversity and community deconstruction
891 approaches. PlosOne 10: e0123030

892 Silva PG, Hernández MIM (2015b) Spatial patterns of movement of dung beetle
893 species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity
894 studies. PlosOne 10: e0126112

895 Schmidt FA, Ribas CR, Sobrinho TG, Ubaidillah R et al (2017) Similar alpha
896 and beta diversity changes in tropical ant communities, comparing savannas and
897 rainforests in Brazil and Indonesia. Oecologia 185: 487-498

898 Silva RJ, Ribeiro HV, Souza MF, Vaz-de-Mello FZ (2015) Influência da
899 granulometria do solo na estrutura de guildas funcionais de besouros rola-bostas
900 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) em florestas semidecíduais no estado do Mato
901 Grosso, Brasil. Bioscience Journal 31: 601-612

902 Sowig P (1995) Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid
903 dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. Ecography 18: 147-154

904 SNUC (2000) Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza. Lei
905 nº 9.985 de julho de 2000

906 Smith F (2001) Historical regulation of local species richness. Ecology 82: 792-
907 801

908 Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A
909 multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily scarabaeinae of the New
910 World (Coleoptera: Scarabaeidae). Zootaxa 2854: 1-73

911 Veech JA, Summerville KS, Crist TO, Gering JC (2002) The additive
912 partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. Oikos 99: 3-9

913

914

915

916

917

918

919

920

921

922

923

924

925

926

927

928

929

Capítulo II

A influência dos filtros ambientais de formações de cerrado sentido restrito do Planalto Central sobre a diversidade de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae)

INTRODUÇÃO

Os padrões de diversidade local não são apenas resultados de filtros ambientais locais, mas também dos filtros ocorrentes em outras escalas espaço-temporais (Poff 1997). Numa escala continental, os principais filtros ambientais à distribuição das espécies são de origem geológica e evolutiva como a deriva continental, especiação, dispersão e eventos topológicos. As diferenças climáticas, barreiras à dispersão, dissimilaridades edáficas e diferenças na composição dos habitats na paisagem são filtros ambientais na escala regional. Já na escala local, pode-se citar filtros como as interações bióticas e as configurações estruturais dos habitats, que limitam a distribuição de espécies nesta escala (Tonn 1990).

A determinação das assembleias locais depende das respostas das espécies aos filtros ambientais nas diferentes escalas. Por exemplo, algumas espécies respondem às variações locais dos fatores ambientais, enquanto outras só respondem às variações dos filtros que emergem na escala regional (Heino et al. 2003). As respostas das espécies aos filtros ambientais são refletidas na estrutura das assembleias locais através de parâmetros como composição, abundância e riqueza de espécies, de forma que estes parâmetros são limitados quando as espécies não possuem características permissivas à passagem pelos filtros (Tonn 1990; Poff 1997, Statzner et al. 2001).

As características da história de vida das espécies podem refletir suas relações com os filtros ambientais. Desta forma, o conjunto de características das espécies pode indicar como elas tendem a ser afetadas por variações nos filtros ambientais (Poff

1997). Para grupos sensíveis às mudanças ambientais, como os besouros rola-bostas (Klein 1989; Halffter & Arellano 2002; Louzada et al. 2010), suas características de história de vida e os filtros ambientais possuem forte vínculo (Halffter & Favila 1993; Durães et al. 2005).

Os besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) apresentam três guildas funcionais, com base na forma de manuseio do recurso fecal para alimentação e nidificação (Halffter & Edmonds 1982): os endocoprídeos utilizam o recurso sem deslocá-los para além da fonte fecal; os paracoprídeos escavam túneis imediatamente abaixo da fonte do recurso fecal e os telecoprídeos formam bolas a partir da fonte fecal e após isto, deslocam-as para além da fonte, onde então são mantidas sobre o solo ou enterradas em profundidades rasas. Desta forma, os paracoprídeos podem ser associados à compactação e teor de argila no solo, já que eles são escavadores (Silva et al. 2015). Os telecoprídeos podem estar associados às variáveis ambientais como temperatura e umidade do solo (já que quando eles cavam túneis, estes possuem profundidades rasas) e estrutura da serapilheira, já que o seu movimento de translocação do recurso é sobre a superfície do solo (Nichols et al. 2013). Os endocoprídeos podem ser dependentes da baixa diversidade de seus competidores superiores (paracoprídeos e telecoprídeos), ou seja, podem ser beneficiados em ecossistemas onde os paracoprídeos e telecoprídeos apresentam baixa tolerância ecológica. E independente da guilda, o teor de umidade no recurso fecal pode afetar os besouros rola-bostas, pois eles se alimentam principalmente do líquido rico em micro-organismos presente nas fezes de mamíferos (Scholtz et al. 2009).

Estes besouros possuem ampla distribuição no mundo, com alta diversidade nos ecossistemas savânicos e florestais (Hanski & Cambefort 1991). No Brasil, há cerca de 726 espécies distribuídas em 63 gêneros (Vaz-de-Mello 2019). Apesar de se

alimentarem e nidificarem primariamente nas fezes de mamíferos, estes besouros também podem utilizar outros recursos para estas finalidades, como carcaças e frutas em decomposição (Halffter & Edmonds 1982). Associado às formas de manuseio destes recursos, os rola-bostas são provedores de importantes serviços ecossistêmicos, como a ciclagem de nutrientes, bioturbação do solo, aprimoramento do crescimento vegetal e dispersão secundária de sementes (Nichols et al. 2008).

Entre ecossistemas florestais e aqueles relativamente mais abertos, como os ecossistemas savânicos, as variações estruturais características de cada ecossistema tendem a afetar a diversidade de besouros rola-bostas de formas diferentes. Por exemplo, para o cerrado sentido restrito, a principal formação savânica do Cerrado, suas variações estruturais estão ligadas ao histórico das áreas em relação ao fogo (Moreira 2000; Pinheiro & Durigan 2009; Almeida et al. 2014), ao uso do solo, textura e fertilidade do solo (Pinheiro & Durigan 2009; Soares et al. 2015). Para os ecossistemas florestais, variações estruturais ocorrem através de fatores como cobertura de dossel e densidade arborea (Lewis et al. 2013). Desta forma, em ecossistemas mais abertos, como as savanas, os fatores locais relacionados principalmente às configurações edáficas podem se destacar mais sobre os besouros rola-bostas (Davis et al. 2008). Por outro lado, em ecossistemas florestais os fatores locais relacionados à estrutura da vegetação são os mais importantes para o táxon (Costa et al. 2013; Feer 2013), devido aos seus papéis na regulação microclimática dos recursos fecais expostos na superfície do solo (Sowig 1995; Feer 2013). Para o cerrado sentido restrito especificamente, não existem informações sobre a relação que os fatores locais exercem sobre os besouros rola-bostas.

O objetivo deste estudo foi identificar a contribuição dos fatores locais associados ao solo e à estrutura da vegetação para a organização da diversidade de

besouros rola-bostas em uma região de cerrado sentido restrito. Para isso, serão testadas as seguintes hipóteses: (1) devido à importância das variáveis edáficas em ecossistemas abertos para a diversidade de besouros rola-bostas, os preditores associados à estruturação edáfica no cerrado sentido restrito exercem papel primário sobre a organização da diversidade de besouros rola-bostas, em detrimento dos preditores associados à estrutura da vegetação. Assim, as variáveis associadas à estrutura edáfica devem afetar, positivamente ou negativamente, a diversidade de besouros rola-bostas, enquanto as variáveis associadas à estrutura da vegetação devem apresentar ausência de efeito; (2) devido às variações nas histórias de vida e na influência diferenciada dos filtros ambientais sobre as guildas, a diversidade é afetada, de maneira heterogênea entre as guildas, pelos preditores ambientais do cerrado sentido restrito. Assim, os preditores podem causar efeitos positivos, negativos ou ausência de efeitos sobre a diversidade, dependendo da guilda.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo, amostragem e identificação taxonômica: ver capítulo I.

Variáveis ambientais

Foram coletadas um total de dez variáveis. As variáveis foram mensuradas a partir do método do ponto quadrante (Cottam & Curtis 1956). Com o pitfall sendo o centro, uma cruz foi estabelecida, formando quatro quadrantes em cada ponto amostral (direções norte, sul, leste e oeste) (Fig. 1).

Em cada quadrante, o indivíduo arbóreo com no mínimo 10 cm de circunferência no nível do solo (Moro & Martins 2011) e mais próximo do centro do quadrante foi selecionado para as mensurações das seguintes variáveis: distância em relação ao centro do quadrante, altura, circunferência no nível do solo e diâmetro de

1030 copa. Em caso de ramificações dos indivíduos arbóreos abaixo do nível do solo (e,
1031 portanto, não visível), cada ramificação foi considerada um indivíduo, e sendo assim,
1032 um indivíduo foi definido como sendo um eixo emergindo no nível do solo. Quando um
1033 indivíduo apresentava ramificações no nível de medição, os valores referentes a cada
1034 ramificação foram anotados separadamente e posteriormente somados. Ainda em cada
1035 quadrante, a porcentagem de serapilheira, cobertura verde e solo exposto também foi
1036 registrada. As variáveis que foram medidas ao longo dos quatro quadrantes em cada
1037 ponto amostral foram resumidas por suas médias, com exceção das medidas de
1038 serapilheira, cobertura verde e solo exposto que tiveram as quatro medidas somadas e
1039 transformadas em porcentagem de espaço ocupado. Outros preditores como a cobertura
1040 de copa total do sítio, quantidade de indivíduos arbóreos com no mínimo 10 cm de
1041 circunferência no nível do solo em um raio de 2 m a partir do centro do quadrante e a
1042 resistência do solo à penetração foram mensurados a partir do centro do quadrante, pois
1043 apresentaram ausência de variação entre os quatro quadrantes formados por ponto
1044 amostral.

1045 As variáveis associadas ao solo como a quantidade de serapilheira, cobertura
1046 verde, solo exposto e o grau de compactação, são conhecidas por afetar as atividades
1047 reprodutivas dos besouros rola-bostas (Nichols et al. 2013; Silva et al. 2015). Já as
1048 variáveis relacionadas à estrutura da vegetação como a distância dos indivíduos
1049 arbóreos, bem como altura, circunferência, diâmetro de copa, cobertura de copa e
1050 densidade arbórea se destacam por influenciar as condições microclimáticas, das quais o
1051 táxon é dependente principalmente em ecossistemas florestais (Scholtz et al. 2009;
1052 Costa et al. 2013; Feer 2013; Silva & Hernández 2015a).

1053 A distância em relação ao centro do quadrante, altura, circunferência e diâmetro
1054 de copa foram mensuradas com o auxílio de fita milimétrica comum ou com a trena. A

porcentagem de serapilheira, cobertura verde e solo exposto foram mensuradas com o auxílio de um grid de 0,25 m² subdividido em 90 quadrículos de aproximadamente 27,78 cm², colocado na diagonal a 20 cm do centro do quadrante. A cobertura de copa total no quadrante foi mensurada com o uso de um densiômetro utilizando quatro medidas (norte, sul, leste e oeste, as quais foram resumidas pela média dos valores) as quais foram transformadas seguindo Lemmon et al. (1956). A quantidade de indivíduos arbóreos com no mínimo 10 cm de circunferência no nível do solo em um raio de 2 m do centro do quadrante foi contabilizada com o auxílio de uma trena. E por fim, a resistência mecânica do solo à penetração (RMP) foi mensurada com o auxílio de um penetrômetro de impacto - Stolf, nos quais os valores de penetração foram convertidos em RMP (em Megapascal) através da fórmula: $RMP = (5,6 + 6,89 \times ((N/(D-A) \times 10) \times 0,0981))$, onde N é o número de impactos efetuados para a obtenção da leitura, A é a leitura anterior e D é a leitura posterior da realização dos impactos (Stolf et al. 2014). Em cada ponto amostral, quatro impactos consecutivos (em um mesmo local) foram realizados. Cada uma dessas leituras foram devidamente convertidas segundo a formula acima, e a medida tomada como RMP em cada ponto foi àquela referente ao quarto impacto.

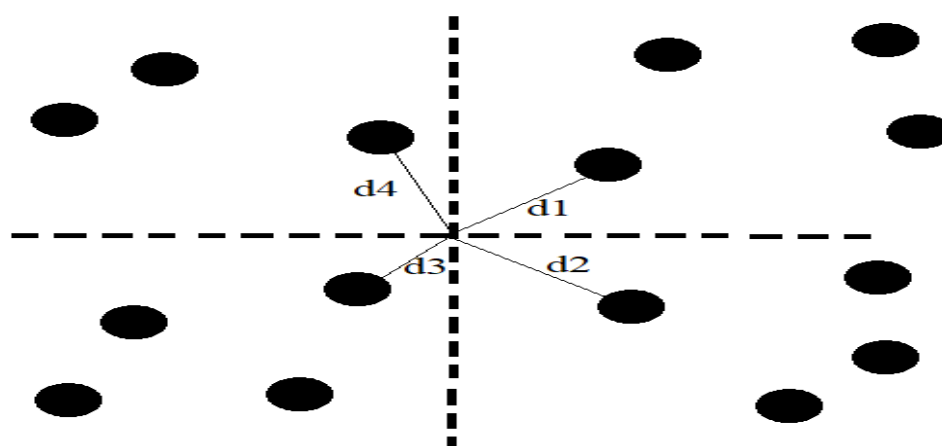


Figura 1. Diagrama esquemático do método do ponto quadrante. Cada círculo preto representa um indivíduo arbóreo. As siglas d1, d2, d3 e d4 representam a distância do centro do quadrante até o indivíduo arbóreo mais próximo no primeiro, segundo, terceiro e quarto quadrante, respectivamente. O X representa o centro do quadrante, local de instalação do *pitfall*.

1078 **Análise dos dados**

1079 Para identificar a contribuição dos preditores ambientais do cerrado sentido
1080 restrito para a organização da diversidade de besouros rola-bostas e de suas guildas,
1081 foram realizados modelos lineares generalizados (GLM). A multicolinearidade dos
1082 preditores foi avaliada com o auxílio do Variance Inflation Factor (VIF), com ponto de
1083 corte > 3 (Zuur et al. 2009). Nesta avaliação, são gerados modelos sequenciais onde as
1084 variáveis que apresentam o VIF acima do ponto de corte são retiradas uma a uma, em
1085 ordem decrescente, até que o modelo não apresente nenhum preditor com o VIF maior
1086 que o ponto de corte. Com base nestas análises, a porcentagem de serapilheira e a
1087 quantidade de árvores em um raio de 2 m foram retiradas de todos os modelos.

1088 Foi detectada sobredispersão (razão desvio/resíduos do modelo > 1) para a
1089 abundância total da comunidade. Nesse caso, o GLM foi baseado no modelo quasi-
1090 Poisson porque ele lida com esta situação (Zuur 2009). Para a riqueza de espécies, não
1091 ocorreu sobredispersão (razão desvio/resíduos < 1) e o GLM foi baseado na distribuição
1092 de Poisson.

1093 Para o GLM envolvendo a abundância e a riqueza de espécies de cada guilda,
1094 também foi aplicado o modelo de quasi-Poisson quando estas variáveis apresentaram
1095 sobredispersão. A abundância dos endocoprídeos, paracoprídeos e dos telecoprídeos e a
1096 riqueza dos telecoprídeos estão englobadas neste caso. A riqueza dos endocoprídeos e
1097 dos paracoprídeos não apresentaram sobredispersão e portanto, a distribuição de
1098 Poisson foi utilizada para a elaboração do GLM.

1099 As porcentagens de explicação dos preditores sobre as variáveis respostas foram
1100 calculadas através da diferença entre o desvio nulo do modelo e o desvio observado do
1101 modelo dividido pelo desvio nulo do modelo.

1102 RESULTADOS

1103 Os preditores ambientais explicaram 37,5% da variação da abundância e 21,9%
 1104 da variação da riqueza de espécies. Em relação às guildas, estes preditores explicaram
 1105 9,14%; 49,76% e 30,43% da abundância e 7,73%; 31,92% e 7,74% da riqueza dos
 1106 besouros endocoprídeos, paracoprídeos e telecoprídeos, respectivamente.

1107 A diversidade da comunidade foi afetada negativamente pela cobertura verde do
 1108 solo enquanto nenhum preditor relacionado à estrutura da vegetação teve efeito sobre a
 1109 diversidade (Tabela 1). Por outro lado, as guildas apresentaram respostas a outros
 1110 preditores, mas nenhum deles associados à estrutura da vegetação. Por exemplo, os
 1111 paracoprídeos foram negativamente afetados pela cobertura verde do solo, enquanto os
 1112 telecoprídeos foram afetados positivamente pelo solo exposto (Tabela 1). Os
 1113 endocoprídeos não apresentaram respostas a nenhum preditor (Tabela 1).

• **Tabela 1.** Resultados dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para a comunidade de besouros rola-bostas e suas guildas. Os valores em negrito indicam diferenças significativas no nível $\alpha = 0.05$. CobVerde = porcentagem de cobertura verde no solo; SIExp = porcentagem de solo exposto; DistArb = distância da árvore mais próxima do centro do quadrante; AltArb = altura da árvore mais próxima ao centro do quadrante; CircArb = circunferência da árvore mais próxima ao centro do quadrante; DiamCopa = diâmetro de copa da árvore mais próxima ao centro do quadrante; CobCopa = cobertura de copa; RMP = resistência mecânica do solo à penetração.

		Intercepto	CobVerde	SIExp	DistArb	AltArb	CircArb	DiamCopa	CobCopa	RMP
GERAL	Abundância									
	Efeito	5.3584	-0.0088	-	-0.001	-	-0.0087	0.002	-0.0059	-
	Erro Padrão	0.293	0.003	0.003	0.001	0.0011	0.0106	0.0017	0.004	0.0132
	Valor do teste	18.2449	-2.9055	-	-1.6182	-	-0.8227	1.183	-1.4774	-
	p	<0.0001	<0.01	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
	Riqueza									
	Efeito	3.119	-0.0056	-	-0.0001	0.0002	0.0016	-0.0011	-0.0046	-
	Erro Padrão	0.2633	0.0026	0.0029	0.0008	0.001	0.0087	0.0015	0.0036	0.0122
	Valor do teste	11.8462	-2.1783	-	-0.0883	0.2202	0.1884	-0.7332	-1.2816	-
	p	<0.0001	<0.05	0.237	0.9296	0.8257	0.8506	0.4634	0.2	0.116

ENDOCOPRÍDEOS	Abundância									
	Efeito	3.7577	-0.0022	-	-0.0008	-	0.0045	-0.0001	-0.0012	-
				0.0076		0.0004				0.0296
	Erro Padrão	0.5961	0.006	0.0069	0.0019	0.0022	0.0208	0.0035	0.0079	0.028
	Valor do teste	6.3038	-0.3655	-	-0.421	-	0.2157	-0.0374	-0.1543	-1.057
				1.0964		0.1672				
	p	<0.0001	0.7164	0.2787	0.6758	0.868	0.8302	0.9703	0.8781	0.2962
	Riqueza									
	Efeito	1.7226	-0.0021	0.0026	-0.001	-	-0.0081	0.0013	-0.0008	-
						0.0001				0.0163
PARACOPRÍDEOS	Erro Padrão	0.4706	0.0045	0.0051	0.0015	0.0018	0.016	0.0027	0.0064	0.0217
	Valor do teste	3.6607	-0.456	0.5147	-0.6291	-0.082	-0.5095	0.4895	-0.1328	-
										0.7528
	p	<0.001	0.6484	0.6068	0.5293	0.9347	0.6104	0.6245	0.8943	0.4516
	Abundância									
	Efeito	5.2158	-0.0112	-	-0.0019	-	-0.0148	0.0022	-0.0077	-
				0.0058		0.0005				0.0088
	Erro Padrão	0.2853	0.003	0.0032	0.001	0.0011	0.0108	0.0017	0.0039	0.0126
	Valor do teste	18.282	-3.7519	-	-1.9694	-	-1.3724	1.2937	-1.9595	-
				1.7881		0.4267				0.6938
	p	<0.0001	<0.001	0.08	0.06	0.6717	0.1767	0.2024	0.06	0.4914
TELECOPRÍDEOS	Riqueza									
	Efeito	2.6171	-0.0063	-	0.0008	0.0008	0.0053	-0.0031	-0.0056	-
				0.0073						0.0261
	Erro Padrão	0.3561	0.0035	0.004	0.0011	0.0013	0.0118	0.002	0.0049	0.0167
	Valor do teste	7.3501	-1.7822	-	0.72	0.5669	0.4459	-1.5527	-1.1393	-
				1.8251						1.5656
	p	<0.0001	0.07	0.07	0.4715	0.5708	0.6556	0.1205	0.2546	0.1174
	Abundância									
	Efeito	-1.6627	0.0162	0.0289	-0.0031	0.0072	0.0314	-0.0006	-0.025	-
										0.0084
TELECOPRÍDEOS	Erro Padrão	1.4585	0.0118	0.0129	0.0044	0.0055	0.0299	0.0079	0.0212	0.0706
	Valor do teste	-1.14	1.3736	2.2383	-0.6969	1.3112	1.0495	-0.0742	-1.1766	-
										0.1184
	p	0.2603	0.1764	<0.05	0.4895	0.1964	0.2995	0.9412	0.2456	0.9063
	Riqueza									
	Efeito	-0.3353	0.0006	0.0003	-0.0004	0.0018	0.0306	-0.0027	-0.0202	0.0012
	Erro Padrão	0.9541	0.0088	0.0097	0.003	0.0036	0.025	0.0054	0.0145	0.0447
	Valor do teste	-0.3514	0.0742	0.0348	-0.1332	0.4986	1.2244	-0.5059	-1.3921	0.0277
	p	0.7269	0.9412	0.9724	0.8947	0.6205	0.2272	0.6154	0.1707	0.978

1117

1118

DISCUSSÃO

Em ecossistemas florestais, a estrutura da vegetação é o principal conjunto de fatores que pode causar alterações nas assembleias de besouros rola-bostas (Feer 2013), especialmente através das suas influências sobre a regulação microclimática dos recursos fecais (Sowig 1995). Já nos ecossistemas abertos, a estrutura edáfica possui a maior importância para as assembleias de besouros rola-bostas (Davis et al. 2008). As importâncias diferenciadas da estrutura da vegetação entre ecossistemas abertos e florestais para os besouros rola-bostas podem ser atribuídas à existência de especializações dos rola-bostas às características e condições intrínsecas a cada um destes ecossistemas (Klein 1989; Halffter & Arellano 2002; Durães et al. 2005; Almeida & Louzada 2009; Costa et al. 2013; Krell et al. 2003) e as diferenças entre as características estruturais que são particulares e predominantes das savanas (Ribeiro & Walter 1998) e as que são particulares e predominantes dos ecossistemas florestais (Lewis et al. 2013). As dissimilaridades entre as importâncias de determinadas variáveis estruturais e as especializações dos rola-bostas entre os ecossistemas podem explicar o fato da maioria dos grupos no cerrado sentido restrito não terem apresentado respostas a variáveis como cobertura de copa, diâmetro de copa por árvore e distância das árvores, que são importantes para os rola-bostas especializados às condições intrínsecas de ecossistemas florestais. Desta forma, a estrutura do cerrado sentido restrito demonstra sua influência sobre a diversidade primariamente através de outros fatores que não são diretamente relacionados à estrutura da vegetação e sua regulação microclimática associada.

Uma variável do cerrado sentido restrito que está mais associada à interferência sobre o manuseio dos recursos do que sobre a manutenção microclimática é a cobertura vegetal no solo. Esta variável apresentou uma influência negativa sobre a abundância e

riqueza total da comunidade de rola-bostas, ou seja, localidades com altas porcentagens de cobertura vegetal reduzem ambos os parâmetros de diversidade. Este resultado contradiz estudos realizados na Mata Atlântica que apresentaram espécies associadas positivamente com esta variável (Campos & Hernández 2013; Silva & Hernández 2015b). Por outro lado, outros estudos corroboram esses resultados, sugerindo a influência negativa da cobertura vegetal do solo sobre os rola-bostas (Nyeko 2009; Nichols et al. 2013). A relação aqui encontrada pode estar associada à interferência negativa do aumento desta cobertura sobre as atividades reprodutivas dos rola-bostas, especialmente os paracoprídeos e telecoprídeos (Hanski & Cambefort 1991; Nichols et al. 2013).

Os paracoprídeos também apresentaram resposta negativa por consequência do aumento da cobertura verde do solo. Esta guilda é dependente de parâmetros ligados à estrutura do solo, como textura e umidade, por consequência das suas atividades reprodutivas (Sowig 1995). Por exemplo, como forma de nidificar, eles cavam até a superfície do solo para a detecção da adequabilidade em relação às características como umidade e textura, para então iniciar a formação das câmaras reprodutivas, caso o solo seja adequado (Sowig 1995). No entanto, a formação dos túneis custa energia e tempo (Sowig 1995) e somado a isso, a quantidade de cobertura verde no solo pode se tornar a primeira barreira para os paracoprídeos conseguirem chegar até a superfície do solo para iniciar a escavação.

Os telecoprídeos responderam positivamente ao aumento da quantidade de solo exposto. Devido à sua característica de translocação dos recursos fecais (Hanski & Cambefort 1991), os telecoprídeos são beneficiados pela quantidade de solo exposto, já que os impedimentos físicos à translocação são menores onde este preditor é proeminente (Scholtz et al. 2009). Além disso, solos expostos tendem a aumentar a

temperatura corporal dos telecoprídeos, facilitando a manutenção e o incremento da eficiência de translocação dos recursos fecais (Krell et al. 2003).

Os endocoprídeos não apresentaram resposta significativa a nenhum preditor avaliado. Pelo fato desta guilda usar o recurso diretamente na fonte fecal, seus custos reprodutivos são reduzidos, em relação às demais guildas (Hanski & Cambefort 1991; Scholtz et al. 2009). Esta característica torna os endocoprídeos bastante dependentes de volumes razoáveis de recursos para que os adultos consigam se alimentar e completar o ciclo reprodutivo (Tonelli et al. 2019). No entanto, é uma guilda competitivamente inferior, pois as guildas competitivamente superiores removem rapidamente grandes quantidades de recursos (Tonelli et al. 2019). Assim, os endocoprídeos parecem ter sua reprodução e alimentação mais dependentes da ausência de seus competidores superiores do que das características estruturais do ambiente. Por exemplo, em ecossistemas abertos com solos rasos, mesmo que haja temperaturas adequadas e disponibilidade de recursos no solo, os telecoprídeos e paracoprídeos podem ser deslocados por consequência das características do solo, cedendo espaço para os endocoprídeos (Scholtz et al. 2009). Em ecossistemas florestais as diferenças nas concentrações de argila no solo também podem deslocar os competidores superiores enquanto favorecem os endocoprídeos (Silva et al. 2015).

CONCLUSÕES

Na região de cerrado sentido restrito estudada, a diversidade de besouros rola-bostas está mais associada às características edáficas do que às características estruturais da vegetação. A cobertura verde do solo foi a característica edáfica que mais afetou a diversidade dos besouros rola-bostas, demonstrando uma influência negativa sobre a diversidade. Por outro lado, nenhum preditor associado à estrutura da vegetação teve efeito sobre a diversidade da comunidade. Assim, a primeira hipótese foi corroborada.

1194 Já em relação às guildas, os preditores ambientais afetaram-as de diferentes formas, com
1195 os paracoprídeos e os telecoprídeos sendo afetados por características edáficas
1196 diferentes e os endocoprídeos apresentando ausência de resposta à todos os preditores.
1197 Desta forma, a segunda hipótese também foi corroborada.

1198 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

1199 Almeida RF, Fagg CW, Oliveira MC, Munhoz CBR et al (2014) Mudanças
1200 florísticas e estruturais no cerrado sentido restrito ao longo de 27 anos (1985-2012) na
1201 Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Rodriguésia 65: 1-19

1202 Almeida SDS, Louzada JN (2009) Estrutura da comunidade de Scarabaeinae
1203 (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a
1204 conservação. Neotropical Entomology 38: 32-43

1205 Cottam G, Curtis JT (1956) The use of distance measures in phytosociological
1206 sampling. Ecology 37: 451–460

1207 Campos RC, Hernández MIM (2013) Dung beetle assemblages (Coleoptera,
1208 Scarabaeinae) in Atlantic forest fragments in southern Brazil. Revista Brasileira de
1209 Entomologia 57: 47–54

1210 Costa FC, Pessoa KKT, Liberal CN, Filgueiras BKC et al (2013) What is the
1211 importance of open habitat in a predominantly closed forest area to the dung beetle
1212 (Coleoptera, Scarabaeinae) assemblage? Revista Brasileira de Entomologia 57: 329-334

1213 Durães R, Martins WP, Vaz-de-Mello F Z (2005) Dung beetle (Coleoptera:
1214 Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais,
1215 Brazil. Neotropical Entomology 34: 721–731

- 1216 Davis ALV, Scholtz CH, Deschodt C (2008) Multi-scale determinants of dung
1217 beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo
1218 Ecotone, South Africa. *Journal of Biogeography* 35: 1465-1480
- 1219 Feer F (2013) Variations in dung beetles assemblages (Coleoptera:
1220 Scarabaeidae) within two rain forest habitats in French Guiana. *Revista de Biología*
1221 *Tropical* 61: 753-768
- 1222 Halffter G, Arellano L (2002) Response of dung beetle diversity to human–
1223 induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154
- 1224 Hanski I, Cambefort Y (1991) Dung beetle ecology. Princeton University Press,
1225 New Jersey
- 1226 Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles
1227 (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, México
1228 D.F
- 1229 Halffter G, Favila ME (1993) The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal
1230 group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and
1231 modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21
- 1232 Heino J, Muotka T, Mykrä H, Paavola R et al (2003) Defining macroinvertebrate
1233 assemblage types of headwater streams: implications for bioassessment and
1234 conservation. *Ecological Applications* 13: 842-852
- 1235 Krell FT, Westerwalbesloh SK, Weiß I, Eggleton P et al (2003) Spatial
1236 separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive
1237 superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography* 26: 210-
1238 222

- 1239 Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle
1240 communities in central Amazonia. *Ecology* 6: 1715–1725
- 1241 Louzada J, Lima AP, Matavelli R, Zambaldi L et al (2010) Community structure
1242 of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and
1243 landscape structure. *Landscape Ecology* 25: 631-641
- 1244 Lewis SL, Sonké B, Sunderland T, Begne SK et al (2013) Above-ground
1245 biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the*
1246 *Royal Society B: Biological Sciences* 368: 20120295
- 1247 Lemmon PE (1956) A spherical densiometer for estimating forest overstory
1248 density. *Forest Science* 2: 314-320
- 1249 Moro MF, Martins FR (2011) Métodos de levantamento do componente
1250 arbóreo-arbustivo. In: Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA, Neto
1251 JAAM *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso*. Editora UFV,
1252 Universidade Federal de Viçosa.
- 1253 Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central
1254 Brazil. *Journal of Biogeography* 27: 1021-1029
- 1255 Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T et al (2008) Ecological functions and
1256 ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*
1257 141: 1461–1474
- 1258 Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, Favila ME et al (2013) Trait-dependent
1259 response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional
1260 scales. *Ecology* 94: 180-189

- 1261 Nyeko P (2009) Dung beetle assemblages and seasonality in primary forest and
1262 forest fragments on agricultural landscapes in Budongo, Uganda. *Biotropica* 41: 476-
1263 484
- 1264 Pinheiro EDS, Durigan G (2009) Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das
1265 fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista*
1266 *Brasileira de Botânica* 32: 441-454
- 1267 Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic
1268 understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American*
1269 *Benthological Society* 16: 391-409
- 1270 Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano
1271 SM, Almeida SP (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina
- 1272 Statzner B, Bis B, Dolédec S, Usseglio-Polatera P (2001) Perspectives for
1273 biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition
1274 of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* 2:
1275 73-85
- 1276 Scholtz CH, Davis ALV, Kryger U (2009) *Evolutionary biology and*
1277 *conservation of dung beetles*. Pensoft, Sofia
- 1278 Silva PG, Hernández MIM (2015a) Scale-dependence of processes structuring
1279 dung beetle metacommunities using functional diversity and community deconstruction
1280 approaches. *PlosOne* 10: e0123030
- 1281 Silva PG, Hernández MIM (2015b) Spatial variation of dung beetle assemblages
1282 associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic forest.
1283 *Revista Brasileira de Entomologia* 60: 73-81

- 1284 Stolf R, Murakami JH, Brugnaro C, Silva LG et al (2014) Penetrômetro de
1285 impacto stolf-programa computacional de dados em EXCEL-VBA. Revista Brasileira
1286 de Ciência do Solo 38: 774-782
- 1287 Soares MP, Reys P, Pifano DS, Sá JLD (2015) Relationship between edaphic
1288 factors and vegetation in savannas of the Brazilian midwest region. Revista Brasileira
1289 de Ciência do Solo 39: 821-829
- 1290 Silva RJ, Ribeiro HV, Souza MF, Vaz-de-Mello FZ (2015) Influência da
1291 granulometria do solo na estrutura de guildas funcionais de besouros rola-bostas
1292 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) em florestas semidecíduais no estado do Mato
1293 Grosso, Brasil. Bioscience Journal 31: 601-612
- 1294 Sowig P (1995) Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid
1295 dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. Ecography 18: 147-154
- 1296 Tonelli M, Verdú JR, Zunino M (2019) Grazing abandonment and dung beetle
1297 assemblage composition: Reproductive behaviour has something to say. Ecological
1298 Indicators 96: 361-367
- 1299 Tonn WM (1990) Climate change and fish communities: a conceptual
1300 framework. Transactions of the American Fisheries Society 119: 337-352
- 1301 Vaz-de-Mello FZ (2019) Scarabaeinae in catálogo taxonômico da fauna do
1302 Brasil. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/127498>. Acesso em: 19 de
1303 Dezembro de 2019
- 1304 Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA et al (2009) Mixed effects models and
1305 extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media, Berlim

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A diversidade de besouros rola-bostas se distribuiu de forma heterogênea ao longo da região de cerrado sentido restrito avaliada, com os processos intrínsecos às várias escalas espaciais sendo importantes e apresentando distintas contribuições para esta organização. A diversidade das guildas também foi organizada de forma que as contribuições das escalas de cada guilda variaram e foram diferentes entre as guildas. Mas no geral, a diversidade foi mais afetada por fatores atuando na escala entre os sítios.

De fato, houve uma variação dos fatores atuando entre os sítios que foram suficientes para organizar a diversidade. No entanto, todos estes fatores foram relacionados à estrutura edáfica, com a diversidade das guildas sendo afetada de formas variáveis por estes fatores. Portanto, a organização espacial da diversidade de besouros rola-bostas no cerrado sentido restrito avaliado pode estar mais associada às características edáficas do que à estrutura vegetal e aos processos regionais.

Estas informações devem ser levadas em consideração para as tomadas de decisões voltadas à seleção de áreas prioritárias para a conservação dos besouros rola-bostas e de seus grupos associados. Para esta seleção de áreas prioritárias, é mais viável a determinação de regiões que apresentam heterogeneidade de habitats, especialmente em relação às configurações edáficas. Com isso, a diversificação dos processos ecológicos gerada por essa heterogeneidade dos fatores na escala local gera uma variação sobre a seleção das espécies locais, aumentando a diversidade regional e, portanto, a eficiência de conservação.

Como direcionamentos futuros, este tipo de estudo deve ser ampliado para zonas geográficas de maiores extensões e devem ser replicados para outras formações

1330 vegetais, com o intuito de identificar, em diferentes ecossistemas, as importâncias dos
1331 fatores e dos processos associados sobre a organização da diversidade.

1332